



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

**“EL EFECTO DEL FUEGO EN LA PERSISTENCIA
DE LAS POBLACIONES DEL ZACATUCHE
(*Romerolagus diazi*), EN MÉXICO:
UN ENFOQUE MULTIESCALAR”**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

HÉCTOR RANGEL CORDERO

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSÉ ALEJANDRO VELÁZQUEZ MONTES

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

Primeramente quiero agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por haberme permitido formarme como profesional y poder alcanzar mi grado de Maestro en Ciencias Biológicas con orientación en Biología Ambiental.

También quisiera agradecer el apoyo que me fue brindado como becario por el Proyecto: DGAPA-PAPIIT IN210599 “El efecto multiescalar del incremento de la frecuencia del fuego en la persistencia de las poblaciones del zacatuche (*Romerolagus diazi*), en México: Un modelo demográfico espacio-temporal de especies en peligro de extinción”, donde fungió como Responsable del mismo el Dr. José Alejandro Velázquez Montes, y como Co-Responsable el Dr. Arturo García Romero.

De la misma manera quiero agradecer el apoyo como becario, para término del presente manuscrito, al Proyecto: DGAPA-PAPIIT IN226307-3 “Estrategias complementarias para la conservación del capital natural: Integración de la forestería comunitaria a los esquemas tradicionales de conservación”, donde también fungió como Responsable el Dr. José Alejandro Velázquez Montes, y como Co-Responsable el M. en C. Faustino López Barrera..

En el mismo sentido quiero extender mi agradecimiento a mi comité Tutorial, al Dr. José Alejandro Velázquez Montes, al Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez, y al Dr. Alfredo David Cuarón Orozco, quienes me apoyaron y me dieron importantes sugerencias sobre la mejor manera de conformar, entender y analizar este trabajo. Además de poder crecer profesionalmente con y durante el desarrollo del mismo.

De igual manera quiero agradecer el apoyo de mi Jurado de Examen, el Dr. Diego Rafael Pérez Salicrup, la Dra. Livia Socorro León Paniagua, y el Dr. Enrique Martínez Meyer, quienes hicieron valiosas observaciones y críticas a mi trabajo.

Por otro lado quiero agradecer el interés que prestaron a mi trabajo el Dr. Andrew T. Smith, y los investigadores que en Holanda me ayudaron a conformar la primera versión de este estudio, principalmente el Dr. Antoine Cleef, el Dr. Sip van Wieren, y el Dr. Herbert Prince del *Tropical Nature Conservation and Vertebrate Ecology Group, Department of Environmental Sciences*, de la Universidad de Wageningen, The Netherlands.

Del mismo modo pero no menos importante, es el agradecimiento al apoyo de la familia, muy en especial a mi madre Celestina Cordero quien incondicionalmente me ha apoyado y ha estado conmigo, a mi padre Felipe Rangel quien también me apoyó para concluir este trabajo, y a mis *brothers*, Rocío y su esposo Rodolfo, y mis sobrinos Rodo y Dany, a Felipe y su esposa Myrian y mi sobrina Lia, y a Joel y su esposa Rosario, por todos los buenos momentos que hemos compartido y que de algún modo incentivan a que uno continúe andando por el camino trazado.

En un lugar muy especial quiero agradecer el apoyo, el amor, cariño y compañía de mi esposa Patricia Rangel Zarza quien fue mi mayor aliciente, y sogá en el cuello, para que me apurara y no desistiera de terminar este trabajo, y quien también por cierto, me acompañó un par de veces a campo sin importar los fríos y las largas caminadas. Aquí también agradezco la especial convivencia con su familia, de la que ahora también formo parte.

No pueden faltar tampoco esas grandes amistades con quien uno siempre tiene el apoyo, consejo y discusión tanto personales como académicas, muy especialmente a mi amiga Adriana Romero, quien me ofreció su compañía en varias de las travesías de campo sin importar también los fríos, las granizadas, lluvias y demás bondades de esos páramos de altura. A mis amigas Martha Gual, Rosy del Valle, y Lupita Ibáñez, de quienes a pesar de los pocos momentos que nos vemos, sigo apreciando enormemente su amistad. A mi amiga y ex alumna de la UAM-Xochi, Hilda Ely por su sincera amistad. A mi amigo el PhD. Leo Cabrera, quien a pesar de la distancia y el tiempo, siempre está para ofrecer el apoyo incondicional de un amigo, así como a mi tremendo camarada el Andrés, su esposa Bety y su nena Ximena. Y por supuesto al apoyo y aprecio de los *amcelos*, tanto a los que han pasado, como a los que ahora están en turno por esta Asociación en pro de la conservación y estudio de esos pequeños orejudos (aunque el zacatuche no lo sea tanto), a mis apreciables amigas Vero Farías y Gloria Luz Portales, a Angy, Liz, y Lázaro Guevara.

Finalmente quiero agradecerle a todas esas personas que se me escapan de la mente, pero que de alguna manera formaron una parte importante durante el desarrollo de este trabajo, ¡Gracias a todos!

Tabla de contenido

	Pág.
AGRADECIMIENTOS	iii
TABLA DE CONTENIDO	v
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
I. INTRODUCCIÓN	3
Contexto biológico y problemática del estudio	4
Área de estudio, el volcán Iztaccíhuatl	6
II. MARCO TEÓRICO	8
El fuego como agente detonador de procesos	8
<i>Romerolagus diazi</i> como modelo de investigación	10
El zacatonal alpino como modelo de ecosistema	11
La Teoría de Metapoblaciones como aproximación ecológica	12
La Ecología del Paisaje como aproximación geográfica y social	12
Mecanismos funcionales implicados	13
III. OBJETIVOS y SUPUESTOS TEÓRICOS	15
Objetivos	15
Modelo observado	16
Modelo hipotético	17
IV. ANTECEDENTES	19
V. MÉTODOS	20
Diseño ideal de aproximación	20
Diseño de muestreo	20
VI. RESULTADOS	22
VII. DISCUSIÓN y CONCLUSIONES	27
VIII. BIBLIOGRAFÍA	35

Resumen

El presente estudio abordó el análisis del problema que significa para las especies animales y específicamente para el zacatuche (*Romerolagus diazi*), la ocurrencia de incendios en los pastizales o zacatonales de alta montaña. Estos incendios representan para el hombre la oportunidad de promover nuevos retoños de pastos para el ganado durante la época de estiaje. Los relámpagos también suelen promover estos incendios pero su ocurrencia es menos frecuente y su propagación es también menor dada la humedad que las lluvias causan tempranamente a la vegetación. Considerando únicamente la presencia del zacatonal, podría suponerse que la presencia del zacatuche estaría ligada al incremento de la densidad de este pasto en el tiempo. No obstante, al haberse encontrado altas densidades del *R. diazi* en zacatonales recientemente quemados (± 1 año de edad post-fuego), estas fueron relacionadas también con altas densidades de la planta anual *Lupinus montanus*. Los datos, en este sentido observaron una relación de mayor abundancia del zacatuche en densidades de entre el 60 y el 90% de cobertura herbácea. Aquí fue también notoria esta presencia por los valores de frecuencia de observación para este rango de porcentaje de cobertura herbácea (16 y 10 respectivamente para los rangos de cobertura de 60-70% y 80-90%). Una prueba de X^2 observó un valor mayor que el de la prueba de G de bondad de ajuste ($10.6 > 2.334$) lo que llevó a no poder rechazar la H_0 sobre la presencia del conejo *R. diazi* como no dependiente de la condición de cobertura herbácea Baja, Media y/o Alta. Al respecto se sugirió una prueba de *Kruskal-Wallis* para los diferentes valores promedios de abundancias de la especie que se encontraron en el estudio. Esta prueba mostró de igual manera que no había diferencia significativa, tanto para el incremento de la abundancia del *R. diazi* respecto de la edad post-fuego del zacatonal, como también con relación al incremento de la cobertura vegetativa ($P= 0.392$ y $P= 0.416$ respectivamente). Los valores fueron en ambas pruebas menores comparados con los de tablas: $3 < 7.81$ para $P= 0.05$ y $3 < 11.34$ para $P= 0.01$, para la relación abundancia del zacatuche vs. edad post-fuego del zacatonal, y $5 < 11.07$ para $P= 0.05$ y $5 < 15.09$ para $P= 0.01$, respectivamente para la relación abundancia del zacatuche vs. incremento en la cobertura vegetativa.

Estos valores deben de considerarse para poblaciones o subpoblaciones del área de estudio que sean analizadas individualmente, pero siempre tomando en cuenta que existen parches de vegetación con posibilidades potenciales de albergar a esta especie, pero que se encuentran sin su presencia. Esta situación puede obedecer enormemente a la fragmentación que se observa en esta distribución espacial del zacatuche. Ésta supondría por lo tanto, un comportamiento metapoblacional con movimientos de dispersión por parte de la especie y procesos de extinción y repoblamiento de parches óptimos para su presencia, ya sea por el incremento de su densidad tratándose de pastos, o bien por la densidad de la vegetación al ubicarse especies vegetales como el *Lupinus*. Este comportamiento quedaría circunscrito dentro de la dinámica del paisaje que a una mayor escala es responsable de los cambios fisonómicos tanto en el tiempo como en el espacio, y de crear un mosaico dinámico donde la especie se mueve con el posible detonador de los incendios, que en el estudio no fue determinante en la afectación de la población local.

Abstract

Many small and medium-sized mammals and other animal species of the tropical-alpine dry grasslands depend on grasses for food and cover. In Mexico man-made grass-fires, which are used to promote grass regrowth for livestock, usually result in a strong impact on natural vegetation and wild animals. This problem takes place even in natural reserves and National Parks. The present study considers the impact of man-made uncontrolled fires and its effects on the persistence, therefore survival, of the endangered volcano rabbit (*Romerolagus diazi*) population in patches of post-fire tropical-alpine dry grasslands. Considering only grasslands we supposed that a linkage exist between rabbit densities and grass density increase, but in the present study we found zacatuches in recent burned grasses (± 1 year grassland recovery stage), it could be due to the presence of the annual herb *Lupinus montanus*, which offered enough shelter cover to the rabbits. Data showed an important rabbit density in places with 60 to 90% of vegetation cover. The X^2 Test analysis showed a different value regarding to the G Test ($X^2 = 10.6 > G = 2.334$). It means we could reject the null hypothesis: the presence of zacatuche doesn't depend on vegetation density condition (low, medium and/or high). On the other hand, the *Kruskal-Wallis* Test was used to compare abundance rabbit averages between patches. The analysis showed same results, the null hypothesis wasn't rejected; there were no significative differences between abundance rabbit increases vs. post-fire grassland recovery stage, and vs. vegetation density increase ($P = 0.392$ and $P = 0.416$ respectively). Values were lower than the ones in the statistic tables $3 < 7.81$ for $P = 0.05$ and $3 < 11.34$ for $P = 0.01$, for the relation zacatuche abundance vs. post-fire recovery grassland stage, and $5 < 11.07$ for $P = 0.05$ and $5 < 15.09$ for $P = 0.01$, for the relation rabbit abundance vs. vegetation cover increase.

Results must be analyzed for those single populations or subpopulations, but it must be considered too, that there exist potential patches actually without rabbit occurrence. This situation could be explained by the fact that there exists a fragmentation in the population structure. The Metapopulation theory could be, in these cases an important tool to help in try to explain situations where fragmentation took place on animal distribution. Local extinction, dispersal and some other movements are explained by the theory, trying to explain the case of the zacatuche is not an easy task, but we could infer about the collected data concerning the places where zacatuches occurred. It is also possible to analyze this pattern of population movements in time and in space, by using landscape ecology approaches, but the analysis could take long to do, and that is way this study only refers the landscape ecology as an actually tool, also to help in trying to explain what we found in the field, a fragmented rabbit population that follows some curious vegetation dynamics of recovery stages after fire events.

I

Introducción

Es irrefutable que los procesos de deterioro producto de la actividad humana, rebasan en magnitud las acciones de mitigación ambiental que el mismo hombre ha emprendido. Los procesos de cambio de uso de suelo resultan en desertificación, deforestación, y pérdida y fragmentación del hábitat, es decir, en un detrimento del capital natural y en consecuencia, cultural del territorio (Velázquez *et al.*, 2003). En este sentido, el manejo y conservación de los recursos, confronta la necesidad de una aproximación transdisciplinaria, multiescalar y multitemporal que aporte elementos que puedan ayudar por un lado, a documentar con bases científicas las fuerzas conductoras que desencadenan procesos no deseados, y por otro las posibles soluciones para revertir dichos procesos. Bajo este marco se desprende la necesidad de atender dichos tópicos de manejo y conservación desde varios niveles de organización biológica, y desde varios enfoques de análisis (desde los autoecológicos hasta los paisajísticos).

Es aquí donde parte este estudio que toma como eje principal a una especie carismática y emblemática, endémica, relictual, y en peligro de extinción el conejo zacatuche, *Romerolagus diazi* (Velázquez *et al.*, 1996a). No obstante, es importante puntualizar que identificar los procesos ecológicos funcionales en los que se circunscribe la especie, pueden rebasar con mucho los objetivos de un trabajo como el presente, por lo que hay que considerar que se tomarían en cuenta sólo algunos de ellos, y que estos se observarían y discutirían desde diferentes enfoques para apoyar el análisis específico de este trabajo.

En ese sentido y como un primer enfoque, se consideraría la autoecología del zacatuche. Aquí es importante observar que se precisa tener como antecedente la dinámica de la especie vista desde sus ojos, es decir, cómo ésta percibe su entorno y cómo suponemos que procede ante los cambios que se presentan, dada la dinámica del medio.

Un segundo enfoque es el comunitario, es decir, se consideraría un enfoque sinecológico en el que se denotarían las comunidades vegetales que caracterizan al hábitat del zacatuche. En este punto, es importante señalar siempre el ambiente vegetal en el que vive la especie, y que es de gran importancia para su supervivencia en estos sitios de altura. Además hay que aclarar también que este ambiente no es estático, sino también dinámico y sus cambios repercuten no sólo sobre la especie bajo estudio. Las principales comunidades vegetales donde se distribuye el zacatuche en el zacatonal alpino del Iztaccíhuatl son descritas por Rangel (1996) a partir del método de la Escuela Zürich-Montpellier (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Werger, 1974).

El tercer enfoque es sobre el ecosistema denominado “zacatonal de altura” o “alpino”, donde la regulación de los procesos funcionales de flujos de agua y energía está asociada al estrés que se origina por la diferencia considerable de factores físicos como el cambio de las temperaturas diarias y estacionales en estos ambientes elevados.

Finalmente un cuarto enfoque es el paisajístico, desde el cual se manifiesta la contribución social-geográfica, en donde el desencadenador central de la dinámica, que hoy rige la conformación del paisaje, es el hombre, principalmente por la acción del fuego que promueve con el fin de promover nuevos retoños de pastos para el ganado.

Contexto biológico y problemática del estudio

La dinámica funcional del zacatonal alpino, dominado por pastizales de gramíneas amacolladas y otras plantas de elevada distribución, es determinante para la fauna asociada que se distribuye y coexiste en este tipo de ecosistemas. En éstos pastizales los mamíferos, como parte de las diferentes especies que componen este ambiente, encuentran alimento y protección, tal es el caso del conejo zacatuche o teporingo (*Romerolagus diazi*. Mammalia: Lagomorpha; Fig. 1).



Figura 1. *Romerolagus diazi* (Mammalia: Lagomorpha).
Foto: P. Rangel-Zarza

Este lepórido presenta ciertas características que lo hacen particularmente especial, como su pequeño tamaño, su locomoción restringida a relativamente cortas distancias, su sistema colonial de vivir, entre otras (Velázquez *et al.*, 1993) y, que a diferencia de los otros dos lepóridos con los que también coexiste, *Sylvilagus floridanus* y *S. cunicularius*, el zacatuche presenta al parecer, diferentes estrategias de sobrevivencia que le han permitido persistir en el tiempo en estos ambientes de altura.

Considerando al zacatuche como estudio de caso, primeramente hay que puntualizar que esta especie se distribuye en cuatro zonas núcleo en el centro de México, y en pequeñas áreas periféricas a dos de éstas zonas (Velázquez, 1993). Uno de estos lugares se ubica en el zacatonal alpino del volcán Iztaccíhuatl. Aquí, uno de los principales disturbios que son originados por el hombre son los incendios, y es posible en este sentido, identificar un patrón de quemados cuya finalidad es la de promover retoños de pastos para el ganado vacuno, que

usualmente se deja pastando a su libremente (Rangel, 1996). La presencia de incendios ha tenido lugar desde tiempos prehistóricos con la incidencia de relámpagos, que ocurren al inicio de las temporadas de lluvias, y actualmente se suman los incendios causados por el hombre con distintos fines, que son originados durante las temporadas de estiaje principalmente.

Los incendios promovidos por los relámpagos no suelen propagarse en grandes áreas, debido a que los pastos presentan cierto grado de humedad como resultado de las primeras lluvias. Sin embargo las quemadas provocadas intencionalmente, durante la temporada seca del año, propician que el fuego se propague a gran escala debido a la abundancia de material combustible disponible (vegetación seca) y a los fuertes vientos que aportan el oxígeno necesario para la combustión (Daubenmire, 1968; DeBano *et al.*, 1998). En este sentido, la configuración del terreno y otros factores ambientales establecen los límites de propagación de los incendios, con lo que el paisaje resultante ofrece un mosaico de parches de vegetación de diferentes edades, que promueven que la fauna asociada quede circunscrita en una dinámica de distribución que podría estar regida por la periodicidad de los incendios, la densidad variada de cobertura de la vegetación y la estructura del paisaje en general, allende de las características de las mismas especies, como su capacidad de dispersión.

Con lo anterior es importante recalcar que el zacatuche debe de ser considerado de inicio, como una especie que por sus características anatómicas, no puede ser capaz de realizar grandes movimientos de escape, como lo pueden hacer los grandes mamíferos, ante el avance, el tipo y la intensidad del fuego (DeBano *et al.*, 1998). Por ello es posible que determinados individuos mueran durante los incendios, mientras que otros que logran escapar a este puedan ser aptos para ocupar diferentes áreas donde la conflagración no los alcance. No obstante, es claro que los movimientos de la especie no sólo son ocasionados por la proximidad de un incendio, sino también por los movimientos inherentes al comportamiento de la especie y su organización como colonia, así como también por como se le presenta la configuración del paisaje y como este le ofrece una variabilidad de uso de los recursos en parches de vegetación que pueden o no serle adecuados.

Área de estudio, el volcán Iztaccíhuatl

El volcán Iztaccíhuatl, con sus 5,280 m s.n.m se localiza en el complejo orográfico conocido como Sierra Nevada (18° 50' y 19° 57' de latitud Norte y 98° 30' y 98° 45' de longitud Oeste). Esta Sierra separa las cuencas de México y Puebla, y se ubica a unos sesenta kilómetros al sureste de la Ciudad de México (Tamayo, 1962; White, 1962; Fig. 2). El volcán Iztaccíhuatl, o mejor dicho, la serie de volcanes que se incluyen en este nombre, son el resultado de procesos de vulcanismo que han ocurrido en diferentes etapas y periodos de tiempo, lo que le confiere la complejidad que percibimos como “un volcán” que dista de tener la imagen conocida del cono coronado por un cráter.

El *Izta*, como se le conoce también abreviadamente, es entonces una serie de volcanes que han sufrido los estragos del intemperismo, la acción eólica y la erosión pluvial, además del empuje de los glaciares en el pasado, de ahí que no sea posible identificar fácilmente los cráteres que lo conforman, ya que estos se encuentran actualmente erosionados (Nixon, 1989). Estas fuerzas ambientales han dado como resultado una montaña de dos vertientes principales, la oriental y la occidental (esta última es el límite oriental de la cuenca del Valle de México). La serie de crestas que se perciben a la distancia desde estas dos vertientes, curiosamente forman la silueta de una mujer que yace recostada o dormida, de ahí el nombre del volcán: *Iztaccíhuatl*, que en Náhuatl significa “*mujer blanca*” o “*mujer dormida*”.

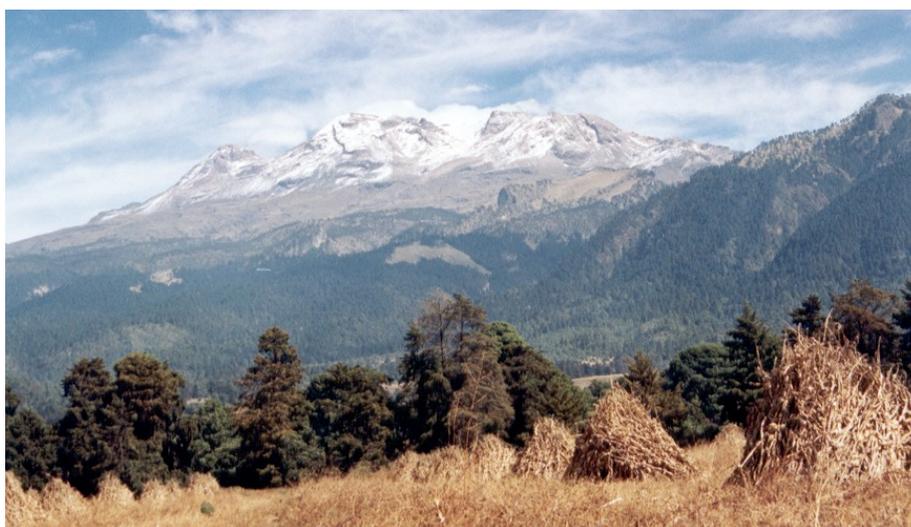


Figura 2. Volcán Iztaccíhuatl. Vista desde el poblado de San Pedro Nexapa, México.
Foto: H. Rangel-Cordero

Por su posición latitudinal en el país y su gran altitud, el Iztaccíhuatl presenta un tipo de vegetación templada, conformada principalmente por bosques mixtos de pino, encino y oyamel en áreas de menor elevación. Conforme se asciende los bosques de pino y zacatonales van dominando las áreas subalpinas y finalmente los zacatonales abiertos de las zonas alpinas por arriba del límite altitudinal del bosque (*timberline*), son los que dominan el paisaje elevado (ver figura 3). Esta vegetación es la dominante en este volcán, que junto con el Popocatepetl, representan en la Sierra Nevada estos ambientes templados secos de gran altitud en el centro de nuestro país (Almeida *et al.*, 1994; Anaya *et al.*, 1980; Beaman, 1962; Lauer, 1978; Rzedowski, 1988; Rzedowski, 1991).



Figura 3. Zacatonal alpino en el límite altitudinal (*timberline*) de bosque de *Pinus hartwegii* en el volcán Iztaccíhuatl, México.

Foto: H. Rangel-Cordero

Por otro lado, la fauna silvestre es un conjunto de especies que han convergido tanto desde la región biogeográfica Neártica u Holártica como desde la región Neotropical (Rangel y M-Vilchis, 1998; Velázquez y Romero, 1999). Cabe mencionar que al ocurrir procesos de glaciaciones en el pasado, esta Sierra ha sido un refugio para muchas especies que de algún modo se fueron adaptando y eventualmente permanecieron en este ambiente una vez que concluyó la última glaciación, como podría ser el caso del conejo zacatuche o teporingo.

II

Marco Teórico

El fuego como agente detonador de procesos

Existen diversos estudios alrededor del mundo que han documentado el impacto del fuego en comunidades de pastizales (Daubenmire, 1968; Vogl, 1974; Edroma, 1979; Trollope, 1982; Trollope, 1984; Frost, 1984; Beck *et al.*, 1986; Laegaard, S. 1992; Verweij, 1995; Hofstede, 1995; Ramsay y Oxley, 1996; DeBano *et al.*, 1998, y otros). En México son pocos los estudios que se han seguido sobre el impacto que causan los incendios sobre la vegetación, ya sean pastizales, matorrales, bosques o de otra índole (Lauer, 1978, Benites, 1988; Velázquez, 1992; Rangel, 1996; Fule y Covington, 1997).

Los incendios provocados por el hombre, durante la temporada de sequía tienen la finalidad de promover el crecimiento de nuevos pastos y de esta forma compensar la falta de alimento para el ganado (Daubenmire, 1968; Lauer, 1978; Neil y McNaughton, 1989; Cleef y Chaverri, 1992; Velázquez, 1992; Hofstede, 1995; Verweij, 1995; Ramsay y Oxley, 1996). Los efectos de la ganadería sobre el ecosistema han sido documentados por diferentes autores (Frylestam, 1976; Barnes *et al.*, 1983; Velázquez, 1992; van der Wal, 1998; Huisman y Olff, 1998). Empero el impacto que causa el fuego tiene también implicaciones sobre la vegetación y la fauna asociada, con o sin el subsecuente impacto del ganado doméstico (Daubenmire, 1968; Oosterveld, 1983; Gillon, 1983; Beck *et al.*, 1986; Velázquez, 1992; Rangel, 1996; Ramsay y Oxley, 1996; Fig. 4).



Figura 4. Secuencia de quema del zacatonal, seguida por el desarrollo del rebrote, y posterior presencia del ganado vacuno doméstico, en el volcán Iztaccíhuatl, México.

Fotos: H. Rangel-Cordero

En nuestro país como en otros, es común que se presenten incendios causados por relámpagos durante tormentas eléctricas al inicio de la temporada de lluvias (Higgins, 1984; Komarek, 1964; Lauer, 1978; Kellman y Tackaberry, 1997; Gliessman, 1998). En la Sierra Nevada los incendios naturales generalmente se inician en árboles viejos en el límite altitudinal de bosque de *Pinus hartwegii*, y particularmente en áreas abiertas. En estos incendios el fuego no suele avanzar hacia zonas más bajas debido a los fuertes vientos que soplan desde menores altitudes, y esta consecuencia, sumada a que la vegetación herbácea presenta ya cierto grado de humedad, debido a las primeras lluvias, es razón de que los incendios naturales no sean de

gran magnitud. Sin embargo, la quema de pastos promovida por el hombre en la temporada seca del año, suele iniciarse aproximadamente 500 m por debajo del límite altitudinal de *P. hatwegii*, y los vientos ascendentes empujan las llamas colina arriba a través de estos pastos secos, lo que desemboca en grandes incendios fuera de control (Lauer, 1978; Beck *et al.*, 1986; Neil y McNaughton, 1989; Velázquez, 1992; Whelan, 1995; Ramsay y Oxley, 1996).

La pérdida de alimento así como de cobertura de protección contra los depredadores debida a los incendios, resulta en un fuerte impacto para la fauna asociada a estos pastizales (Daubenmire, 1968; Gillon, 1983; van de Vijver, 1999; Figura 5). Es amplio el trabajo sobre la respuesta de grandes herbívoros y los efectos que representan los incendios a sus poblaciones, sin embargo es poco lo que se ha hecho con pequeños y medianos mamíferos (Daubenmire, 1969; Coutiño *et al.*, 1982; Gillon, 1983; Frost, 1984; Tolhurst *et al.*, 1995; Rangel, 1996; Portales *et al.*, 1997; Monadjem y Perrin, 1998; Vieira y Marinho, 1998; Krebs *et al.*, 1999).



Figura 5. Pérdida de la cobertura vegetativa como resultado de la ocurrencia de un incendio en el zacatonal alpino del volcán Iztaccíhuatl, México.

Foto: H. Rangel-Cordero

Entre grandes y pequeños mamíferos existen diferencias en la respuesta a un incendio; para los primeros puede resultar hasta cierto punto más sencillo escapar a los mismos, debido a que, dependiendo de las condiciones del terreno, estos pueden localizar un incendio por simple avistamiento, así como la dirección del mismo. Sin embargo para los segundos podría ser un poco más complicado identificar la cercanía de un incendio debido a que se trata de especies que viven entre la cobertura vegetativa, y que además de su locomoción restringida por el tamaño, entre otras características, la muerte es una de las consecuencias finales, ya sea por incineración, por sofocación en madrigueras poco profundas, o debida a depredadores durante el avance del incendio o inmediatamente a su término (Goszczyński *et al.* 1976; Gillon, 1983; Whelan, 1995; DeBano *et al.*, 1998).

Posteriormente, es posible identificar patrones de recolonización por parte de las comunidades animales tras diferentes intervalos de tiempo, y en este sentido, para el conejo teporingo el incremento en la densidad de las gramíneas amacolladas significa también la posibilidad del establecimiento de nuevas colonias.

***Romerolagus diazi* como modelo de investigación**

El conejo teporingo o zacatuche, es una especie endémica monotípica del género *Romerolagus* (*R. diazi* Ferrari-Pérez, 1893. Mammalia, Lagomorpha). Este lepórido es considerado por algunos autores como una de las especies vivas más primitivas entre los conejos y liebres actuales, por lo que se le reconoce también como una especie relicto (De Poorter y van der Loo, 1981; Corbet, 1983). Desde 1972 esta especie se encuentra catalogada como en “Peligro de Extinción” por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN/ The World Conservation Union, 1972; Villa y Cervantes, 2003) y también se ubica en el Apéndice I de la CITES (*Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora*, por sus siglas en inglés; Villa y Cervantes, 2003), además de estar protegida por las leyes mexicana al ubicarse en la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2001; Fig. 6).



Figura 6. Conejo zacatuche (*Romerolagus diazi*).
Foto: E. Lugo.

El conejo teporingo es una de las especies más pequeñas que habitan en el Mundo, presenta extremidades locomotoras de corto tamaño así como pequeñas orejas, y su cola no es visible. La especie se aparea todo el año, pero la temporada reproductiva se centra en los meses de Junio a Octubre y un poco hacia Diciembre y Enero. El tamaño de la camada es por lo general de uno a dos críos por vez. Se ha documentado que este lagomorfo forma colonias constituidas por dos a cinco individuos, donde una hembra tiene la posición más alta en la jerarquía de dichas colonias. Algunos autores estiman que el ámbito hogareño no va mas allá de los 2,500 m², por lo que presentaría una capacidad cursorial restringida a cortas distancias (Cervantes *et al.*, 1990; Velázquez *et al.*, 1993; Velázquez *et al.*, 1996b).

El área de distribución de la especie se ha estimado en 386.5 Ha. Ésta se encuentra actualmente fragmentada en cuatro áreas núcleo y algunas pequeñas áreas periféricas de menor tamaño con riesgo de desaparecer. Las áreas núcleo se localizan en los volcanes El Pelado y Tláloc al Sur de la Ciudad de México, y los volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl en la Sierra Nevada. El hábitat se encuentra constituido principalmente por densos pastizales de gramíneas amacolladas, conocidos como zacatonales (Velázquez, 1993; Velázquez *et al.*, 1993; Velázquez *et al.*, 1996a).

No se han realizado estudios sobre la ecología funcional del *R. diazi* tratando de explicarla considerando teorías como la de Metapoblaciones. Sin embargo, una aproximación a esta dinámica apoyada en dichas teorías, la ecología del fuego y la ecología del paisaje, podría esclarecer en cierto modo, un mecanismo de persistencia de la población local del lepórido (Fryxell, 1991; Dunning *et al.*, 1992; Watkinson y Sutherland; 1995; Whelan, 1995; Pulliam, 1996; Harrison y Taylor, 1997; Wiens, 1997; Hanski, 1997; Ritchie, 1997; Harrison, 1998; DeBano *et al.*, 1998; Farina, 1998; Valverde, 1999).

El zacatonal alpino como modelo de ecosistema

El zacatonal seco trop-alpino (Cleef, 1980) está dominado por una serie de agrupamientos de gramíneas amacolladas de entre 60 y 120 cm de altura, y suelen encontrarse entre los 3,000 y los 4,300 metros sobre el nivel del mar. Estos zacatonales están a su vez muy relacionados con bosques templados de pino y otras especies arbóreas, sin embargo el zacatonal alpino es el que se encuentra por arriba del límite altitudinal del bosque de *Pinus hartwegii*, que es la especie de pino de mayor altitud en su distribución (Beaman, 1962). Las comunidades de zacatonal, que se encuentran por debajo de los 4,000 m s.n.m. han sido consideradas como asociaciones secundarias que han surgido tras la destrucción del bosque de pino (Rzedowski y Rzedowski, 1979). Estas asociaciones están dominadas por diversas especies de pastos como *Calamagrostis tolucensis*, *Festuca tolucensis*, *F. livida*, ente otras (Anaya *et al.* 1980; Almeida *et al.* 1994; Fig. 7).



Figura 7. Zacatonal alpino del volcán Iztaccíhuatl.
Fotos: H. Rangel-Cordero

En México existen únicamente seis sitios con zacatonal alpino propiamente dicho, y estos son el Cerro Potosí en la Cordillera Oriental, y los restantes sitios a lo largo del Eje Neovolcánico Transmexicano; el volcán Pico de Orizaba, el volcán La Malinche, la Sierra Nevada, el volcán Nevado de Toluca y el volcán Nevado de Colima. La Sierra Nevada esta localizada a aproximadamente 60 km, al Sureste de la Ciudad de México, y en ella se levantan los volcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl dentro del Parque Nacional Izta-Popo que inicia a partir de los 3,600 m de altitud. El Popocatepetl es un volcán activo de 5,452 m s.n.m., mientras que el Iztaccíhuatl es un volcán extinguido de 5,280 m s.n.m. (Tamayo, 1962; White, 1962).

La Teoría de Metapoblaciones como aproximación ecológica

Es posible que existan en la naturaleza especies que muestren cierto grado de estabilidad en su estructura poblacional, y una distribución sin cambios substanciales aparentes, sin embargo muchas especies son propensas a extirpaciones periódicas de su rango de distribución, ya sea por exclusión competitiva, depredación, enfermedades, perturbación al ambiente físico o cambios demográficos. La persistencia de tales poblaciones puede no ser significativa a partir de los procesos de estabilización al interior de la población, en cambio puede serlo a partir de una estructura metapoblacional distribuida en un rango geográfico discontinuo, aunque localizado (Hanski, 2001; Ehrlén y Eriksson, 2003). De este modo, las especies que son sensibles a los factores que afectan directa o indirectamente la estructura poblacional, persistirán tanto como existan poblaciones en otros parches del hábitat, que no sean afectadas por dichos factores y que eventualmente puedan retroalimentar a la metapoblación en conjunto (Harrison y Quinn, 1989; Lidicker, 1995; Pulliam, 1996).

Una especie que tiene un tipo de distribución espacial, tanto discontinua como muy localizada, es el conejo zacatuche (*Romerolagus diazi*), que se encuentra localizada en el centro del Eje Neovolcánico Transmexicano, específicamente en las elevaciones al sur de la cuenca del Valle de México. La dinámica funcional del ambiente en el que se circunscribe esta especie, muestra una serie de procesos sucesionales y de resiliencia (principalmente de las especies vegetales), donde la persistencia del zacatuche ocurrirá siempre y cuando existan umbrales sobre los cuales exista viabilidad de la población en el espacio y en el tiempo, ya que de otro modo el resultado discurriría en un proceso de extinción en el ámbito regional (Gilpin y Soulé, 1986; Harrison y Quinn, 1989; Harris *et al.*, 1996; Panell y Obbrad, 2003).

La Ecología del Paisaje como aproximación geográfica y social

No existe duda de que las poblaciones están espacialmente estructuradas en el ambiente donde viven, y que éste es por lo general heterogéneo. Las especies responden a estos ambientes en formas diferentes, pero es importante señalar que existen factores que influyen la actividad y por ende la distribución espacial de éstas poblaciones (Fryxell, 1991; Whelan, 1995; Farina, 1998; Szacki, 1999).

Las características del paisaje, tales como el arreglo espacial, afectan patrones y procesos ecológicos del ambiente y las poblaciones animales (*e. gr.* tamaño y cercanía de los parches de hábitat necesarios para la presencia y dispersión de las especies, como el zacatuche; Forman y Godron, 1986; Rangel, 1996; Schweiger y Diffendorfer, 1999). En este sentido, para las diferentes especies, la distribución y las estrategias de selección del hábitat, varían al respecto y son sensibles a la dinámica de cambio y a las características del paisaje (geomorfología, estructura de la vegetación, tipo de substrato, microclima, etc.), así como a

los factores naturales que inciden en éste (factores físicos ambientales, movimientos de organismos, flujos de energía) y a los promovidos por la acción humana, como los incendios, actividades en el medio, como en el caso del volcán Iztaccíhuatl: montañismo, alpinismo, campismo, recreación, entre otros; Whelan, 1995; Rangel, 1996; White y Harrod, 1997; DeBano *et al.*, 1998; Turner, 1998; Schweiger y Diffendorfer, 1999).

Mecanismos funcionales implicados

En el volcán Iztaccíhuatl, la densidad de los pastos amacollados juega un papel importante, pero no determinante en la distribución del *R. diazi* (Velázquez *et al.*, 1996). Sin embargo, esta estructura espacial, la capacidad de dispersión, y la disposición del paisaje, entre otras variables podrían ser cruciales para la persistencia de la especie en relación con la dinámica del fuego. Al respecto, se ha demostrado también que la calidad de hábitat no necesariamente implica mayores densidades en las poblaciones animales (van Horne, 1983). Sin embargo existe una relación entre el incremento de la densidad de los pastos amacollados (u otras especies vegetales como *Lupinus montanuns*) y mayores densidades del zacatuche en áreas donde este ocurre, debido a la protección que estas densas coberturas le ofrecen (Rangel, 1996; Velázquez *et al.*, 1996a; Figs. 8 y 9); lo que no sucede comúnmente con otras especies de lagomorfos que por ello ocupan áreas abiertas para una mejor carrera ante un peligro inminente (Oosterveld, 1983; Durant, 1983; van der Wal, 1998). No obstante, es importante señalar aquí que la presencia del *R. diazi* está sujeta a cómo se distribuye éste espacialmente hablando, lo que implica que exista la capacidad de dispersión por parte de la especie entre sitios, donde las densidades del zacatonal le puedan ser propicias para su establecimiento.



A **B**
Figura 8. A. Desarrollo de zacatonal de unos 3 años post-fuego y
B. Lupinar de menos de un año post-fuego.
Fotos: H. Rangel-Cordero



Figura 9. Presencia de zacatuche en zacatonal alpino de aproximadamente 3 años post-fuego.
Fotos: H. Rangel-Cordero

La persistencia del *Romerolagus diazi* en el zacatonal alpino representa en ese sentido, un interesante factor ecológico, y así mismo es también el resultado de mecanismos específicos que operan en el sistema *fuego-vegetación-lagomorfo*, y que de manera pueden circunscribirse dentro de las teorías poblacionales actuales.

III

Objetivos y Supuestos teóricos

Objetivo general

Documentar el papel del fuego como factor que define la estructura espacial de la población local del conejo *Romerolagus diazi* en el zacatonal alpino del volcán Iztaccíhuatl.

Objetivos particulares

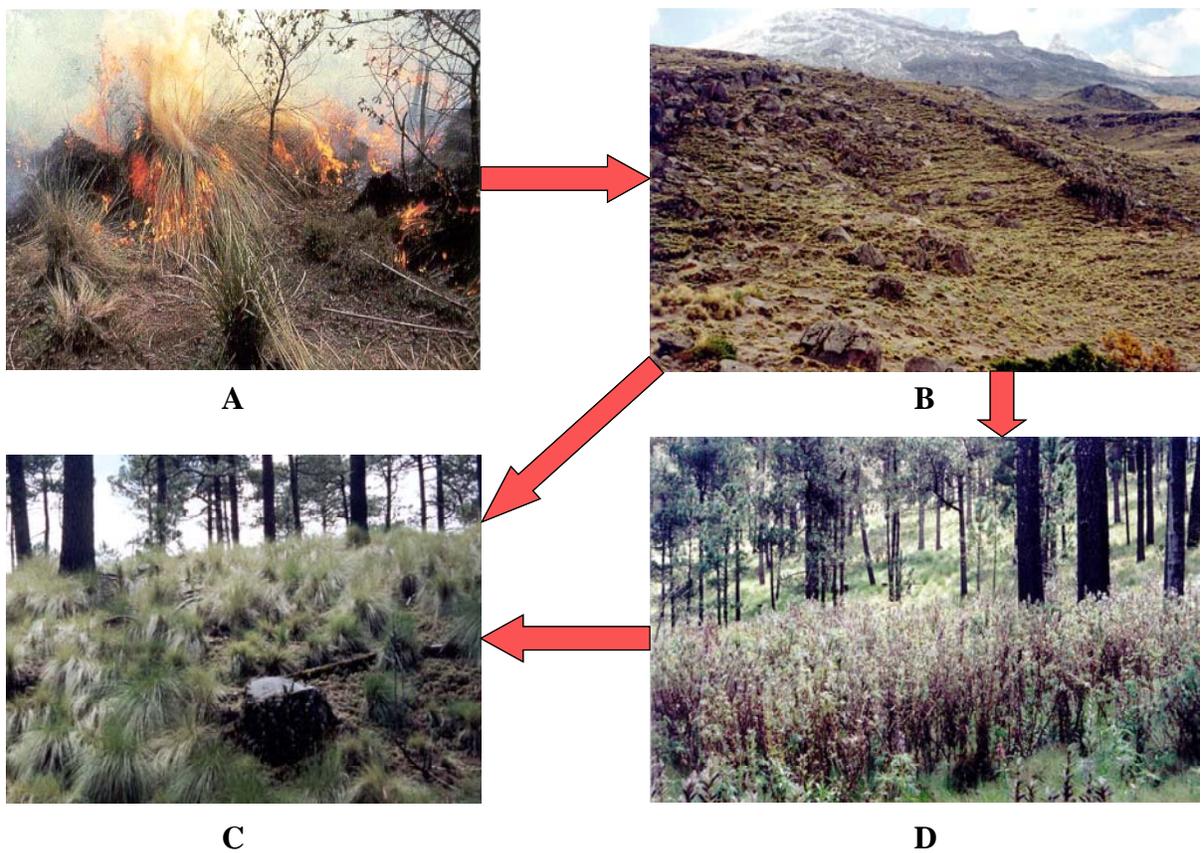
1. Determinar el impacto del fuego en la población local del conejo *R. diazi*.
2. Identificar diferentes edades post-fuego (± 1 , ± 2 , ± 3 , y ≥ 4 años) de los parches de zacatonal de acuerdo a un monitoreo de sitios o parches localizados (estructura del zacatonal).
3. Examinar la relación fuego-vegetación-patrón de distribución espacial para el *R. diazi*, a través de análisis exploratorios apoyados con parámetros de la teoría de metapoblaciones y la ecología del paisaje.

Supuestos teóricos

El patrón de distribución espacial del *R. diazi* puede estar determinado por el efecto del fuego sobre las comunidades de vegetación, en dos sentidos:

- La capacidad de dispersión de la especie (*Bajo el enfoque de la Teoría de Metapoblaciones*).
- La cantidad y configuración espacial del hábitat requerido por la especie (*Bajo el enfoque de la Ecología del Paisaje*).

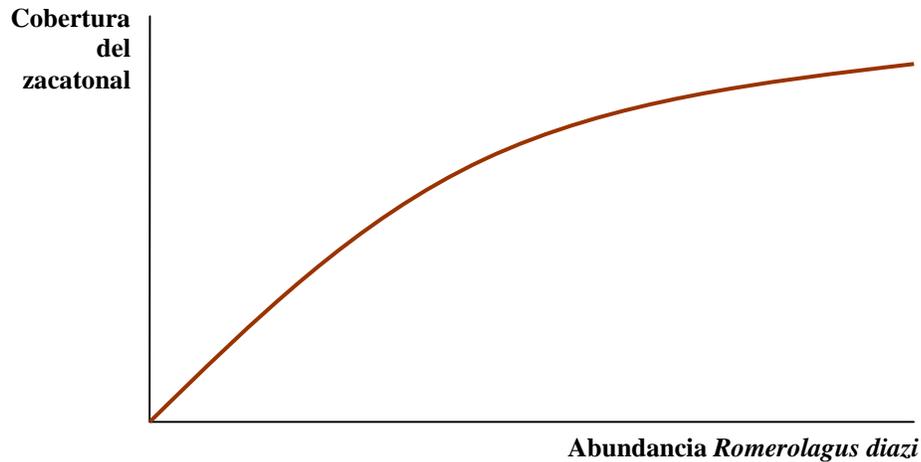
Modelo observado sobre el cambio de estructura del paisaje después de un evento de incendio en el zacatonal alpino del volcán Iztaccíhuatl.



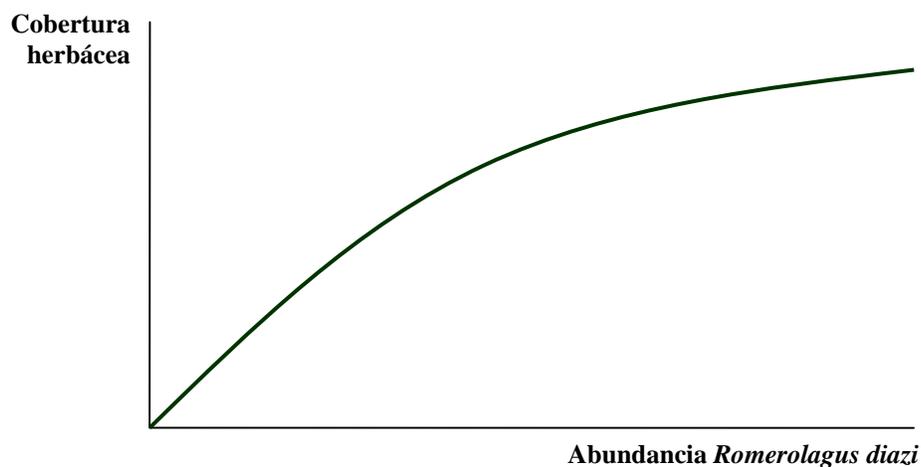
En este modelo, y una vez que se ha presentado un evento de quema de la vegetación (A), y que esta comienza su desarrollo (B), es apreciable en las imágenes C y D que existen dos vías principales de desarrollo de la vegetación, una (C) donde ocurre un rápido crecimiento, y dominio fisonómico del paisaje por parte de la planta anual *Lupinus montanus* (y donde se ubicó alta presencia del *R. diazi*), y otra donde únicamente se presenta el lento desarrollo del zacatonal (D). A pesar del dominio de la planta anual *L. montanus*, el zacatonal termina por ocupar el espacio ya que el lupinar empieza a secarse hasta morir en pie, dando lugar a un hábitat más óptimo para la presencia del zacatuche.

Modelo hipotético del incremento en la presencia del *R. diazi* respecto de la cobertura de vegetación posterior a un evento de incendio en su hábitat.

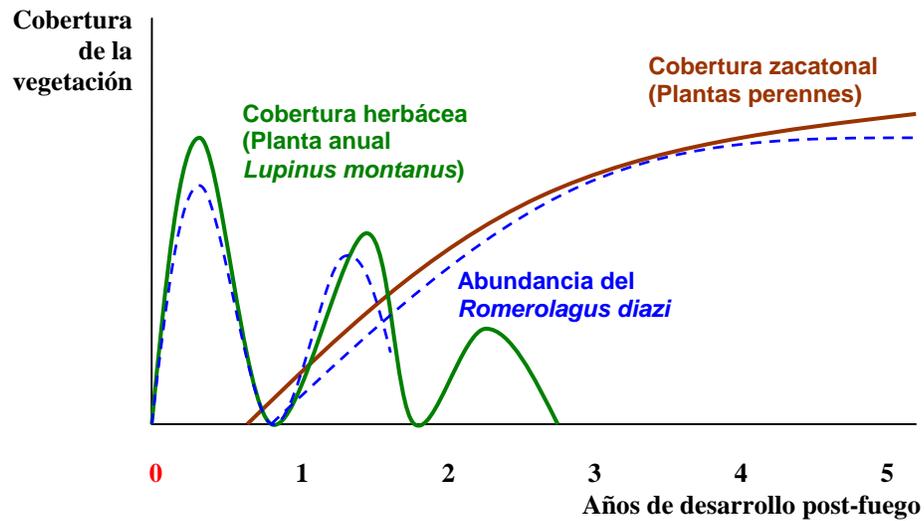
Algunos trabajos postulan que a mayor densidad o cobertura del zacatonal, mayor será la presencia o abundancia de especies que precisan de dicha cobertura para encontrar alimento y protección, como podría ser el caso del zacatucho (Fa *et al.*, 1990; Oosterveld, 1983; Velázquez, 1993), ver siguiente esquema:



No obstante otros trabajos sugieren que no sólo la cobertura del zacatonal, sino también la cobertura herbácea, muestran abundancias considerables del zacatucho, esto a pesar de la falta de zacatonales densos que lo protejan (Rangel, 1996; Velázquez *et al.*, 1996), ver siguiente esquema:



Los esquemas anteriores podrían sugerir entonces, una proporción en la abundancia del zacatuche respecto de la presencia de vegetación herbácea y/o el zacatonal. En este sentido, estaríamos hablando de una variación de abundancia de plantas anuales y plantas perennes, como puede sugerir el esquema siguiente, en el caso observado posterior a un evento de incendio y el subsiguiente desarrollo de la vegetación:



IV

Antecedentes

Hacia el final del Taller Internacional para la Conservación de los Lagomorfos Mexicanos en Peligro de Extinción, celebrado en las instalaciones de la UAM/ Iztapalapa en enero de 1996, una de las principales conclusiones fue que los incendios representan una de las mayores causas de mortalidad en la población del conejo *Romerolagus*. Asimismo, fue mostrado que un incremento en la frecuencia de estos incendios podría resultar en la extinción de las poblaciones locales del lagomorfo. Estos resultados se sucedieron tras una intensa revisión de la literatura actualizada, así como de una serie de análisis de modelamiento con el Programa VORTEX, Ver. 7.0 (éste es un programa de simulación desarrollado por Robert Lacy y King Hughes [Lacy, 1993], y que es usado por el Grupo de Especialistas en Cría para la Conservación de la IUCN/ The World Conservation Union). Este programa es usado como una herramienta en estudios de interacciones ente diversas variables estocásticas que amenazarían a poblaciones silvestres. Los resultados del modelo son proyecciones futuras de los riesgos o mejoras tras la manipulación de las diferentes variables de estocasticidad. Fue marcada la necesidad de obtener datos reales que pudieran sustentar cualitativa y cuantitativamente estas suposiciones (Portales *et al.*, 1997).

La presente investigación va encaminada a entender la relación existente entre la persistencia de la población local del conejo *R. diazi* y la dinámica del fuego a través del análisis de la distribución espacial de sus poblaciones. En este sentido, se analizarán los patrones de agregación del conejo en los diferentes parches de vegetación, como una posible estrategia de selección de sitios de forrajeo (Taylor y Taylor, 1977; Timus, 1983; van Horne, 1983; Fryxell, 1991; Bray *et al.*, 1996; Likhatskii-Yu *et al.*, 1997; Fernandez *et al.*, 1997; Bjornstad y Andreassen, 1998; Krebs *et al.*, 1999) y los posibles patrones de movimientos en el tiempo por parte de la especie (Bray *et al.*, 1996; Lima y Jaksic, 1996; Krebs *et al.*, 1999). Todo esto quedará circunscrito dentro de una discusión teórica, más no un análisis, sobre cómo las teorías de la Ecología del paisaje y de Metapoblaciones pueden apoyar las conclusiones que se observen durante el desarrollo del trabajo (Harrison y Quinn, 1989; Fryxell, 1991; Lidicker, 1995; Whelan, 1995; Pulliam, 1996; Farina, 1998; ; Szacki, 1999; Hanski, 2001; Ehrlén y Eriksson, 2003).



Métodos

Diseño ideal de aproximación

Idealmente el diseño de la investigación debería de presentar una serie de pasos organizados que contemplarían: 1. La captura de individuos y su seguimiento por medios como la telemetría, para el monitoreo de sus posibles movimientos al interior y entre los parches de vegetación. 2. La conformación de zonas de exclusión experimentales para promover las situaciones controladas de incendios y de sitios no impactados por estos. 3. La determinación fitosociológica de las diferentes etapas sucesionales, posteriores a un evento de fuego a través del tiempo y, entre otros objetivos (estos datos ya se tienen de un estudio previo, *ver* Rangel, 1996). 4. Así como un diseño estadístico comprobatorio de los resultados, con el fin de corroborar o refutar una hipótesis determinada de estudio.

Sin embargo, dadas las características de trabajar con una especie en peligro de extinción, estresable y difícil de capturar, con locomoción restringida a cortas distancias, en un Parque Nacional, y con un cierto número de variables no controladas, se hace necesario considerar más un diseño operativo, con el fin de poder trabajar con resultados exploratorios (pruebas no paramétricas), más que confirmativos (Sokal y Rohlf, 1981; Fowler y Cohen, 1995), que puedan arrojar ciertas tendencias que ayuden a definir posibles formas o patrones de cómo se distribuye el *R. diazi* en estos ambientes de altura.

Diseño de muestreo

El programa de trabajo para la colecta de datos se realizó entre octubre del año 2000 y enero del 2002, por otra parte se realizaron subsiguientes observaciones de campo durante 2003 y 2004, principalmente sobre el desarrollo de la vegetación, la presencia del zacatuche, y los eventuales incendios que se presentaron en el área.

También se revisaron diferentes parches de vegetación del zacatonal alpino en recorridos que cubrieron gran parte del área de estudio en el volcán Iztaccíhuatl. Aquí se realizaron 60 levantamientos representativos en parches de vegetación de diferentes edades, a saber: ± 1 , ± 2 , ± 3 y ≥ 4 años de desarrollo post-fuego. En cada parche se ubicaron al azar diez sitios de colecta (al interior de los parches), para un total de 600 sitios.

Cada sitio de colecta estaba a su vez representado por un área circular de 1m de radio (3.1416m^2 de área), donde se registraba la presencia del zacatuche a través del conteo de sus letrinas y excretas dispersas (Oosterveld, 1983; Velázquez *et al.*, 1996a; Rangel *et al.*, 1997). Cada área de levantamiento de datos se georeferenció por medio de un GPS (*Geopositionator System*).

Por otro lado y de manera paralela, se dio seguimiento a un área quemada con el fin de determinar el incremento posterior de la cobertura de la vegetación en el tiempo (porcentaje del incremento y edad de los pastos o zacatonales). Este método ya había sido examinado

previamente con el fin de determinar el tiempo en que esta cobertura vegetativa es suficiente para identificar un patrón de repoblamiento por parte del zacatuche (Rangel, 1996). Con base en este ejercicio, y en anteriores observaciones personales de campo, se determinó la edad post-fuego de los parches donde se realizaron los diferentes levantamientos.

La estructura de la base de datos realizada a partir de las hojas de colecta, presentó los siguiente campos (columnas):

1. Número de levantamiento
2. Coordenadas en X
3. Coordenadas en Y
4. Mes de colecta
5. Abundancia del *R. diazi* (Promedio de letrinas/ levantamiento)
6. Número de sitios con presencia de letrinas (de los 10 sitios por cada parche)
7. Edad post-fuego de la vegetación o parche (± 1 año, ± 2 años, ± 3 años y ≥ 4 años de desarrollo)
8. Porcentaje de cobertura de la vegetación herbácea
9. Tipo de vegetación dominante en el área

Los datos fueron primeramente analizados y comparados a través de las frecuencias observadas y esperadas con respecto a la abundancia del zacatuche en los diferentes parches de vegetación. Esto sólo con el fin de comprender o tener una visión de cómo se comportaron los datos de abundancias respecto de las diferentes coberturas de vegetación post-fuego. Aquí se consideraron tanto los lugares donde se ubicó la presencia del lepórido, así como los sitios potenciales de su distribución pero que no contaron con la presencia de esta especie. Para el análisis de estas frecuencias, se sugirió una prueba de χ^2 y una prueba *G* de bondad de ajuste para poder entender la relación entre la presencia y abundancia del zacatuche y la cobertura herbácea entre los diferentes parches de vegetación que componen su hábitat como ya se había mencionado.

Finalmente se sugirió también la aplicación de una prueba no paramétrica de *Kruskal-Wallis*, con la finalidad de poder comparar los diferentes promedios, entre los datos obtenidos (ente los diferentes parches de vegetación), y con esto ofrecer un mejor razonamiento y explicación, de la relación entre las variables arriba consideradas (presencia y abundancia del zacatuche vs. edad post-fuego del zacatonal por un lado, y cobertura herbácea por otro).

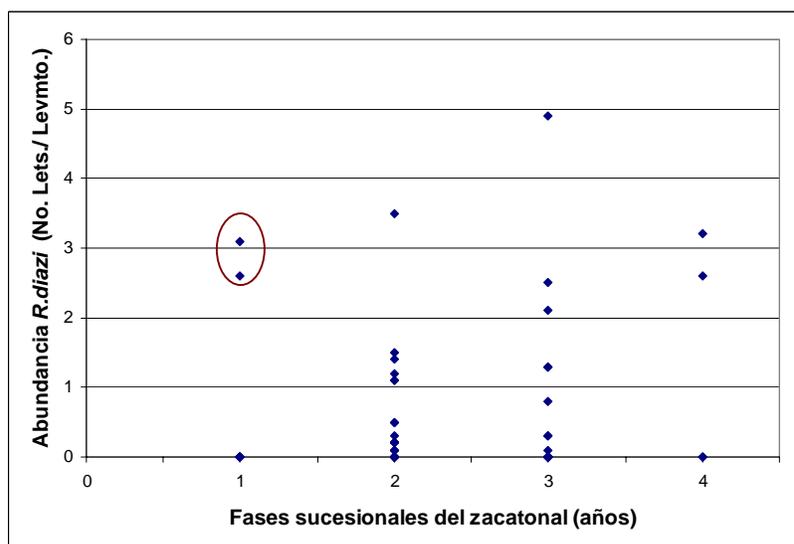
VI

Resultados

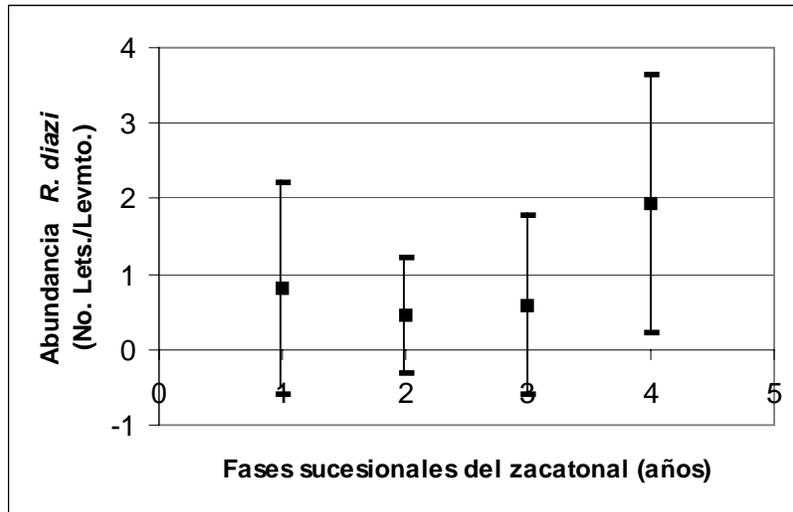
Abundancia del zacatuche vs. cobertura del zacatonal

En las siguientes gráficas es posible observar la variación que se presenta en la abundancia del conejo *R. diazi* a través de los diferentes parches de vegetación de diferentes edades posteriores a eventos de incendios. En las gráficas 1 y 2, es apreciable ya la presencia del zacatuche a ± 1 año de desarrollo de la vegetación, siempre y cuando se considere la presencia y la cobertura suficiente que le brinda la planta anual *Lupinus montanus* (puntos en el círculo rojo de la gráfica), sin embargo en ausencia de esta planta anual y con poco desarrollo del zacatonal no fue posible encontrarlo. La presencia del zacatuche ocurrió únicamente a partir de los ± 2 años, cuando este zacatonal es un poco más denso. Los datos presentan diferentes valores de abundancia del lepórido (incluso muestran una falta de su presencia en un parche de ≥ 4 años de desarrollo, que fue el único encontrado de esa edad y que se ubicó en un sitio alejado de las áreas de presencia de la especie), y donde la mayor cobertura del zacatonal, entre los ± 3 y ≥ 4 años de desarrollo de este, fue la que presentó los mayores registros de su presencia.

Gráfica 1. Relación de abundancia del *R. diazi* (número de letrinas por sitio de levantamiento) con respecto a las fases sucesionales de desarrollo del zacatonal (edad post-fuego en años).



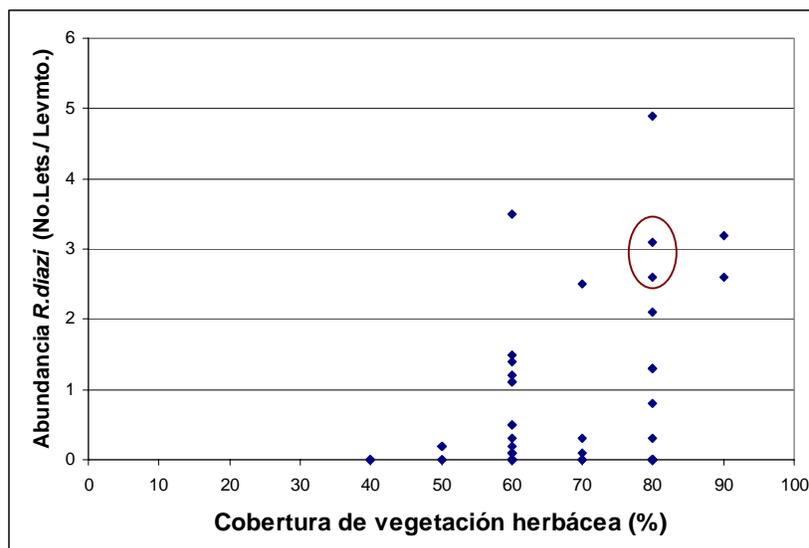
Gráfica 2. Relación de promedios con desviación estándar, de las abundancias obtenidas para el *R. diazi* con respecto a las fases sucesionales de desarrollo del zacatonal (edad post-fuego).



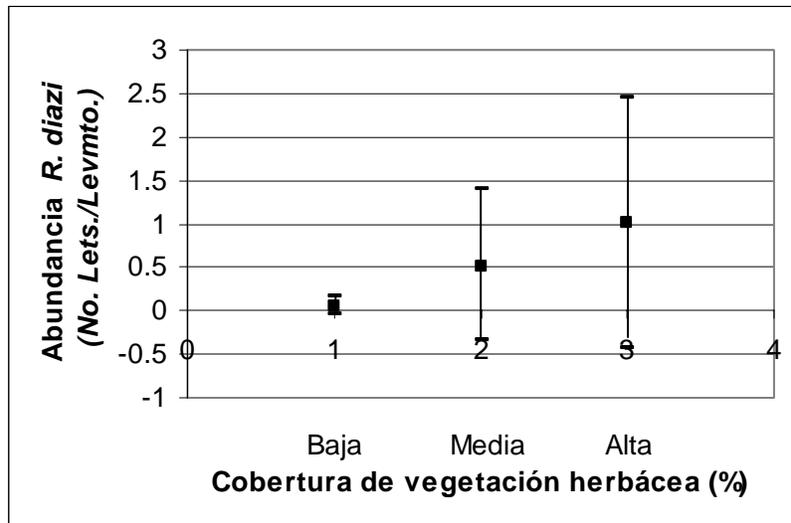
Abundancia del zacatuche vs. cobertura de vegetación herbácea

En las siguientes gráficas (3 y 4), es posible apreciar los mayores hacinamientos de abundancias en el 60% y el 80% de coberturas vegetativas (zacatonal y lupinar; coberturas Media y Alta). Aquí se hace distinción de los dos puntos señalados por el círculo, donde las abundancias del zacatuche se ubican en el 80% de cobertura vegetal (de lupinar), y que en la gráfica 1 se ubican en un zacatonal de menor grado de desarrollo (± 1 año post-fuego). Estos puntos se ubican en lugares con amplia presencia de la planta anual *Lupinus montanus*, y con poco desarrollo del zacatonal.

Gráfica 3. Relación de abundancia del *R. diazi* con respecto al porcentaje de cobertura herbácea.



Gráfica 4. Relación de promedios (más desviación estándar) de las abundancias del conejo *R. diazi* con respecto al porcentaje de cobertura herbácea.



Análisis de frecuencias observadas vs. frecuencias esperadas

En la tabla 1, se puede observar que la frecuencia de aparición del conejo *R. diazi* es considerablemente más alta en lugares de cobertura herbácea media (60 – 70%) que en lugares con cobertura alta (80 – 90%), no obstante que también en ésta última sea elevada.

Tabla 1. Relación de frecuencias presencia–ausencia del *Romerolagus diazi* con respecto al incremento de la cobertura herbácea.

Frecuencias de observación	Cobertura herbácea Baja: 40 - 50%	Cobertura herbácea: Media: 60 - 70%	Cobertura herbácea: Alta: 80 - 90%	Σ
<i>F observada con R. diazi:</i>	3	16	10	29
<i>F esperada con R. diazi:</i>	4.833	13.533	10.633	
<i>F observada sin R. diazi:</i>	7	12	12	31
<i>F esperada sin R. diazi:</i>	5.166	14.466	11.366	
Σ	10	28	22	n=60

$$X^2 \text{ con } (a-1)(b-1) = 2 \text{ gl}$$

$$X^2_{0.005 [2]} = \underline{10.6} \text{ (Two tailed test)}$$

Comparando el valor obtenido anteriormente con la prueba de $X^2 = 10.6$, y la siguiente prueba G de bondad de ajuste, es posible observar que el valor obtenido en esta última es menor al valor calculado por la X^2 , con lo que no se rechazaría la hipótesis nula (H_0 = La abundancia del conejo *R. diazi* no depende de la condición de cobertura herbácea Baja, Media y/o Alta).

Prueba G

$$G = 2 \left[\sum_{j=1}^b \sum_{i=1}^a f_{ij} \ln f_{ij} - \sum_{i=1}^a (\sum_{j=1}^b f_{ij}) \ln (\sum_{j=1}^b f_{ij}) - \sum_{j=1}^b (\sum_{i=1}^a f_{ij}) \ln (\sum_{i=1}^a f_{ij}) + n \ln n \right]$$

$$G = 2 [143.942 - 204.105 - 184.33 + 245.66] = \underline{2.334}$$

$$X^2_{0.005 [2]} = 10.6 > 2.334$$

Por lo tanto G no es significativo a $P < 0.005$, es decir que No se rechaza H_0 .

Esto indicaría que efectivamente, la presencia del conejo *R. diazi* no depende de la condición de cobertura herbácea, independientemente de que esta sea puramente zacatonal (principalmente *Calamagrostis tolucensis*) o zacatonal y lupinar (*Lupinus montanus*), que son las dos principales especies vegetales que le brindan cobertura al lepórido (Rangel, 1996).

Prueba de *Kruskal-Wallis*

Finalmente una prueba no paramétrica de *Kruskal-Wallis*, que permite la comparación de los diferentes valores promedios encontrados, tanto para la presencia del conejo *R. diazi* vs. la edad post-fuego del zacatonal (tabla 2), así como de la abundancia del conejo vs. la cobertura herbácea (tabla 3), muestran ambas que no es posible tampoco en este caso rechazar la afirmación de la hipótesis nula.

Tabla 2. Prueba de *Kruskal-Wallis* para comparar valores de abundancia del *R. diazi* con datos de las diferentes edades post-fuego del zacatonal alpino del Iztaccíhuatl.

Abundancia <i>R. diazi</i> vs. Edad post-fuego del zacatonal				
Edad post-fuego	N	Media	Rango de promedios	Z
1	1	0.8140	3.0	0.45
2	1	0.4520	1.0	-1.34
3	1	0.5910	2.0	-0.45
4	1	1.9330	4.0	1.34
Total	4		2.5	
H= 3.00 GL= 3 P= 0.392				

El valor calculado es menor que el de la Tabla de X^2 con tres grados de libertad ($3 < 7.81$ para $P= 0.05$ y $3 < 11.34$ para $P= 0.01$). El valor de significancia se ubica para una $P= 0.392$. Esto es, que no se puede rechazar la Hipótesis Nula (H_0), lo que a su vez denota que no existen diferencias significativas entre las abundancias encontradas para el conejo *R. diazi* y su relación con la edad del zacatonal posterior a un evento de quema.

Tabla 3. Prueba de *Kruskal-Wallis* para comparar los valores de abundancia del *R. diazi* respecto de los datos encontrados sobre el porcentaje de cobertura herbácea.

Abundancia <i>R. diazi</i> vs. Cobertura vegetativa				
Cobertura	N	Media	Rango de promedios	Z
40	1	0.00E+00	1.0	-1.46
50	1	1.20E-01	2.0	-0.88
60	1	5.27E-01	4.0	0.29
70	1	4.83E-01	3.0	-0.29
80	1	8.20E-01	5.0	0.88
90	1	2.90E+00	6.0	1.46
Total	6		3.5	
H= 5.00 GL= 5 P= 0.416				

Al igual que en el análisis anterior, el valor encontrado aquí se encuentra por debajo del valor de la Tabla de X^2 con cinco grados de libertad, tanto para una $P= 0.05$ ($5 < 11.07$), como para una $P= 0.01$ ($5 < 15.09$). El valor de significancia se ubica para $P= 0.416$, esto es, que de igual manera no se puede considerar rechazar la hipótesis nula para este caso, lo que supone pensar que la abundancia del conejo *R. diazi* no está determinada significativamente por la diferencia en la cobertura vegetativa.

VII

Discusión y Conclusiones

Entender la dinámica de la distribución espacial de las especies ha sido en los últimos años del siglo pasado y principios de éste, uno de los desafíos más grandes que se afrontan en la biología de la conservación (Harris *et al.*, 1996; Turner, 1998; Velázquez *et al.* 2001). Al respecto, es importante señalar que la mayoría de los estudios documentan patrones con especies de plantas, mientras que un número menor lo hace con vertebrados (Bjornstad y Andreassen, 1998; Schweiger y Diffendorfer, 1999; Smith y Hellmann, 2002, entre otros). El caso particular del zacatuche (*Romerolagus diazi*) es uno de estos pocos trabajos, que como estudio de caso ha sido sujeto de investigación en este campo de estudio (Velázquez, 1993 y Velázquez *et al.*, 2001).

Bajo un enfoque localizado del patrón distribución espacial del zacatuche, en este caso en el zacatonal alpino del volcán Iztaccíhuatl, es posible observar una dinámica que se circunscribe dentro de una serie de variables específicas o factores tanto de su medio biótico, como del abiótico. Analizar cada uno de estos factores implicaría una serie de estudios dirigidos que llevarían un tiempo considerable realizar, esto con el fin de apoyar alguna hipótesis de trabajo determinada. Es por esto que, el presente estudio se orientó en considerar sólo algunos de estos factores (principalmente el fuego como detonador, la subsiguiente edad post-fuego del zacatonal, la estructura de la vegetación, y la presencia y abundancia del zacatuche), con el objeto de establecer la presente discusión sobre la posible dinámica de la distribución del conejo *R. diazi* en el zacatonal que se presenta en este ambiente de altura.

Para entender la dinámica de la distribución de una especie determinada, como la del conejo zacatuche, debe considerarse siempre el ambiente donde ésta ocurre, en este caso la dinámica que ocupa al zacatonal alpino. Ésta, desde un punto de vista simplista (y considerando las variables de este estudio), podríamos decir que es detonada, entre otros factores por el fuego. Este se presenta en menor medida con la ocurrencia de relámpagos durante la época lluviosa del año, lo que conlleva a quemas de la superficie vegetativa en áreas relativamente pequeñas (debido a un cierto grado de humedad en la vegetación por las lluvias, DeBano *et al.*, 1998). Mientras que, como ya también se señaló al principio de este trabajo, están los incendios inducidos por el hombre durante la época de estiaje con la finalidad de promover nuevos retoños de pastos para el ganado vacuno principalmente (Lauer, 1978, Benites, 1988. Ver figura 4).

Los incendios en el zacatonal alpino del Iztaccíhuatl, promueven también que la planta anual *Lupinus montanus* se desarrolle con rapidez en algunos lugares (no en todos) donde ocurrió un incendio y donde hay previamente un banco de semillas de esta especie, aunque no necesariamente estos lupinares cubran por entero estos lugares quemados (Rangel, 1996; Ives, 1998; ver figura 8 B). De esta manera, y como resultado de las quemas, tenemos tres panoramas, y el desarrollo de comunidades de vegetación, en donde:

1.- Se presentan áreas o parches de diferentes tamaños, donde únicamente el zacatonal inicia un proceso de desarrollo y crecimiento relativamente lento (Comunidad de vegetación *Calamagrostis toluensis* – *Leptodontium viticuloides*, dominada principalmente por zacatonal. Rangel, 1996).

2.- Áreas donde el lupinar ofrece de manera rápida, áreas de gran densidad que sirven de cobertura y protección para la fauna silvestre, incluido el zacatuche (Comunidad de vegetación *Lupinus montanus* – *Penstemon gentianoides*, fisonómicamente dominada por el lupinar. Rangel, 1996), y

3.- Áreas con cierta densidad que de alguna manera escaparon a la quema y quedan como parches-islas donde el zacatonal continua su desarrollo, e incrementando su edad y por ende su densidad (Comunidad de vegetación *Calamagrostis toluensis* – *Leptodontium viticuloides*, dominada nuevamente por zacatonal. Rangel, 1996).

El mosaico que se observa en el zacatonal alpino es en este sentido, una serie de parches de vegetación de diferentes edades posteriores a eventos de incendios, y al mismo tiempo un paisaje conformado por diferentes comunidades de vegetación con diferentes estructuras y densidades. Este paisaje, para el caso del zacatuche representa una variedad de hábitat tanto óptimos para su presencia (y el posible desarrollo de colonias), como subóptimos, o no adecuados. Aquí es donde iniciamos un análisis de la presencia del zacatuche, donde no siempre los sitios óptimos por su cobertura son indicativos de la presencia de la especie, como fue señalado en el apartado de *resultados* de este trabajo, y cuya posible explicación se discutirá posteriormente.

Primeramente si observamos el *modelo hipotético* que se presenta al final de los *objetivos* de este estudio, se puede apreciar un incremento en la abundancia del zacatuche conforme aumenta también la densidad del zacatonal con el tiempo. Esto si es comparado con las gráficas 1 y 2 del apartado de *resultados* (sobre la relación abundancia del *Romerolagus diazi* vs. edad post-fuego del zacatonal), es un tanto consistente si se considera en el análisis únicamente a los parches de zacatonal con presencia del zacatuche. Empero, aquí también es notorio observar puntos atípicos, donde la presencia del zacatuche ocurre en parches de vegetación de menos de un año de desarrollo post-fuego. En este punto se hace la observación de que dicha abundancia puede obedecer principalmente al gran desarrollo de la planta anual *Lupinus montanus* en esos parches, cuya cobertura fue importante, para que esta presencia del lepórido en estudio pudiera estar garantizada (ver gráficas 3 y 4, de la relación abundancia del *R. diazi* vs. cobertura herbácea). Además es también interesante señalar que al existir suficiente cobertura de protección, esta presencia alta puede obedecer a que el pasto joven a nivel del suelo les ofrecía a los zacatuches una buena oportunidad de alimento tierno (zacatón) libre de cantidades considerables de componentes secundarios depositados en sus hojas (oxalatos y silicatos ente otros).

Analizando el párrafo anterior, vemos que existe consistencia en el aumento en la abundancia del zacatuche conforme existe un incremento en la cobertura vegetativa como se aprecia tanto en el *modelo hipotético* como en el *modelo observado*. Con esto quedaría ahí una conclusión terminante de este trabajo sobre la relación de incremento en la abundancia del zacatuche respecto del incremento en la densidad de la vegetación. No obstante existe también la

situación de encontrar sitios similares con densa cobertura, pero sin la presencia del *R. diazi*, como se observa en la tabla 1 (frecuencias presencia-ausencia vs. porcentaje de cobertura vegetativa). El suponer que existen áreas potencialmente óptimas para la presencia del zacatuche, pero donde éste no se encuentra, nos estaría diciendo que existe también un patrón de aislamiento que, por un lado muestra una distribución fragmentada de la población bajo estudio, mientras que por otro lado, es indicativo de una variabilidad en la configuración y dinámica del paisaje, que sitúa y mueve a esta distribución fragmentada.

Con lo anterior, si se observa únicamente la presencia del zacatuche, se puede percibir que ésta se ubica principalmente en parches de vegetación con densidades que van del 60 al 70% de cobertura (dos años a más, de desarrollo post-fuego). Esto podría ser explicado por la ya considerable densidad alcanzada por los pastos, que aunque no es como la de la categoría siguiente (80–90%, tres años a más, de desarrollo post-fuego), si es la suficiente para que la especie, por sus hábitos, pueda encontrar el refugio necesario, así como el alimento con menor cantidad de componentes secundarios depositados en sus hojas. Al respecto se ha señalado que la especie se alimenta de las hojas tiernas que crecen en la base de los macollos de zacatón y no necesariamente de las hojas viejas de estos pastos (Cervantes y Martínez, 1996; Velázquez *et al.*, 1996a).

La presencia del zacatuche en zacatonales de mayor edad post-fuego (más de tres años de haberse quemado), podría obedecer un poco a las mismas razones descritas para coberturas como las de la categoría anterior de 60 y 70%, pero aquí es claro que aunque existe buena cobertura, el alimento podría no ser el óptimo en cantidad y/o calidad. Habría que buscar en este sentido, la manera de analizar la cantidad aproximada de alimento disponible (cantidad-calidad de nutrientes) entre los pastos de estas coberturas y edades, para poder identificar una razón de la variación en la abundancia del zacatuche. Lo que sí es claro es que, al haber áreas con cobertura suficiente de vegetación, habrá probabilidad de presencia del lepórido siempre que exista una distribución cercana de la especie y de donde esta pueda dispersarse a ocupar estas áreas (Harrison y Quinn, 1989; Pulliam y Dunning, 1994; Pulliam, 1996). Además como ya se mostró anteriormente, la abundancia en las poblaciones del zacatuche muchas veces es explicada no sólo por la cobertura de los pastos, sino también por la cobertura vegetativa que pudiera estar representada, en este caso por los lupinares. El alimento a base de hojas tiernas de zacatón a nivel del suelo, sería una buena razón para que el zacatuche se distribuya en estos manchones de lupinar, esto a lo que se agrega que la especie vegetal no se identificó como una fuente de alimento significativa para el zacatuche, (se observó muy poco o nulo registro de esta actividad en los tallos y hojas de la especie).

Analizando la presencia del zacatuche por medio de una prueba de X^2 así como una prueba de G de bondad de ajuste, para los valores de las anteriores dos tablas, fue curioso observar que la hipótesis nula “La presencia del *R. diazi* no depende de la condición de cobertura herbácea independientemente de que esta sea puramente zacatonal o zacatonal-lupinar”, no pudiera ser rechazada con estas pruebas estadísticas. Del mismo modo no pudo rechazarse dicha hipótesis con la aplicación de la prueba de Kruskal-Wallis para los promedios de abundancias del conejo *R. diazi* vs. edad post-fuego del zacatonal, y abundancia del conejo *R. diazi* vs. cobertura vegetativa (ver tablas 2 y 3). Quizá los parches de vegetación con cobertura vegetativa de entre el 40 y 50% de densidad (en una fase sucesional de menos de dos años de desarrollo post-fuego), no ofrecen la protección suficiente para la presencia del lepórido,

aunque podrían ofrecer la mínima necesaria para que éste extienda hasta aquí parte de su actividad diaria, o bien que señale su posible paso por estos parches en sus movimientos de dispersión. Es menester volver a citar que la calidad de alimento es mayor en estos pastos jóvenes que en los de mayor edad, y respecto de la cobertura habría que analizar más detenidamente como ésta es útil al conejo cuando podría decirse que queda más expuesto a depredadores en estos pastos más ralos. Esto ya que si se camina por dichos zacatonales de menos de dos años de desarrollo posterior a un incendio, es evidente observar el suelo descubierto, lo que llama la atención para este tipo de suposiciones sobre el riesgo que enfrentaría la especie a depredadores (Cervantes y Martínez, 1996).

De lo anterior, no se tienen datos concretos sobre la sola presencia de adultos (y/o juveniles) en estas áreas, a pesar de que por el tamaño de las excretas fue clara la identificación de adultos (*ver* diferencia de tamaños de excretas entre adultos y juveniles en la figura 9, cuadro central y en Rangel, 1996). Esto indicaría que si bien no son sitios adecuados para la presencia de colonias establecidas, si lo fueron para la poca actividad registrada del zacatuche en estas áreas que, como ya se señaló anteriormente podrían ser parte de su presencia a través de movimientos de dispersión. De esto último es importante señalar que, la poca presencia de adultos en estos sitios más descubiertos podría también sugerir que únicamente éstos, y no los juveniles, están aptos para tomar el riesgo de moverse en busca de mejor alimento en estos pastos, o bien que puedan usarlos para dispersarse a otras áreas como ya se infirió.

Por otro lado, también debe de ser clara, la visión de que existe una dinámica en el desarrollo de la estructura vegetativa tras un evento de fuego. Esto lo que nos está diciendo es que, posterior a un incendio comienza un proceso de desarrollo y competencia por los recursos (*e. gr.* espacio, luz, suelo, agua, entre otros) por parte de las especies de plantas del lugar. El zacatonal, en este sentido inicia su crecimiento de manera relativamente lenta respecto de otras plantas como el *Lupinus montanus*, y el *Penstemon gentianoides*, que crecen de manera más rápida, ganando espacio e incrementando sus densidades. Aquí es sabido que especies como el *L. montanus* precisan de escarificar sus semillas con fuego para promover su crecimiento (Ives, 1998). En esta especie se ha observado que, con este tipo de crecimiento el lupinar ofrece una estructura dinámica que, da la impresión de ser “parches móviles”, es decir que al ser dispersadas las semillas de esta especie, ésta crecerá posteriormente con una nueva distribución en el espacio tras el paso aleatorio de un nuevo incendio.

Con todo esto es posible considerar que, junto a las causas que determinan la dinámica de distribución espacial del zacatuche, existe una dinámica de la vegetación que conforma parte de su hábitat y del paisaje en general. Este último, a su vez obedece a fuerzas mayores de cambio en el tiempo y reflejadas en el espacio. Es decir, que de manera esquemática, y siguiendo los pasos de los *modelos hipotético y observado*, ya señalados al principio de este estudio, los movimientos del zacatuche estarán posiblemente gobernados por la dinámica funcional de cambio entre el detonador inicial de este estudio, los incendios, en función del cambio en la vegetación impactada por este fenómeno, y a su vez estos en función de la estructura espacial del paisaje, que ofrecerá como resultado los diferentes parches que se observan, y en los que tiene que establecerse y dispersarse el zacatuche, según lo empuje esta dinámica de cambio percibida a una escala paisajística (Wiens, 1997; Schweiger y Diffendorfer, 1999).

En una escala menor de apreciación, los movimientos del zacatuche pueden también ser explicados con el apoyo de los diferentes conceptos e ideas que conforman por ejemplo, la Teoría de Metapoblaciones (Hanski, 1997; Hanski, 2001; Hanski y Gilpin, 1991; Harrison y Taylor, 1997). Aquí básicamente se señala que existen poblaciones o subpoblaciones (considerando una distribución fragmentada), de donde se desprenden movimientos de dispersión entre diferentes áreas no ocupadas, o bien que son retroalimentadas por otras poblaciones o subpoblaciones y que también están sujetas a procesos de extinción local.

Haciendo en este sentido un recuento rápido de la Teoría de Metapoblaciones, el modelo *Clásico* (*Classic*; ver la siguiente figura 10 **A**) presenta primeramente una distribución fragmentada donde la especie se dispersa alcanzando nuevos lugares vacíos para colonizar, o retroalimentar subpoblaciones. La extinción puede presentarse en estas subpoblaciones pero la persistencia de la especie dependerá del potencial de dispersión de la misma, y donde exista el balance entre la tasa de recolonización y la de extinción.

Por otro lado está el modelo *Continente-Isla* (*Mainland-Island*; ver figura 10 **B**) que presenta una gran subpoblación *continente* (*mainland*) de donde se retroalimentan (por movimientos de dispersión) pequeñas subpoblaciones *islas* (*island*), o bien de donde se colonizan nuevos espacios potenciales para la presencia de determinada especie. Se presentan procesos de extinción, pero estos no se encuentran en balance ya que existe mayor probabilidad de que las pequeñas subpoblaciones desaparezcan. Aquí la especie persistirá tanto como la subpoblación *continente* sobreviva.

También está el modelo de *Poblaciones en parches* (*Patchy population*; ver figura 10 **C**) donde no hay una subpoblación mayor, y donde los sitios ocupados y/o desocupados son fácilmente alcanzables por la especie, la dispersión permite estos movimientos y aquí no se considera una verdadera extinción local ya que cualquier sitio es potencialmente recolonizable. Este modelo se considera que aplica para especies principalmente grandes con un gran potencial de dispersión.

Otro modelo es el de *No equilibrio* (*Nonequilibrium*; ver figura 10 **D**) donde la distribución es fragmentada pero no existe potencial para la dispersión, con lo que la persistencia de la especie estará determinada por la sobrevivencia de los parches o habitados, aunque se señala que la extinción local es rara, también se puntualiza que esta distribución está en los pasos de la extinción a un nivel regional (Hanski y Gilpin, 1991; Harrison, 1991).

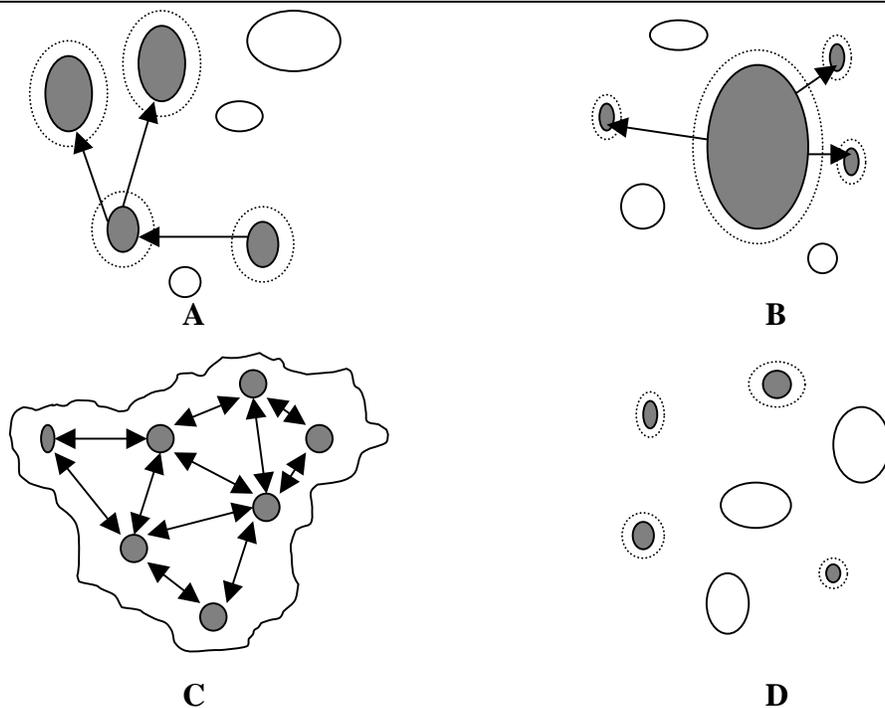


Figura 10. Modelos teóricos de metapoblaciones: **A.** *Classic*, **B.** *Mainland-Island*, **C.** *Patchy population* y **D.** *Nonequilibrium*, donde los círculos llenos representan parches de hábitat con subpoblaciones ocupándolos, los círculos vacíos son hábitat temporalmente vacantes, las líneas punteadas representan el radio de movimientos de la vida de un individuo, y las flechas representan los movimientos de dispersión entre parches.

Finalmente (entre algunas variaciones de los modelos y nuevas ideas) se tiene también el modelo *Fuente-sumidero* (*Source-sink*), donde se señala que muchas poblaciones fragmentadas presentan gran parte de sus subpoblaciones en áreas *sumideros* (*sinks*), donde la reproducción de la especie es insuficiente para balancear la mortalidad, pero donde el número es balanceado por la inmigración de individuos desde áreas *fuentes* más productivas (*sources*) reproductivamente hablando. Es decir que en una subpoblación *fuentes* la tasa de nacimientos excederá a la de muertes y la de emigración excederá a la de inmigración. Contrariamente en una subpoblación *sumidero* la tasa de muertes excederá a la de nacimientos y la de inmigración excederá a la de emigración. Con esto al no haber inmigración en una subpoblación *sumidero*, ésta eventualmente desaparecerá. Cabe señalar que en este modelo una población *fuentes* no necesariamente es similar a una subpoblación *continente*, de hecho, puede ser menor en tamaño que una subpoblación *isla* del modelo anterior (Pulliam, 1988; Pulliam y Dunning, 1994).

Con los anteriores cuatro modelos, más el de *Fuente-sumidero*, es posible tratar de explicar lo que ocurre con el zacatuche sin pretender encajonarlo en alguno de estos modelos teóricos. Esto ya que cada uno de ellos representa a una subpoblación “ideal” en el modelo, que no necesariamente muestra otras variables específicas con las que una especie se presenta en la naturaleza, es decir, que en el modelo no se señalan por ejemplo, las fuerzas que mueven a que una especie se disperse, o bien las causas por las que esta se encuentra fragmentada en su distribución, independientemente de la configuración del paisaje.

En el caso del zacatuche podríamos considerar que es necesario conocer si existen los balances señalados por los modelos respecto de las tasas de nacimientos-muertes, así como de

las de inmigración-emigración por ejemplo. Aunque saber sobre la presencia de subpoblaciones *continente* o *fuelle* por ejemplo, sería un importante factor que ayude a conocer sobre posibles movimientos de dispersión a otros sitios donde las subpoblaciones fueron extinguidas por diferentes causas, como los incendios abordados en este estudio, y que ahora son sitios o parches potencialmente colonizables.

Cada uno de los modelos podría aportar ideas sobre las posibles decisiones del zacatuche con respecto al cambio en la estructura del paisaje que se le presenta. Este cambio por ejemplo, forzaría al zacatuche a dispersarse ante el avance del fuego o ante la situación de quedar más expuesto a los depredadores de la zona (comadreja *–Mustela frenata–*, búhos *–Bubo virginianus–*, halcones cola roja *–Buteo jamaicensis–*, coyotes *–Canis latrans–*, serpientes de cascabel *–Crotalus sp. –*, incluso perros domésticos *–Canis familiaris–*). Sin embargo la dinámica de cambio en la estructura del paisaje también le ofrecerá un mosaico de diferentes hábitat donde pueda permanecer, o por donde pueda dispersarse en busca de sitios más seguros para su establecimiento (Bjornstad *et al.*, 1998; Pannell y Obrad, 2003).

Es sabido que conforme los machos crecen en las colonias pueden ser expulsados de esta al existir jerarquías en la misma (Velázquez *et al.*, 1996). Con esto se puede inferir entonces que se promueven movimientos de dispersión en busca de territorios para establecerse y quizá formar nuevas colonias. No se sabe si existe el traslapamiento de colonias, aunque por observaciones personales de campo, se sabe de la existencia de sitios de agregación en grandes áreas o parches de determinada estructura vegetativa (quizá subpoblaciones *continente* o *fuelle*). Aquí es claro que si bien, estos sitios de agregación pueden ocupar grandes áreas, también es claro que dichas agregaciones pueden verse limitadas por el tamaño o los límites de los parches. En este sentido los movimientos de dispersión pueden ocurrir entre diferentes parches con lo que la dinámica de la distribución espacial de la especie estaría siendo promovida por el cambio en la estructura del paisaje, quizá detonado por el fuego de manera específica, aunque no necesariamente de manera concluyente.

Los resultados de este estudio no han rechazado una hipótesis (nula) sobre la no dependencia de la presencia del zacatuche, respecto de las condiciones de cobertura puramente de zacatonal (plantas perennes) o lupinar denso (planta anual). Es decir, que ante la existencia de cobertura herbácea, por mínima que esta sea, la presencia del conejo *R. diazi* estará siendo garantizada, con lo que es posible pensar sobre determinados movimientos que empujan a este lepórido a moverse a través de la variada cobertura, siempre que también existan sitios de distribución de donde partir. Hay que recordar que existen sitios potenciales para su distribución, pero que no contaron con la presencia del zacatuche debido quizá a que no había alguna población cercana de donde pudieran dispersarse hacia estos sitios potenciales. Aquí también hay que señalar que el número de parches sin presencia del zacatuche era elevado, lo que implica que las subpoblaciones pueden presentarse sumamente alejadas unas de otras, aún tratándose del mismo zacatonal alpino. Esto podría afectar seriamente a esta especie, ante la posibilidad de que sobre estas subpoblaciones alejadas ocurra algún proceso estocástico de extinción local (de alguna subpoblación específica), y que el parche o área no pueda ser retroalimentada en lo posterior por alguna subpoblación cercana, más grande, estable o más productiva.

Durante el muestreo de este trabajo, se encontró por ejemplo una subpoblación, en la vertiente occidental del Iztaccíhuatl que no rebasaba el ámbito hogareño señalado para esta especie (2,500 m²; Cervantes y Martínez, 1996), misma que permaneció intacta durante el periodo de estudio. Esta subpoblación no estaba cercana a algún sitio de agregación, *continente* o *fuentes* en ninguno de sus límites, con lo que cabría suponer que pudiera extinguirse ante un evento estocástico, o bien que creciera y ampliara su área de distribución, incluso que pudiera desplazarse ante el empuje de algún incendio. Aquí la dinámica de cambio del paisaje juega un importante papel en la sobrevivencia de la subpoblación señalada, papel que está contemplado en la teoría metapoblacional, independientemente de no conocerse el equilibrio entre las tasas de sobrevivencia y migración de la especie. Es decir, que aunque no se conozcan tales proporciones, el hecho de que una subpoblación se encuentre “aislada” físicamente, esto la sometería a las consecuencias de vivir en un ambiente donde la dinámica espacial pueda serle favorable o desfavorable, dependiendo de cómo ocurran los procesos de cambio a mayores escalas.

Finalmente es posible considerar que la especie puede mostrar un comportamiento, hasta cierto punto, como el que se observa en el *modelo hipotético* señalado al inicio de este trabajo. No obstante hay que considerar la dimensión del espacio (y el tiempo) y que ese incremento en la densidad de la especie puede estar influenciado por la dinámica de movimientos de la misma, dadas presiones de cambio y configuración del paisaje. Aquí se señala esta posibilidad al observar que en el campo se analizaron subpoblaciones que se encontraban alejadas unas de otras y que no necesariamente se encontraban interconectadas. La posibilidad de un intercambio de organismos por dispersión de estos es factible aunque no se pudo corroborar por el tipo de estudio indirecto que se realizó. No obstante, es importante recalcar que si bien no son claros estos movimientos entre parches, si es evidente que existen movimientos de los organismos, principalmente adultos (por su presencia) en parches de baja cobertura y que se ubicaban más allá de las áreas de mayor abundancia. Las áreas de agregación nunca se ubicaron de manera estática, siempre lo fueron de manera dinámica, es decir que la presencia del zacatuche siempre se percibió ligada al cambio en la cobertura vegetativa conforme esta se desarrollaba al recuperarse del paso del fuego.

Esta última idea es parte de lo que se puede inferir a partir de las observaciones y los datos colectados en campo que tratan de explicar como el zacatuche ocupa el espacio siguiendo un posible patrón de distribución similar al que se propone en la teoría de metapoblaciones, que a su vez está ligado a una dinámica de cambio en la estructura del paisaje a una escala regional, y que podría ser inicialmente y en una escala más fina, detonado por el fuego. Es decir, que la persistencia de la especie en el zacatonal alpino puede obedecer a una combinación de factores donde el fuego juega un papel importante, pero no determinante como se demostró en el estudio, en la configuración espacial de la distribución de esta especie endémica.

VIII

Bibliografía citada

- A**lmeida, L., Cleef, A.M., Herrera, A., Velázquez, A. e I. Luna. 1994. El zacatonal alpino del volcán Popocatepetl, México, y su posición en las montañas tropicales de América. *Phytocoenologia*, 22(3): 391-434
- Anaya, L.A.L., Hernández, S.R. y S.X. Madrigal. 1980. La vegetación y los suelos de un transecto altitudinal del declive occidental del Iztaccihuatl (México). *Bol. Tec. Inst. Nac. Invest. For.* 65 México.
- B**arnes, R.F.W., Tapper, S.C. y J. Williams. 1983. Use of pastures by brown hares. *Journal of Applied Ecology*. 20, 179-185
- Beaman, J.H. 1962. The timberlines of Iztaccihuatl and Popocatepetl, Mexico. *Ecology*. 43(3): 377-385
- Beck, E.; Scheibe, R. y E.D. Schulze. 1986. Recovery from fire: Observations in the alpine vegetation of western Kilimanjaro (Tanzania). *Phytocoenologia*. 14, 55-77
- Benites, B.G. 1982. Efectos del fuego en la vegetación herbácea de un bosque de *Pinus hartwegii* Lindl. de la Sierra del Ajusco. In: Rappoport, H.E. y López Moreno R.I. (Eds.). Aportes a la ecología urbana de la Ciudad de México. Limusa. México.
- Bjornstad, O.N. y H.P. Andreassen. 1998. Effects of habitat patchiness and connectivity on the spatial ecology of the root vole *Microtus oeconomus*. *Journal of Animal Ecology*. 67(1): 127-140
- Bray, Y., Marboutin, E., Lartiges, A., Mauvy, B. y R. Péroux. 1997. Dynamics of european hare: Production and dispersal of young. *Abstracts of the 7th International Theriological Congress*. Acapulco, México.
- C**ervantes, F.A., Lorenzo, C. y R.S. Hoffmann. 1990. *Romerolagus diazi*. *Mammalian Species*. 369, 1-7
- Cervantes, F.A. y J. Martínez, 1996. Historia natural del conejo zacatucho o teporingo (*Romerolagus diazi*). In: A. Velázquez, F.J. Romero y J. López-Paniagua (Comps.). Ecología y conservación del conejo zacatucho (*Romerolagus diazi*) y su hábitat. Fondo de Cultura Económica. México. 175p.
- Cleef, A.M. 1980. La posición fitogeográfica de la flora vascular del páramo neotropical. Colombia Geogr. IGAC. Bogotá. 7(2): 68-86
- Cleef, A.M. y A. Chaverri. 1992. Phytogeography of the páramo flora of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. In: Balslev, H. and Luteyn, J.L. (Eds.). An Andean ecosystem under human influence. Academic Press, London. Pp. 45-60
- Corbet, G. 1983. A review of classification in the family Leporidae. *Acta Zoologica Fennica*. 174, 11-15
- Coutiño, L.M., Huntley, B.J. y B.H. Walker. 1982. Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. In: Huntley, B.J. and Walker, B.H. (Eds.). Ecology of tropical savannas. Springer-Verlag. Berlin, Germany. Pp. 273-291
- D**aubenmire, R. 1968. Ecology of fire in grasslands. *Advances in Ecological Research*. 5, 209-226

- DeBano, L.F., Neary, D.G. y P.F. Ffolliott. 1998. Fire's effects on ecosystems. John Wiley & Sons. New York. 333 p.
- Demant, A. 1978. Características del Eje Neovolcánico Transmexicano y sus problemas de interpretación. *Revista del Instituto de Geología de la UNAM*. 2:172-188
- De Poorter, M. y W. van der Loo. 1981. Report on the breeding and behaviour of the volcano rabbit at the Antwerp Zoo. *In: Myers, K. and MacInnes, C.D. (Eds.). Proceedings of the World Lagomorph Conference. Guelph*, 1979. University of Guelph. Ontario, Canada. Pp. 956-972
- Dunning, J.B., Danielson, B.J. y H.R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65:1 (Forum).
- Durant, P. 1983. Estudio ecológico del conejo silvestre *Sylvilagus brasiliensis meridensis* (Lagomorpha: Leporidae), en los páramos de los Andes Venezolanos. *Carib. J. Sci.* 19(1-2): 21-29
- E**druma, E.L. 1979. The effects of burning and grazing on the productivity and numbers of plants in Rwanzori National Park, Uganda. *In: Ajayi, S.S. & Holstead, L.B. (Eds.). Wildlife management in savannah woodland*. Taylor Francis Ltd. London, UK. Pp. 176-185
- Ehrlén, J. y O. Eriksson. 2003. Large-spatial dynamics of plants: a response to Freckleton & Watkinson. *Journal of Ecology*, 91, 316-320
- F**a, J.E., López-Paniagua, J., Romero, F.J., Gómez, J.L. y J.C. López. 1990. Influence of habitat characteristics on small mammals in a mexican high-altitude grassland. *J. Zoo. Lond.* 221, 275-292
- Farina, A. 1998. Principles and methods in landscape ecology. Chapman and Hall, U.K. 235p.
- Fernandez, F.A.S., Freitas, S.R. y R. Cerqueira. 1997. Density dependence in within-habitat spatial distribution: contrasting patterns for a rodent and a marsupial in southeastern Brazil. *Ciencia e Cultura*. Sao Paulo. 49(1-2): 127-129
- Forman, E.W. y M. Godron. 1986. Landscape ecology. John Wiley & Sons. N.Y. 619 p.
- Fowler, J. y L. Cohen. 1995. Practical Statistics for field biology. John Wiley and Sons. Chichester, England. 227 p.
- Frost, P.G.H. 1984. The response and survival of organism in fire prone environments. *In: Booysen, P. de V. & Tainton N.M. (Eds.). Ecological effects of fire in South African ecosystems*. Springer-Verlag. New York.
- Frylestam, B. 1976. Effects of cattle-grazing and harvesting of hay on density and distribution of an european hare population. *In: Z. Pielowski and Z. Pucek (Eds.). Ecology and management of european hare populations. The Proceedings of an International Symposium held in Poland*. Pp. 199-203
- Fryxell, J.M. 1991. Forage quality and aggregation by large herbivores. *Am. Nat.* 138, 478-498
- Fule, P.Z. y W.W. Covington. 1997. Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico. *Acta Botánica Mexicana*. 41, 43-79
- G**ilpin, M.E. y M.E. Soulé. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. *In: M.E. Soulé (Ed.). Conservation biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. Pp. 19-34

- Gillon, D. 1983. The fire problem in tropical savannas. *In*: F. Bourliere (Ed.). Tropical savannas. Elsevier Scientific Publications Comp. Amsterdam.
- Gliessman, S.R. 1998. Agroecology: Ecological processes in sustainable agriculture. Ann Arbor Press, U.S.A. 357 p.
- González, A., 1986. Descripción y aspectos fitogeográficos de la vegetación alpina del Nevado de Toluca, Edo. de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 63 p.
- Goszczynski, J., Ryszkowski, L. y J. Truszkowski. 1976. The role of the european hare in the diet of predators in cultivated field systems. *In*: Z. Pielowski and Z. Pucek (Eds.). Ecology and management of european hare populations. 1976. *The proceedings of an International Symposium held in Poland*. Pp. 127-133
- H**anski, I. 1997. Metapopulation dynamics: From concepts and observations to predictive models. *In*: I.A. Hanski y M.E. Gilpin (Eds.). Metapopulation biology. Ecology, genetics, and evolution. Academic Press. U.S.A. Pp. 69-91
- Hanski, I. 2001. Metapopulation ecology. Oxford University Press. Oxford. 313 p.
- Hanski, I. y M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. *In*: M. Gilpin e I. Hanski (Eds.). Metapopulation dynamics. London Academic Press. Pp. 3-16
- Harris, L.D., Hctor, T.S. y S.E. Gergel. 1996. Landscape processes and their significance to biodiversity conservation. *In*: O.E. Rhodes, Jr., R.K. Chesse y M.H. Smith (Eds.). Population dynamics in ecological space and time. The University of Chicago Press. Pp. 319-347
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a Metapopulation context; an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnaean Society*, 42, 73-88.
- Harrison, S. 1998. Do taxa persist as metapopulation in evolutionary time? *In*: M.L. McKinney y J.A. Drake (Eds.). Biodiversity dynamics. Turnover of populations, taxa, and communities. Columbia University Press, N.Y. Pp. 19-29
- Harrison, S. y J.F. Quinn. 1989. Correlated environments and the persistence of metapopulations. *Oikos*. 56, 293-298
- Harrison, S. y A.D. Taylor. 1997. Empirical evidence for metapopulation dynamics. *In*: I.A. Hanski y M.E. Gilpin (Eds.). Metapopulation biology. Ecology, genetics, and evolution. Academic Press. U.S.A. Pp. 27-42
- Higgins, K.F. 1984. Lightning fires in North Dakota grasslands and in pine-savannah lands of South Dakota and Montana. *Journal of range management*, 37(2): 100-103
- Hill, M. 1979. TWINSPAN-A FORTRAM Program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University Press. Ithaca, N.Y.
- Hill, M.O. y H.G. Gauch. 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio*. 42, 47-58
- Hofstede, R.G.M. 1995. Effects of burning and grassing on a Colombian Páramo Ecosystem. PhD Thesis. Amsterdam, The Netherlands. 199 p.
- Huisman, J. y H. Olf. 1998. Competition and facilitation in multispecies plant-herbivore systems of productive environments. *Ecology Letters*. 1, 25-29

- I**nternational Union for Conservation of Nature, 1972. Volcano rabbit. Sheet 9.59.3.1. *In: IUCN. Red Data Book, Vol, I, Mammalia. IUCN, Switzerland.*
- Ives, A.R. 1998. Population ecology. The waxing and waning of populations. *In: S.I. Dodson, T.F.H. Allen, S.R. Carpenter, A.R. Ives, R.L. Jeanne, J.F. Kitchell, N.E. Langston y M.G. Turner (Eds.). Ecology. Oxford University Press. Oxford. Pp. 235-314.*
- J**uárez, S. y Z. Cano. 2007. El cuarto elemento y los seres vivos. *Ciencias. Revista de difusión de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Ene.-Feb. 2007, 4-12*
- K**ellman, M. y R. Tackaberry. 1997. Tropical savannas. *In: Kellman, M. and Tackaberry, R. (Eds.). Tropical savannas. The functioning and management of a tropical ecosystems. Routledge. Londond and New York. Pp. 173-200*
- Komarek, E.V. Sr. 1964. The natural history of the lightning. *Tall Timbers Fire Ecol. Conf. 3, 139-183*
- Krebs, J.C., Sinclair, A.R.E., Boonstra, R., Boutin, S. Martin, K. y J.N.M. Smith. 1999. Community dynamics of vertebrate herbivores: how can we untangle the web? *In: H. Olf, V.K. Brown and R.H. Drent (Eds.). Herbivores: Between plants and predators. British Ecological Society. Blackwell Science. London. Pp. 447-473*
- L**aegaard, S. 1992. Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. *In: Balslev, H. & Luteyn, J.L. (Eds.). Páramo: An Andean ecosystem under human influence. Academic Press. London, U.K. Pp. 151-170*
- Lauer, W. 1978. Timberline studies in central Mexico. *Artic and alpine research. 10(2): 383-396*
- Lacy, R.C. 1993. VORTEX: A computer simulation model for population viability analysis. *Wildl. Res. 20, 45-46*
- Lidicker, W.Z.Jr., 1995. The landscape concept: something old, something new. *In: W.Z. Lidicker Jr. (Ed.). Landscape approaches in mammalian ecology and conservation. University of Minnesota Press. Minneapolis. Pp. 3-19*
- Likhatskii-Yu, P., Nikitin, N.M. y A.F. Trubnikov. 1997. Snow cover of island forest of the Central Chernozem Zone and its impact on the spatial structure of ungulate communities. *Ekologiya. Moscow. 0(2): 115-120*
- Lima, M. y F. Jaksic. 1997. Extinction and colonisation process in subpopulations of five neotropical small mammal species. *Abstracts of the 7th International Theriological Congress. Acapulco, México.*
- Lugo, H.J. 1984. Geomorfología del sur de la Cuenca de México. Instituto de Geografía, UNAM. Serie Varia, T.1, No.8. 95 p.
- M**onadjén, A. y M.R. Perrin. 1998. Effects of food supplementation and fire on small mammal community structure in a Swaziland grass. *South African Journal of Science, 94(2): 89-93*
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Willey and Sons, New York. 584 p.
- N**eil, R.H.S. y S.J. McNaughton. 1989. Grassland fire dynamics in the Serengeti Ecosystem, and a potential method of retrospectively estimating fire energy. *Journal of Applied Ecology. 26, 1025-1033*

Nixon, G.T., 1989, The geology of Iztaccihuatl volcano and adjacent areas of the Sierra Nevada and Valley of Mexico: *Geological Society of America Special Paper* 219. 58 p.

Oosterveld, P. 1983. Eight years of monitoring of rabbits and vegetation development on abandoned arable fields grazed by ponies. *Acta Zool. Fennica*. 174, 71-74

Pannell, J.R. y D.J. Obrad. 2003. Probing the primacy of the patch: what makes a metapopulation? *Forum Journal of Ecology*. 91, 485-488

Portales, B.G., Reyes, G.P., Rangel, H. Velázquez, A. Miller, P., Ellis, S. y A.T. Smith,. 1997. Taller Internacional para la Conservación de los Lagomorfos Mexicanos en Peligro de Extinción. AMCELA, UAM-I, UNAM, IUCN/SSC-LSG, IUCN/CBSG, CBSG-Mexico. *IUCN/SSC-CBSG*. Apple Valley MN, USA

Prins, H.H.T. y H. Olf. 1996. Species richness of African grazer assemblages: Towards a functional explanation. *In: D.M.Newbery, H.H.T. Prins y N.D. Brown (Eds.)*. Dynamics of tropical communities. Blackwell Science. Oxford. Pp. 449-490

Pulliam, H.R. 1988 Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalists*. 132, 652-661

Pulliam, H.R. 1996. Sources and sink: Empirical evidence and population consequences. *In: O.E. Rhodes, Jr., R.K. Chesser y M.H. Smith (Eds.)*. Population dynamics in ecological space and time. The University of Chicago Press. U.S.A. Pp. 45-69

Pulliam, H.R. y J.B. Dunning, 1994 Demographic processes: Population dynamics on heterogeneous landscapes. *In: G.K. Meffe y C.R. Carrol (Eds.)*. Principles of conservation biology. Sunderland, M.A. Sinauer Associates.

Ramsay, P.M. y E.R.B. Oxley. 1996. Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Vegetatio*. 124, 129-144

Rangel, H. 1996. Descripción y uso de hábitat de *Romerolagus diazi*: Efecto del fuego sobre el zacatonal alpino del volcan Iztaccihuatl, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 179 p.

Rangel, H., Romero, F.J. y A. Velázquez. 1997. Indirect methods of abundance estimation on the volcano rabbit (*Romerolagus diazi*). *Abstracts of the 7th International Theriological Congress*. Acapulco, México.

Rangel, H. y O. M-Vilchis. 1998. Diversidad mastofaunística de la zona sur de la Cuenca de México como parte de una región trans-biogeográfica. Memorias del 2º Congreso de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación. Universidad Centroamericana (UCA). Managua, Nicaragua.

Ritchie, M.E. 1997. Populations in a landscape context: Sources, sinks and metapopulations. *In: J.A. Bissonette (Ed.)*. Wildlife and landscape ecology. Effects of pattern and scale. Springer, N.Y. Pp. 160-184

Rzedowski, J. 1988. Vegetación de México. Limusa. México. 432 p.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica del Valle de México. *Acta Botánica Mexicana*, 14:3-21

Rzedowski, J. y G.C. Rzedowski. 1979. Flora fanerogámica del Valle de México. *CECSA*. México. Vol. I.

- Schweiger, E.W. y J.E. Diffendorfer. 1999. The relative importance of small-scale and landscape-level heterogeneity in structuring small mammal distributions. *In: G.W. Barret y J.D. Peles (Eds.). Landscape ecology of small mammals.* Springer-Verlag, N.Y. Pp. 175-207
- Smith, J.N. y J.J. Hellmann. 2002. Population persistence in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution.* 17(9): 397-399
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. *Biometry.* 2nd Ed. W.H. Freeman and Company, N.Y.
- Szacki, J. 1999. Spatially structured populations: How much do they match the classic metapopulation concept? *Landscape Ecology.* 14, 369-379
- Tamayo, J.L. 1962. Geografía general de México. Vol 1. Geografía Física. 2nd Ed. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas. México, D.F. 562 p.
- Taylor, L.R. y R.A.J. Taylor. 1977. Aggregation, migration and population mechanics. *Nature,* Lond. 265, 415-421
- Timus, G. 1983. Are animal populations really aggregated?. *Oikos.* 40, 64-68
- Tolhurst, K.G., McCaw, W.L., Burrows, N.D., Friend, G.R. y A.M. Gill. 1995. Fire from a flora, fauna and soil perspective: sensible heat measurement. *In: McCaw, W.L., Burrows, N.D. and Friend, G.R. (Eds.). Landscape - Fires 1993: Proceedings of an Australian Bushfire Conference,* Perth Western, Australia. 4, 45-58
- Trollope, W.S.W. 1982. Ecological effects of fire in South African savannas. *In: Huntley, B.J. & B.H. Walker (Eds.). Ecology of tropical savannas.* Springer-Verlag, New York.
- Tropelle, W.S.W. 1984. Fire behaviour. *In: Booysen, P.V. & N.M. Taiton (Eds.). Ecological effects of fire.* Springer-Verlag, New York.
- Turner, M.G. 1998. Landscape ecology. *In: S.I. Dodson, T.F.H. Allen, S.R. Carpenter, A.R. Ives, R.L. Jeanne, J.F. Kitchell, N.E. Langston y M.G. Turner (Eds.). Ecology.* Oxford University Press. Oxford. Pp. 77-122.
- Valverde, V.M.T. 1999. Las metapoblaciones en la naturaleza, ¿realidad o fantasía?. Facultad de Ciencias, UNAM. *CIENCIAS,* 53, 56-63
- Van de Vijver, C.A.D.M. 1999. Fire and life in Tarangire. Effects of burning and herbivory on an East African Savanna System. Tropical Resource Management Papers/ Wageningen University and Research Centre. The Netherlands. 177 p.
- Van der Wal, R. 1998. Defending the marsh: herbivores in a dynamic coastal ecosystem. PhD Thesis. Groningen, The Netherlands. 158 p.
- Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *J. Wildl. Manage.,* 47(4): 893-901
- Velázquez, M.A. 1992. Grazing and burning in grassland communities of high volcanoes in Mexico. *In: Balslev, H. & Luteyn, J.L. (Eds.). Páramo: An Andean ecosystem under human influence.* Academic Press. London, U.K. Pp. 231-241
- Velázquez, A. 1993. Man-made and ecological habitat fragmentation: Study case of the volcano rabbit (*Romerolagus diazi*). *Z. Säugetierkunde.* 58, 54-61

- Velázquez, A. y Cleef, A.M. 1993. Plant communities of the volcanoes 'Tláloc' and 'Pelado', Mexico. *Phytocoenologia*. 22, 145-191
- Velázquez, A., Cervantes, F.A., y C. Galindo-Leal. 1993. The volcano rabbit *Romerolagus diazi*, a peculiar lagomorph. *Lutra*. Holland. 36, 62-70
- Velázquez, A. y Heil, G.W. 1996. Habitat suitability study for the conservation of the volcano rabbit (*Romerolagus diazi*). *Journal of Applied Ecology*. 33, 543-554
- Velázquez, A. y F.J. Romero. 1999. Biodiversidad de la región de montaña del sur de la cuenca de México. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco y Secretaría del Medio Ambiente, comisión de Recursos Naturales y Desarrollo Rural. México. 351 p.
- Velázquez, A., Romero, F.J. y J. López-Paniagua. 1996a. Ecología y conservación del conejo zacatuche (*Romerolagus diazi*) y su hábitat. Fondo de Cultura Económica. México. 175p.
- Velázquez, A., Romero, F.J. y J. López-Paniagua. 1996b. Amplitud y utilización del hábitat del conejo zacatuche. In: A. Velázquez, F.J. Romero y J. López-Paniagua (Comps.). Ecología y conservación del conejo zacatuche (*Romerolagus diazi*) y su hábitat. Fondo de Cultura Económica. México. 175p.
- Velázquez, A., Romero, F.J., Rangel-Cordero, H. y G.W. Heil. 2001. Effects of landscape changes on mammalian assemblages at Ixta-Popo Volcanoes, Mexico. *Biodiversity and Conservation*. 10, 1059-1075
- Velázquez, A., Durán, E., Ramírez, I., Mas, J.F., Ramírez, G., Bocco, G. y J.L. Palacio. 2003. Land use-cover change processes in highly biodiverse areas: The case of Oaxaca, México. *Global Environmental Change*, 3(12): 8-24
- Verweij, P.A. 1995. Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. PhD Thesis. Enschede, The Netherlands. 233 p.
- Vieira, E.M. y F.J. Marinho. 1998. Pre- and post-fire habitat utilisation by rodents of Cerrado from Central Brazil. *Biotrópica*. 30(3): 491-496
- Villa, R.B. y F.A. Cervantes. 2003. Los mamíferos de México. Instituto de Biología, UNAM – Grupo Editorial Iberoamérica, S.A. de C.V. 140 p.
- Vogl, R.J. 1974. Effects of fire on grasslands. In: Kozłowski & Ahlgren (Eds.). *Fire and Ecosystems*. Academic Press, New York. Pp. 139-191
- W**atkinson, A.R. y W.J. Sutherland. 1995. Source, sink and pseudo-sink. *Journal of Animal Ecology*. 64, 126-130
- Werger, M.J.A. 1974. On concepts and techniques applied in the Zürich-Montpellier method of vegetation survey. *Bothalia* 11(3):309-323
- Whelan, R.J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press, U.K. 346 p.
- White, S.E. 1962. Iztaccíhuatl. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Investigaciones 6. México, D.F. 80 p.
- White, P.S. y J. Harrod. 1997. Disturbance and diversity in Landscape context. In: J.A. Bissonette (Ed.). *Wildlife and landscape ecology. Effects of pattern and scale*. Springer-Verlag, N.Y. Pp. 128-159
- Wiens, J.A. 1997. Metapopulation dynamics and Landscape ecology. In: I.A. Hanski y M.E. Gilpin (Eds.). *Metapopulation biology. Ecology, genetics, and evolution*. Academic Press. U.S.A. Pp. 43-62