



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTOS DEL FUEGO Y LA HERBIVORIA SOBRE LA BIOMASA AEREA DEL ESTRATO HERBACEO DE LA RESERVA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

SONIA MARIA JUAREZ OROZCO



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENON CANO SANTANA

2005



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

m. 347332



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Sonia María Juárez Orozco

FECHA: 30/08/05

FIRMA: \_\_\_\_\_

*[Handwritten signature]*

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Efectos del fuego y la herbivoría sobre la biomasa aérea del estrato herbáceo de la Reserva del Pedregal de San Angel"

realizado por Juárez Orozco Sonia María

con número de cuenta 09802021-6 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director  
Propietario

Dr. Zenón Cano Santana

*[Handwritten signature]*

Propietario

Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez

*[Handwritten signature]*

Propietario

Dr. José Manuel Maass Moreno

*[Handwritten signature]*

Suplente

Dr. Víctor Joaquín Jaramillo Luque

*[Handwritten signature]*

Suplente

Dra. Silvia Castillo Argüero

*[Handwritten signature]*

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. *[Handwritten signature]* Juan Manuel Rodríguez Chávez



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

*Le dedico esta tesis a:*

*Mi familia, especialmente a mi mamá que es un ejemplo a seguir y a mi papá que siempre ha compartido conmigo su visión del mundo. A mi abuelita Ma. Inés Lievanos por todo su cariño*

*También le dedico esta tesis al Dr. Carlos Vázquez que inspiró de muchas maneras mi gusto por la biología*

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco mucho al Dr. Zenón Cano por sus enseñanzas, consejos y observaciones en la elaboración de mi tesis. Sobre todo, el ánimo que me infundió con su calidez y entusiasmo.

A mis sinodales, Dr. Javier Álvarez, Dr. Manuel Maass, Dra. Silvia Castillo y Dr. Víctor Jaramillo por sus acertados comentarios y reflexiones que enriquecieron de sobremana este trabajo y que sin duda me serán de utilidad en el futuro.

Al biólogo Marco A. Romero Romero, por el tiempo que me dedicó generosamente sobretodo en el área de cómputo. Al M. en C. Ubaldo Guzmán Villa por su apoyo moral y su cooperación tan oportuna y espontánea para darle una solución a las medidas topográficas tanto en el campo como con el sistema de cómputo.

A Oscar, Fernando, Marcos, Cecilia, Mariana, Nidia, Elia, Christian, Juan, Cesar, Itzel, Erick, Israel, Imouris, Dulce, María Ester, Marco y Esteban por su ayuda en el campo, en el laboratorio y en lo personal.

A todos los integrantes del laboratorio de Ecología por haberme hecho agradable el ambiente en el que estuve trabajando durante mi proyecto.

A mis profesores Dr. Zenón Cano, Dr. Jorge Meave, Dra. Teresa Valverde, Dra. Consuelo Bonfil, Dra. Silvia Castillo, Dr. Carlos Martorell y Dra. Irma Trejo que me asesoraron pacientemente desde el inicio de mi tesis.

A los señores Mario Zanco Espinoza y Pablo Andrés Peralta Reyes de la planta de agua de Ciencias Políticas por toda su cooperación y su amable ayuda

A mi mamá, por su cariño, paciencia y apoyo. Siempre me da alientos para continuar.

A mi papá que afectuosamente siempre se preocupa por mi.

A mis tíos Susana y Tito por todo el apoyo que me han brindado a lo largo de mi vida con mucho afecto. Y a mis hermanos-primos Migue, Santi y Efra.

A la Dra. Blanca Pérez García por su generoso apoyo y por su amistad.

A mis todos mis compañeros del grupo de artrópodos terrestres por su amistad, en especial a Jonathan, Omar, Jessica, Iván, Josselyn, Marcos, Esteban, Paty, Víctor, José Luis e Isael.

A todos mis amigos: Laura, Yanet, Yazmín, Taz, Saraí, Julieta, Jorge, Leonel, César, Vania, Mariana, Nidia, Elia, Christian, Carlos, Marco, Mike, Eri, por hacer mi vida feliz. A mi mejor amiga Ceci por su alegría y a Erick por su cariño.

## ÍNDICE

RESUMEN	6
I. INTRODUCCIÓN	8
1.1. Biomasa en pie y productividad primaria	8
1.2. El fuego, sus causas y componentes	10
1.2.1. Distribución del combustible	10
1.2.2. Calidad del combustible	11
1.2.3. Clima	11
1.2.4. Topografía	11
1.3. Cambios posteriores a un incendio	12
1.3.1. Nutrientes	12
1.3.2. Luz y Temperatura	13
1.3.3. Viento, humedad y escorrentía	13
1.4. El fuego como un disturbio	13
1.5. Las plantas y el fuego	15
1.5.1. Adaptaciones de las plantas para sobrevivir al fuego	16
1.6. Efectos del fuego sobre la composición y diversidad de la comunidad	18
1.7. Fuego y Productividad	20
1.8. Los animales y el fuego	23
1.9. La herbivoría	25
1.9.1. Efecto de los herbívoros sobre la biomasa aérea y la productividad primaria	26
II. ANTECEDENTES	29
2.1. Efecto simultáneo del fuego y los herbívoros sobre la biomasa aérea	29
2.2. Efectos del fuego en matorrales	31
2.3. El Pedregal de San Ángel: un caso especial	31
III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	34

	5
IV. SITIO DE ESTUDIO	36
4.1. Sustrato y Suelo	36
4.2. Clima	37
4.3. Flora y Vegetación	37
V. SISTEMA DE ESTUDIO	40
5.1. Componentes de la vegetación	40
5.2. El principal herbívoro:	
<i>Sphenarium purpurascens</i> (Orthoptera; Pygomorphyidae)	42
VI. MATERIALES Y MÉTODOS	44
VII. RESULTADOS	48
7.1. Fitomasa aérea de la vegetación herbácea general	48
7.2. Fitomasa aérea de cada componente taxonómico	48
7.3. Fitomasa aérea para los componentes dominantes de la vegetación de la Reserva del Pedregal de San Ángel	48
7.4. Estructura de la comunidad y diversidad vegetal	51
7.5. Efectos sobre la comunidad de artrópodos	59
7.6. Comparación de la topografía entre sitios quemados y no quemados	60
VIII. DISCUSIÓN	63
8.1. Fitomasa y condiciones ambientales	63
8.2 Topografía y fitomasa	63
8.3 El efecto del fuego sobre la biomasa en pie	64
8.4. El efecto del fuego sobre la diversidad, composición y dominancia de las hierbas	68
8.5. El efecto de la remoción de artrópodos sobre la fitomasa aérea	69
8.6. El efecto del fuego sobre la artropodofauna	70
8.7. Conclusiones	71
LITERATURA CITADA	72

## RESUMEN

Se estudió el efecto del fuego y los herbívoros sobre la fitomasa aérea de una zona de la Reserva del Pedregal de San Ángel, D. F. Para ello se seleccionó una zona quemada en marzo de 2003 y una zona aledaña no quemada, dentro de las cuales se cosecharon las partes aéreas de diez componentes de la vegetación herbácea. Semanalmente, entre mayo y octubre, a 15 cuadros de cada sitio se les aplicó insecticida y al resto se les regó con agua. En el pico de biomasa (octubre) se cosechó la vegetación y se registró el peso seco. Para la biomasa total de hierbas y para la mayoría de los componentes no hubo efecto significativo de los herbívoros pero sí del fuego. Las zonas quemadas presentaron una fitomasa aérea de hierbas aproximadamente tres veces más alta que las no quemadas. Asimismo, la fitomasa de *Muhlenbergia robusta* y *Cissus sycioides* fue más alta en los sitios quemados que en los no quemados. Empero, la biomasa de Pteridophyta y *Dahlia coccinea* fue 2.8 y 10 veces más alta en los sitios no quemados. Además, bajo la acción de los herbívoros, la fitomasa aérea de *Cissus sycioides*, *Manfreda scabra* y *Dioscorea galeottiana* fue 2.7, 1.9 y 12 veces mayor, respectivamente, que en los cuadros donde se aplicó insecticida. La estructura de la comunidad de hierbas fue afectada por el fuego y la remoción de herbívoros. Mientras que en los sitios quemados la especie dominante fue *M. robusta*, en los cuadros no quemados y sin insecticida dominó *M. scabra*, y en los sitios no quemados y con aplicación de insecticida los componentes dominantes fueron *Dahlia coccinea* y otros pastos. Los sitios

quemados registraron menor diversidad de hierbas que los no <sup>7</sup>  
quemados. Se concluye que el fuego y los herbívoros afectan tanto  
la fitomasa aérea como la estructura de la comunidad de hierbas.

## I. INTRODUCCIÓN

### 1. 1. Biomasa en pie y productividad primaria

Los ecosistemas son sistemas termodinámicos abiertos que están constituidos por sus comunidades bióticas y el medio abiótico que les rodea (Tansley, 1935; Golley, 1993). Dentro de éstos ocurren los movimientos de materia y energía que todas las entidades biológicas necesitan para su construcción y sus actividades (Odum, 1972). Una manera de cuantificar la materia orgánica viva que se gana o pierde durante estos procesos es mediante el peso seco de los organismos por unidad de superficie, el cual recibe el nombre de *biomasa* (Billings, 1966). En los ecosistemas terrestres la mayor parte de ésta se encuentra en las plantas, las cuales son productoras primarias de biomasa debido a su capacidad para fijar carbono mediante el proceso de fotosíntesis (Taiz y Zeiger, 1991). La tasa con la que esta biomasa es producida por unidad de superficie se conoce como *productividad primaria* (Billings, 1966; Jordan, 1983; Begon et al., 1996). En particular, la tasa de fijación de materia y energía a través de la fotosíntesis recibe el nombre de *productividad primaria bruta (PPB)*. Si a ésta se le resta la pérdida de energía que se da mediante la respiración (*R*) de las plantas se obtiene la *productividad primaria neta (PPN)*, la cual representa la tasa de producción de biomasa y energía que queda a disposición para el consumo por parte de los heterótrofos (Billings, 1966; Jordan, 1983; Begon et al., 1996).

Existen dos vías por las cuales se intercambia energía entre un sistema y su ambiente: los flujos de calor y el trabajo (Odum,

1972; Phillipson, 1975). El trabajo se realiza por medio de las actividades de los seres vivos: funciones metabólicas y movimiento (Odum, 1972; Phillipson, 1975). El calor se pierde por radiación, flujos convectivos (sensibles y latentes) y conducción. Todo el trabajo de los seres vivos representa transformación de energía que finalmente se libera en forma de calor por flujos convectivos y conducción (Odum, 1972; Phillipson, 1975). Del total de energía solar que llega a la Tierra, menos del 2% es fijado por las plantas (Phillipson, 1975), y sólo una fracción de ésta es convertida a energía química, de la cual una parte es almacenada por la planta y otra se libera como calor. Sólo una fracción muy pequeña de la energía total pasa a los siguientes niveles tróficos en los cuales le sucede lo mismo: una parte se almacena y la otra se pierde (Odum, 1972; Phillipson, 1975). Independientemente a las pérdidas de energía por calor en los seres vivos existen limitaciones en el proceso de producción de biomasa, las cuales se mencionan a continuación: 1) la escasez de agua restringe la tasa fotosintética (Webb, *et al.*, 1983; Lynch, 1995); 2) la escasez de nutrientes minerales esenciales reduce la tasa de producción de tejido fotosintético y su eficacia en la fotosíntesis (Augustine *et al.*, 2003); 3) las temperaturas extremas pueden ser letales o son un obstáculo para el crecimiento (Bonan, 1993); 4) la baja profundidad del suelo impide el suministro adecuado de recursos (Lynch, 1995); 5) una cobertura incompleta del follaje provoca que gran parte de la radiación incidente caiga sobre el suelo en lugar del follaje (Walmsley *et al.*, 1987); y 6) la saturación lumínica del fotosistema evita que se asimile toda la energía aprovechable, aunque hay variaciones en la eficiencia con la que las plantas utilizan este recurso (Webb *et al.*, 1983).

## 1.2. El fuego, sus causas y componentes

Durante la combustión, los compuestos de carbono reaccionan con el oxígeno del aire dando lugar al CO<sub>2</sub> y al vapor de agua. Dado que en la fotosíntesis se producen moléculas de carbono a partir de estos compuestos, la respiración celular, que es un tipo de combustión es considerada como su reacción inversa (Trollope, 1984). Desde el punto de vista biológico-ecológico el fuego puede considerarse un disturbio que abre espacios de colonización en los ecosistemas terrestres (Whelan, 1995). Sin embargo, la relación fuego-biota no es unidireccional ya que los seres vivos también son capaces de afectar las características de los incendios (Whelan, 1995). Un incendio puede ser influenciado por la calidad del combustible y su distribución, el clima y la topografía, los cuales se discuten a continuación (Grimm, 1984; Whelan, 1995).

*1.2.1. Distribución del combustible.* Lo más común es que la distribución del combustible sea poco uniforme lo que causa variaciones horizontales y verticales en la intensidad del fuego (Whelan, 1995), que se reflejan en la supervivencia diferencial de las especies y/o los individuos (Whelan et al., 2002). Cuando el fuego es superficial o de dosel, los organismos beneficiados son aquellos cuyos meristemas se encuentran enterrados bajo tierra, debido a la capacidad aislante del suelo (Beadle, 1940). La humedad del suelo es importante en estos casos ya que los suelos húmedos alcanzan temperaturas más altas que los secos cuando el incendio produce temperaturas por debajo de 100°C, pero amortiguan mucho más el calor cuando las temperaturas son más elevadas que el punto de ebullición del agua (Beadle, 1940). Asimismo, se ha encontrado que la temperatura por encima del suelo alcanza un

máximo a poca distancia de la superficie, y disminuye a medida que se incrementa la altura (Daubenmire, 1968; Wright y Bailey, 1982).

1.2.2. *Calidad del combustible.* La cantidad y composición del combustible determinan en gran parte las características de un incendio (DeBano *et al.*, 1998; Catchpole, 2002), tales como la intensidad del fuego y el calor que se puede liberar (Catchpole, 2002). El combustible puede ser tanto materia viva como muerta contenida en hojarasca, troncos, pastos y el dosel de los árboles (Catchpole, 2002). Su arreglo, tamaño, densidad, distribución, contenido de humedad y constituyentes químicos son los que determinan la intensidad de un incendio, pues de ellos depende la rapidez de la propagación del fuego y la energía liberada (DeBano *et al.*, 1998).

1.2.3. *Clima.* Las condiciones atmosféricas apropiadas para que se desarrolle un incendio son la baja humedad relativa en el aire y la incidencia de vientos debido a que ambos reducen el tiempo de secado del combustible y la dispersión del fuego (Grimm, 1984). Sin embargo, el clima local está en parte determinado por la vegetación: un dosel denso y cerrado reduce la evaporación relativa y mantiene la humedad alta del suelo, mientras que en un área sin vegetación ocurre el efecto contrario (Uhl y Kaufmann, 1990).

1.2.4. *Topografía.* La forma del terreno tiene múltiples efectos en la distribución del fuego: en una pendiente las llamas establecen un mayor contacto con la superficie, lo que calienta el combustible y favorece la dispersión del fuego (Alexander, 1982). Por lo tanto, el desplazamiento de un incendio es más lento si se inicia en una cima y más rápido si se inicia en una barranca (Alexander, 1982). Esto explica también porqué una topografía

accidentada puede constituir una barrera rompe fuego (Alexander, 1982).

### 1.3. Cambios posteriores a un incendio

Los incendios pueden describirse por su continuidad, intensidad, tasa de dispersión, continuidad de la flama, desarrollo de la combustión y el tiempo para que se presenten temperaturas letales; todas estas características determinan las consecuencias del fuego sobre la comunidad biológica como la colonización (Johnson, 1992; Whelan, 1995; Whelan *et al.*, 2002). De igual forma, el desarrollo de la combustión y su avance determinan la cantidad de biomasa remanente después del incendio (Whelan, 1995).

Al terminar un incendio, los cambios son notables tanto a nivel biótico como abiótico y los efectos de estos cambios no son enteramente independientes uno del otro (Whelan, 1995). A continuación se describen los cambios que ocurren después de un incendio.

1.3.1. *Nutrientes.* Dependiendo de la intensidad, durante un incendio ocurren dos efectos contrastantes sobre el contenido de nutrientes en el suelo: la pérdida de algunos nutrientes (McMaster *et al.*, 1982; Shay *et al.*, 2001) y la incorporación de otros (Tracy y McNaughton, 1997; Ellingson *et al.*, 2000; Romanya *et al.*, 2001; Shay *et al.*, 2001; Bennett *et al.*, 2002). Además, durante un incendio, se forman compuestos como el butenolide 3-metil-2Hfuro[2,3-c]piran-2-ona y el óxido de nitrógeno que se derivan a partir de la quema de materia orgánica e inducen la germinación y el crecimiento de las plantas (Flematti *et al.*, 2004; Keeley y Fotheringham, 1997).

1.3.2. *Luz y Temperatura.* La luz y la temperatura también cambian después de un incendio. Este hecho se debe principalmente a que la remoción de la vegetación facilita la penetración de los rayos solares hacia el suelo, por lo que tanto la luz como la temperatura se incrementan (Ahlgren y Ahlgren, 1960; Old, 1969; Tracy y McNaughton, 1997; Shay, et al., 2001).

1.3.3. *Viento, humedad y escorrentía.* La remoción total o parcial de la biomasa aérea en un incendio puede aumentar la velocidad del viento (Wright y Bailey, 1982; Kauffman, et al., 2002). Las consecuencias ecológicas de este hecho incluyen una desecación más rápida del suelo, mayor erosión y mejor dispersión de algunas semillas (Hulbert, 1969; Old, 1969; Wright y Bailey, 1982; Mallik, 1986; Whelan, 1995).

La remoción de la vegetación también tiene efectos en las relaciones hídricas del ecosistema (Old, 1969; Mallik, 1986). Después de un incendio el suelo queda expuesto al impacto directo de las gotas de lluvia (Boyer y Dell, 1980) promoviendo su encostramiento y la disminución en la infiltración. La escorrentía aumenta como resultado de la ausencia de hojarasca y vegetación y por ende disminuye la evapotranspiración, aunque aumenta la evaporación debido al incremento en la temperatura y la velocidad del viento (Old, 1969; Vogl, 1974; Drawe, 1978; Schacht y Stubbendieck, 1985; Mallik, 1986; Willms et al., 1993; Tracy y McNaughton, 1997).

#### **1.4. El fuego como un disturbio**

Picket et al (1989) propone que un disturbio es un cambio en la estructura de un ecosistema causado por un factor externo, y éste puede ocurrir en diferentes escalas espacio-temporales. Por otro

lado, Grime (1979) años antes definió al disturbio como un proceso que remueve biomasa. El debate a cerca de la definición de disturbio es constante, no obstante generalmente se consideran como disturbios eventos tales como incendios, tormentas, regimenes de herbivoría alterados, etc. (Hobbs y Huenneke, 1992). Los componentes que determinan el nivel de daño que produce un disturbio, son la frecuencia, la intensidad y el tamaño de éstos (Hobbs y Huenneke, 1992). Dichos eventos, cambian la disponibilidad de recursos, por lo que es importante tener un sistema de referencia que identifique una condición que se encuentre fuera del rango de normalidad (Picket *et al*, 1989). En las comunidades vegetales los disturbios promueven las invasiones de plantas exóticas que pueden reducir o desplazar a las especies nativas y alterar el funcionamiento de los ecosistemas (Hobbs, 1991). El fuego se considera un disturbio porque abre espacios en la vegetación, formando nuevas áreas para la colonización. Por lo tanto, como consecuencia de un incendio, comienza un proceso de sucesión en donde las especies van ocupando progresivamente el substrato (Connell y Slatyer, 1977) de manera que en distintos puntos climax cambian las especies dominantes (Egler, 1954). Es por ello que la composición después de un incendio depende de la supervivencia de propágulos y del reclutamiento y regeneración de los individuos (Noble y Slatyer, 1980). El efecto del fuego sobre la riqueza de las comunidades ha sido poco estudiado, un aspecto particular de su efecto sobre las comunidades es que no siempre se comporta conforme a la hipótesis de disturbio intermedio (Schwilk *et al*, 1997; Li *et al*, 2004), la cual establece que la diversidad es más alta en sitios que han tenido un nivel de frecuencia intermedio (Huston, 1979). Por ejemplo, en un estudio realizado en matorrales de clima mediterráneo en África se observó que la

diversidad de especies fue más alta en los sitios con menor frecuencia de incendios, mientras que los valores más bajos de diversidad se registraron en sitios con frecuencias altas y moderadas (Schwilk *et al.*, 1997). Esto se explica porque las quemas eliminan los arbustos grandes, los cuales no son capaces de alcanzar la madurez entre incendios (Schwilk *et al.*, 1997).

### 1.5. Las plantas y el fuego

Durante un incendio, las temperaturas elevadas pueden causar dos tipos de daños en las plantas: directos (cambios en su estructura) e indirectos (cambios en su metabolismo) (Levit, 1972). De cualquier modo, las plantas son organismos modulares que pueden reponer algunas de sus partes dañadas (Strasburger, 1991; Cirne y Scarano, 2001). Por ello, la posibilidad de que una planta muera depende de la extensión del daño de las partes dañadas (Whelan, 1995; DeBano *et al.*, 1998). Por ejemplo, daños al cambium y a los meristemas afectan la supervivencia de una planta (Whelan, 1995).

Sin embargo, a pesar del efecto destructivo del fuego, también se producen respuestas favorables en las plantas: (1) incremento en la productividad primaria neta (Singh, 1993; Bennett *et al.*, 2002), (2) incremento en la floración (Daubenmire, 1968), (3) incremento en la dispersión de semillas (Whelan, 1995; Laterra, y Solbrig, 2001), y (4) aumento en el establecimiento de plántulas (Whelan, 1995; Gashaw *et al.* 2002).

La temperatura alcanzada en los incendios determina que se presenten o no estas respuestas (DeBano *et al.*, 1998; Whelan *et al.*, 2002). En algunos casos, los individuos más dañados tienden a aumentar el número de rebrotes en órganos subterráneos, mientras que los individuos con poco daño suelen producir ramas y hojas

nuevas (Cirne y Scarano, 2001). El tamaño individual de la planta también contribuye a la variación en el patrón de rebrote: individuos más grandes acumulan más reservas y tienen yemas subterráneas más activas (Cirne y Scarano, 2001). En este sentido, baja cantidad de reservas en órganos subterráneos, puede ser un factor limitante en la producción de biomasa después de un incendio (Bowen y Pate, 1993).

#### *1.5.1. Adaptaciones de las plantas para sobrevivir al fuego.*

Frente a esta presión de selección, las plantas presentan adaptaciones para enfrentar los incendios (DeBano et al., 1998; Whelan et al., 2002). En ocasiones, las plantas pierden algunos de sus componentes durante un incendio pero los tejidos esenciales que permiten su recuperación permanecen protegidos (Brooks, 2002). Existen estructuras fundamentales para ello: cortezas gruesas aíslan del calor al cambium y a las células meristemáticas (Daubenmire, 1979), los tallos subterráneos o los lignotubérculos también protegen células meristemáticas gracias a la naturaleza aislante del suelo (Daubenmire, 1979; Whelan, 1995; Cattling et al., 2001); las semillas, por su parte, pueden protegerse mediante estructuras aislantes, como la testa, el fruto o conos serotinos (Daubenmire, 1979; Cattling et al., 2001).

Algunas formas de vida se benefician de los incendios, en especial de los superficiales. Los pastos, por ejemplo, tienen sus meristemas en la base de sus hojas donde están protegidos del fuego (Gill, 1981; DeBano et al., 1998), por lo que pocos días después de un incendio se registran nuevos brotes (Cano-Santana y León-Rico, 1998; Martínez-Mateos, 2001), cuyo crecimiento además, es acelerado por el calor producido (Wronski, 2003). Algunas coníferas también se ven beneficiadas por los incendios (Daubenmire, 1979). Los conos serotinos retienen a las semillas

durante muchos años hasta que el calor producido por los incendios los seca, permitiendo la apertura del cono y la liberación de la semilla (Daubenmire, 1979).

Algunas Liliopsida arborescentes y las Magnoliopsida poseen meristemas protegidos del calor por arreglos particulares de sus hojas que les permiten aislar sus yemas del fuego (Gill, 1981). Además, este tipo de arreglos les proporciona a muchos invertebrados refugio (Whelan *et al.*, 1980).

Los arbustos, por su parte, comúnmente pierden sus tejidos meristemáticos aéreos durante un incendio, pero, son capaces de sobrevivir debido a que sus yemas se encuentran bajo el suelo en tallos y raíces, permitiéndoles rebrotar después del siniestro (James, 1984; Whelan, 1995). Proteger a los tejidos vitales bajo el suelo constituye un mecanismo exitoso para la supervivencia, ya que a una profundidad mayor a 5 cm no existe una elevación significativa en la temperatura (Beadle, 1940).

Las semillas se consideran como una etapa de renovación, persistencia y dispersión que puede subsistir a los incendios (Daubenmire, 1979; Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). Existen dos mecanismos por los cuales las semillas escapan del calor: 1) enterrándose en el suelo y permaneciendo en el banco de semillas ó 2) manteniéndose encerradas dentro de los frutos presentes en el dosel (Whelan, 1995; Cattling *et al.*, 2001). Sin embargo, en el suelo las únicas semillas exitosas que sobrevivirán al fuego y tendrán la oportunidad de germinar son las semillas enterradas a una profundidad intermedia puesto que las semillas cercanas a la superficie morirán debido al fuego, mientras que las semillas enterradas demasiado profundo permanecerán en un estado de latencia forzada (Auld, 1986; Martínez-Orea, 2000; Gashaw *et al.*, 2002). Una fracción de semillas que logra sobrevivir se beneficia

con el fuego porque se liberan o destruyen sustancias inductoras o inhibidoras de la germinación o bien por la fractura o desecación de las cubiertas duras o impermeables de las semillas (Keeley y Fotheringham, 1987).

#### **1.6. Efectos del fuego sobre la composición y diversidad de la comunidad**

El fuego juega un papel importante sobre la composición de especies al determinar que sólo aquellas que resisten este disturbio persistan (Jacobs y Scholoder, 2002). Durante la sucesión secundaria se reduce la riqueza de especies cuando hay un disturbio que elimina a muchas especies intolerantes, pero a lo largo de la sucesión secundaria ocurre un incremento en ésta cuando las plantas reinvasan y se establecen en las zonas alteradas (Odum, 1969). Posteriormente, cuando la comunidad madura, es común que exista una leve disminución en la riqueza (Odum, 1969). El restablecimiento de la riqueza original en un sitio que fue quemado depende del nivel destructivo del incendio, si el fuego destruyó toda la cubierta vegetal y las semillas en el suelo, la reaparición de las plantas depende de la capacidad de dispersión de las plantas aledañas (Whelan, 1995). Por lo tanto, cuando el fuego es sumamente destructivo provoca una reducción en la diversidad de especies nativas permitiendo que plantas no locales invadan el terreno (Whelan, 1995). Asimismo, un cambio en la riqueza de la comunidad casi siempre produce un cambio en la composición pues generalmente las plantas anuales o perennes de vida corta se establecen temporalmente en un sitio que fue quemado (Whelan, 1995)

En algunos casos, el fuego disminuye la riqueza y diversidad, favoreciendo la dominancia de pocas especies, como en gran parte de los pastizales (Vogl, 1974). En este tipo de biomas, el fuego modula la composición de especies y las asociaciones que se establecen en ellos (Jacobs y Scholoder, 2002). De hecho, el fuego en los pastizales es considerado como una fuerza selectiva para el desarrollo de la mayoría de sus especies (Vogl, 1974). No es curioso, por lo tanto, que los elementos básicos para el fuego: oxígeno, combustible e ignición se encuentren presentes en los pastizales representados por un clima caluroso, una topografía poco accidentada que permite la presencia de vientos y una alta acumulación de combustible vegetal debida a la baja tasa de descomposición de la materia orgánica en los pastizales (Wells, 1970). Este hecho se refleja en que en la mayor parte éstos las plantas son hemicriptofitas (Blydenstein, 1968). En praderas norteamericanas dominadas por pastos, la riqueza de especies disminuye a medida que se incrementa la biomasa en pie (Gibson y Hulbert, 1987; Collins, 1992). Ello se debe a que existen altas tasas de extinción local de las especies menos comunes, al mismo tiempo que se incrementa la dominancia de las especies más competitivas con el incremento de la fertilidad del suelo (Huston, 1979; DeAngelis y Huston, 1993). Los pastos en diversos ecosistemas (matorrales y pastizales) se han adaptado a sobrevivir bajo los efectos del fuego, la sequía prolongada y las altas temperaturas (Dublin et al., 1990). En algunas comunidades herbáceas la homogeneidad suele estar relacionada con una cobertura dominante de pastos  $C_4$  y con la exclusión de otras formas de vida, mientras que la heterogeneidad se relaciona con la riqueza de especies y grupos funcionales; en zonas quemadas la heterogeneidad se reduce con la frecuencia de las quemadas (Gibson y

Hulbert, 1987; Collins, 1992). En los pastizales, cuando el incendio ocurre al principio de la primavera o previo a ésta, no sólo se incrementa la disponibilidad de nutrientes, sino que al quedar el suelo libre de hojarasca, éste se calienta mucho más rápido incrementando la longitud de la temporada de crecimiento y reduciendo la competencia con otros pastos de la temporada fría, lo que se refleja en un aumento de la productividad (Dhillion y Anderson, 1993; Redmann et al., 1993; Briggs y Knapp, 1995). Sin embargo, el efecto de los incendios puede ser contrastante dependiendo de la temporada de quema y de las especies involucradas, por lo que no siempre se incrementa la biomasa en pie (DeBano et al., 1998).

Alternativamente, en algunos ecosistemas los procesos competitivos después de un incendio permiten que la riqueza de especies se incremente dado que el grado de heterogeneidad de los parches de la vegetación se incrementa (Whelan, 1995). Esto ocurre usualmente en ecosistemas que poseen especies con adaptaciones al fuego, un ejemplo de esto ocurre en los bosques de *Pinus hartewii* del Ajusco, Distrito Federal, donde la diversidad alfa es mayor en localidades tratadas con quemas de baja intensidad (Rodríguez-Trejo et al., 2004).

### **1.7. Fuego y Productividad**

Uno de los efectos más impactantes del fuego sobre el ecosistema es el resurgimiento de la vegetación posterior al incendio pues se desarrollan plantas más vigorosas con altas tasas de crecimiento (Singh, 1993; Tilman et al., 2000; Guo, 2001; Jensen et al., 2001; Kirkman et al., 2001; Smith y Newman, 2001; Rogers y Hartnett, 2001; Romanya et al., 2001; Shay et al., 2001; Bailey y Whitham,

2002; Rieske, 2002; Bennett *et al.*, 2002; Peláez *et al.*, 2003).

Se han propuesto varias causas para explicar el incremento temporal en la productividad después de un incendio. (1) Para especies cuya productividad se encuentra limitada por la temperatura, el fuego puede estimular el crecimiento vegetal lo cual ha sido probado en pastizales del centro de Oklahoma (Adams y Anderson, 1978). Además, el ennegrecimiento del suelo ocasiona que se caliente más rápido y se mantenga caliente durante el día (Old, 1969). (2) El aumento de nutrientes disponibles en el suelo estimulan el crecimiento de las plantas en sitios donde éstos son limitantes para la productividad (Daubenmire, 1968; Rundel, 1982; Jensen *et al.*, 2001). (3) Se reduce la competencia por agua, luz, nutrientes y espacio debido a una disminución en la biomasa vegetal después del incendio (Jensen *et al.*, 2001). (4) El adelgazamiento de la cobertura arbórea en los bosques permite que mejore la cantidad y calidad de luz que llega a los estratos inferiores (Brewer, 1999; Tozer y Bradstock, 2003). (5) La acumulación de hojarasca y troncos en el suelo puede inhibir la productividad, por lo que su destrucción en un incendio facilita el crecimiento vegetal (Curtis y Partch, 1950; Whelan, 1995; Shay *et al.*, 2001). (6) Por último, la herbivoría se reduce temporalmente debido al impacto directo sobre los herbívoros, y a que la provisión de alimento se reduce para ellos (Rieske, 2002).

Aún así, en el caso de áreas naturales que son degradadas a pastizales puede considerarse que el fuego es un factor que cambia negativamente al ambiente (Salvatori, *et al.*, 2001; Kauffman, *et al.*, 2002), ya que inmediatamente después de incendios frecuentes se observa una clara disminución en la biomasa (Kauffman *et al.*, 2002). En contraste los cambios mencionados anteriormente son favorables para la dinámica de algunos ecosistemas como los

mediterráneos. Estas diferencias se deben a que el efecto del fuego en los ecosistemas depende, en parte de las adaptaciones de sus integrantes a éste y de la humedad disponible en el ambiente, por lo que tanto la precipitación anual como su distribución estacional son importantes aspectos a considerar. Bennett *et al.* (2002), por ejemplo, encontraron que en ambientes méxicos, como los pastizales perennes, el fuego incrementa la productividad vegetal, sin embargo, en ambientes áridos y semiáridos la reduce.

En otros estudios se ha encontrado que el incremento en la productividad después de un incendio puede ser el resultado de la propagación vegetativa o la capacidad de regeneración de las plantas, aunque el aporte de las plántulas y de los rebrotes puede variar dependiendo de la forma de crecimiento de éstas (Bailey y Whitham, 2002; Gashaw *et al.*, 2002). Por otro lado, para las plantas que no presentan propagación vegetativa la respuesta al fuego depende de su fenología (Brooks, 2002). Mientras que las plantas capaces de reproducirse sexual y asexualmente cuentan con amplia ventaja, por ejemplo, en sabanas tropicales arboladas las especies rebrotadoras facultativas tienen la mayor contribución a la cobertura y frecuencia debido a que se reproducen tanto por semilla como por rebrote (Gashaw *et al.*, 2002).

El efecto del fuego sobre la biomasa se puede observar inclusive en pantanos arbolados como los *Everglades* de Florida, donde se encontró que las zonas quemadas, después de dos meses, presentaban plantas de mayor altura, número de hojas, diámetro de tallo y número y longitud de los rizomas, por lo que se incrementaron tanto la biomasa aérea como la subterránea (Smith y Newman, 2001). De forma similar, la biomasa de las praderas del oeste de Manitoba, Canadá, se incrementa en las áreas quemadas,

observándose un particular incremento de la cobertura de *Carex* sp. (Shay *et al.*, 2001).

El efecto en la biomasa depende de manera importante de los componentes de la comunidad vegetal, por ejemplo, en los pastizales (Shay *et al.*, 2001) los musgos y las selaginelas difieren en su respuesta a la quema. Sin embargo, la historia de la ocurrencia de incendios también determina la respuesta posterior a un incendio. En ecosistemas mediterráneos, por ejemplo, un incremento en la incidencia de incendios reduce la resiliencia del ecosistema, disminuyendo su capacidad de recuperación (Díaz-Delgado *et al.*, 2002).

#### **1.8. Los animales y el fuego**

Los animales no resisten temperaturas muy elevadas debido a que sus células se dañan fácilmente (Whelan *et al.*, 2002). A diferencia de las plantas, que son modulares, los animales que sufren un daño en alguna parte de su cuerpo generalmente mueren (Schmidt-Nielsen, 1979). Además, el humo es un factor adicional de daño para los animales (Zikria *et al.*, 1972; Bendell, 1974).

Después de un incendio, los animales, al igual que las plantas, encuentran un ambiente sumamente alterado (Wronski, 2003). El hábitat de los animales se ve completamente cambiado: la vegetación que proveía de espacio, alimento, protección contra los depredadores y sitios de anidación se ve reducida o completamente eliminada, al igual que la hojarasca (Dress y Boerner, 2004). Las poblaciones de animales cambian, se reducen y con esto también se reduce la intensidad de la herbivoría y la depredación de semillas de las zonas quemadas (Whelan, 1995; Rieske, 2002). A corto plazo la mayor parte de estos cambios no favorece a los animales

mientras que a largo plazo se mejora la calidad y cantidad de alimento disponible y disminuye la incidencia de parásitos, por lo que muchos mamíferos herbívoros a veces prefieren alimentarse en zonas quemadas (Huntley y Walter, 1982; Coppock y Detling, 1986; Detling, 1988; Whelan, 1995; Tracy y McNaughton 1997; Wronski, 2003). Por otra parte, debido a que el nivel de nutrientes de los pastos jóvenes es alto, el alimento de los herbívoros es de alta calidad en las zonas quemadas (Huntley y Walter, 1982; Wronski, 2003). Esto se explica por la relación inversa que existe entre las fibras crudas y las proteínas en las plantas (McDonald *et al.*, 1987); esto es, a medida que la planta crece, la concentración de proteína disminuye y la proporción de fibra cruda se incrementa. Las hojas jóvenes, por lo tanto, tienen altas concentraciones de proteína cruda y son más fáciles de digerir (McDonald *et al.*, 1987). De hecho, se ha encontrado que los niveles de nutrientes en las hojas se incrementan después de un incendio (Hamilton *et al.*, 1998; Fahnestock y Detling, 1999; Jensen *et al.*, 2001; Smith y Newman, 2001; Bennett *et al.*, 2002 Laclau *et al.*, 2002; Rieske, 2002; Augustine *et al.*, 2003).

El principal mecanismo de los animales para no sucumbir en un incendio es el escape. En un experimento se muestrearon chapulines antes y después de un incendio en sitios quemados y no quemados de la sabana africana (Gandar, 1982). Los resultados fueron contundentes: inmediatamente después del incendio en los sitios que no se llegaron a quemar la biomasa total de los chapulines se incrementó tres veces en relación a la que ya existía antes del incendio, mientras que en los sitios quemados la biomasa disminuyó dramáticamente. Esto pudo deberse a que insectos que habitaban la zona quemada migraron a zonas seguras. Otra zona

segura la constituyen los espacios entre las plantas que pueden aislar a los animales del calor (Main, 1981).

Las densidades altas de herbívoros dentro de un sitio no quemado ocasionan una gran presión de herbivoría sobre las plantas (Whelan, 1995). Una vez que los animales se han salvado del incendio y se encuentran en sitios donde la vegetación no se vio afectada, estos sitios se encontrarán infestados de herbívoros que comenzarán a alimentarse y a mantenerse fuera de las zonas en regeneración (Whelan, 1995).

### **1.9. La herbivoría**

La herbivoría es la interacción planta-animal que se considera como un tipo especial de actividad depredadora (Krebs, 1972), donde las plantas están sujetas a una fuerte presión selectiva por parte de los herbívoros. Esto provoca que las plantas tengan mecanismos que dificultan a sus herbívoros la tarea de alimentación. Estos mecanismos pueden ser químicos como, la fabricación de metabolitos tóxicos de difícil digestión, o físicos, como la presencia de espinas o pelos que funcionan como barreras anti-herbívoros (Rodríguez y Levin, 1976). A pesar de esto, es un hecho que la comunidad vegetal se ve afectada por los consumidores primarios (Detling, 1988). En los ecosistemas terrestres los insectos herbívoros consumen menos del 10% de la producción vegetal (Wiegert y Petersen, 1983), pero sus efectos son tan importantes que pueden ocasionar cambios en la diversidad de las comunidades de las plantas (Dirzo, 1985; Walmsley *et al.*, 1987; Detling, 1988; Gold y Cadwell, 1989a y Gold y Cadwell, 1989b; Huntly, 1991). Las especies que se alimentan de las especies no dominantes disminuyen la diversidad por efecto del

forrajeo, en tanto que las que se alimentan de las plantas dominantes aumentan la diversidad permitiendo que se desarrolle un mayor número de especies (Chef, 1974; Dirzo, 1985).

Los herbívoros desempeñan diversos papeles en los ecosistemas. Uno de ellos es la aceleración del ciclaje de materiales ocasionada por el desmenuzamiento de la materia vegetal, facilitando la mineralización de nutrientes que más adelante serán reabsorbidos por las plantas (McNaughton *et al.*, 1988; Holland *et al.*, 1992). Estos organismos agilizan la caída del tejido vegetal al suelo, por lo que se puede inferir que también afectan la abundancia de los organismos detritívoros y herbívoros del suelo (Crawley, 1983; Lightfoot y Whitford, 1990).

A simple vista el efecto de los herbívoros sobre la producción vegetal es negativo, sin embargo en muchas ocasiones ocurre el efecto contrario (Mattson y Addy, 1975; Detling, 1988; Fahnestock y Detling, 1999). Los herbívoros son capaces de alterar el estado fisiológico de las plantas modificando los flujos abióticos (luz, temperatura, humedad, nutrientes y dióxido de carbono, entre otros) (Mattson y Addy, 1975).

*1.9.1. Efecto de los herbívoros sobre la biomasa aérea y la productividad primaria.* Los herbívoros pueden alterar la PPN de los ecosistemas y por ello se considera que tienen un efecto regulador en los ecosistemas (Detling, 1988; McNaughton *et al.*, 1988; Huntly, 1991). Por ejemplo, algunas manadas de ungulados pueden producir un efecto estimulante en la producción de tallos y hojas (McNaughton *et al.*, 1988). Esto es, la herbivoría puede considerarse como un estímulo para el crecimiento vegetal a ciertos niveles, sin embargo, si se rebasan estos niveles, puede ocasionar una disminución considerable de la producción vegetal (McNaughton, 1979). La hipótesis de "forrajeo óptimo" afirma que

la PPN es máxima si los niveles de forrajeo son intermedios (Hilbert *et al.*, 1981; Holland *et al.*, 1992; Green y Detling, 2000). Asimismo, se han reportado cambios que tienen relación con la fisiología de las plantas, tales como la asignación de carbohidratos en diferentes segmentos de la biomasa de las plantas (vástago y raíz) (Walmsley *et al.*, 1987).

Los efectos de la defoliación en la productividad también tienen relación con la humedad disponible para las plantas. Al observar el efecto de la defoliación en pastos durante años húmedos, se encontró que no tiene un efecto en la productividad; sin embargo en años secos sí lo tuvo, ya que la productividad decreció severamente (Hamilton *et al.*, 1998; Fahnestock y Detling, 1999).

Se ha observado que existe una diferencia sustancial entre la biomasa en pie de zonas forrajeadas y zonas testigo: las primeras están cubiertas principalmente por biomasa viva, mientras que las zonas testigo están cubiertas por biomasa viva y muerta. Por ello, se ha sugerido que en condiciones nutrimentales adecuadas (con el nitrógeno por encima de su punto crítico) las plantas pueden compensar la defoliación e incluso tener una producción de biomasa mayor a la perdida (Hamilton *et al.*, 1998). A pesar del consumo de biomasa vegetal en este tipo de sitios, ésta permanece alta, pues los herbívoros pueden incrementar la entrada de nitrógeno a los ecosistemas a través de sus excretas, manteniendo la productividad de los sitios intensamente defoliados (Hamilton *et al.*, 1998; Augustine *et al.*, 2003; Jaramillo *et al.*, 2001).

Se conoce que la herbivoría induce cambios en las tasas fotosintéticas y en los patrones de asignación de carbono (Detling *et al.*, 1979; Painter y Detling, 1981), así como cambios en las

interacciones competitivas (Bentley y Whittaker, 1979) y modificación del microambiente (McNaughton, 1979). Según Dyer y Bokhari (1976) y Hori (1975) los saltamontes podrían fomentar el crecimiento de las plantas por medio de una inyección de saliva que contiene compuestos reguladores del crecimiento de las plantas, aunque también existen autores que creen que los saltamontes tienen el efecto contrario en las plantas (Detling y Dyer, 1981) o bien no han encontrado resultados que concuerden con esta opinión (Walmsley et al., 1987).

## II. ANTECEDENTES

### 2.1. Efecto simultáneo del fuego y los herbívoros sobre la biomasa aérea

A pesar de que el fuego es un factor ecológico importante y que se han hecho innumerables trabajos sobre este tema, el papel simultáneo del fuego y los herbívoros sobre la biomasa prácticamente no ha sido estudiado en los matorrales. Los estudios que más destacan en como el fuego y los herbívoros modulan los niveles de biomasa se han realizado en las sabanas africanas, donde se ha observado que los macro-herbívoros disminuyen los niveles de combustible, disminuyendo así la incidencia de incendios (Aber y Melillo, 2001). Por otro lado, en Norteamérica, el fuego (Vogl, 1974), junto con la herbivoría (Daubenmire, 1968) son los factores más importantes para el desarrollo y mantenimiento de la mayoría de los pastizales. Los estudios que existen acerca de su interacción se centran en el balance que existe entre hierbas y árboles (McNaughton *et al.*, 1988; Evans *et al.*, 1989; Dublin *et al.*, 1990; Salvatori *et al.*, 2001; Van Langevelde *et al.*, 2003). Por ejemplo, en ausencia de incendios periódicos los pastizales y las praderas mixtas, pueden ser invadidos por especies leñosas (Evans *et al.*, 1989; Salvatori *et al.*, 2001). Por lo cual el fuego podría evitar en los pastizales el establecimiento de vegetación arbórea (Higgins, 1984). Este resultado, al igual que en las sabanas africanas, se basa en la retroalimentación positiva entre el almacenamiento de combustible (biomasa de pastos), la intensidad del fuego y la reducción del material combustible producto de la actividad de los herbívoros (Jacobs y Scholoder, 2002; Van Langevelde *et al.*, 2003).

En contraste, existen una variedad de estudios que describen como el fuego afecta a los herbívoros. Por ejemplo, en un estudio se encontró que los ortópteros se distribuyen diferencialmente en una zona recién afectada por un incendio (Knight y Holt, 2005). La mayor parte de los individuos se distribuyeron en los bordes y muy pocos en el centro del área afectada, provocando la existencia de una variación espacial en la herbivoría (Knight y Holt, 2005). Los resultados encontrados fueron contundentes pues se encontró que por lo menos el nivel de herbivoría se duplicó en los bordes que en la parte central, concluyéndose que la presencia de refugios para los herbívoros es fundamental para la conservación de los insectos (Knight y Holt, 2005).

Por otra parte, la riqueza y diversidad de los artrópodos también se ve afectada después de un incendio (Hanula y Wade, 2003; Joern, 2004; Joern, 2005). En un estudio realizado en pinares para valorar a la comunidad de artrópodos se vio que las quemas anuales y bianuales hacían que la biomasa vegetal viva y muerta fuera más baja que cuando se excluían las quemas o que cuando eran cuatrianuales (Hanula y Wade, 2003). En estos casos, la diversidad de la comunidad de artrópodos siempre disminuyó (Hanula y Wade, 2003). Sin embargo, este efecto no siempre ocurre, Joern (2005) encontró que distintas especies de saltamontes de una pradera alta norteamericana no sufren cambios en su riqueza ni diversidad después de varios regímenes de incendios, pero sí ante la herbivoría por bisontes. No obstante, este mismo autor, encontró que las especies de saltamontes únicamente cambian sus densidades ante combinaciones de fuego y herbivoría, pues estos insectos responden negativamente a incrementos del dosel (Joern, 2004)

A pesar del interesante panorama planteado por estos estudios, muchos de ellos no tienen como objetivo principal conocer la interrelación entre ambos factores con la producción de biomasa aérea.

## **2.2. Efectos del fuego en matorrales**

En muchos matorrales el fuego se asocia con el mantenimiento de la diversidad de especies (Carreira *et al.*, 1992). Por ejemplo, en un matorral de Florida, el fuego abre espacios de colonización y juega un papel importante en el desarrollo y mantenimiento de los ensamblajes de especies permitiendo que la mayor parte de las plantas semilleras obligadas y las hierbas con estrategia mixta incrementen su densidad (Hawkes y Menges, 1996). Sin embargo, esto no siempre ocurre, en los matorrales californianos, no existe evidencia de que las quemas prescritas sean benéficas, por lo que un incremento en la frecuencia de incendios puede tener un efecto negativo (Keeley, 2002). Asimismo, Martínez-Mateos (2001) encontró que el fuego puede ser una fuerza que retrasa la sucesión en el matorral xerófilo del Pedregal de San Ángel ya que no permite que se establezcan árboles ni arbustos.

## **2.3. El Pedregal de San Ángel: un caso especial**

Existen pocos estudios sobre el efecto del fuego en la comunidad vegetal del Pedregal de San Ángel. Martínez-Mateos (2001) y Cano-Santana y León-Rico (1998) estudiaron la regeneración de la comunidad vegetal después de un incendio, mientras que Martínez-Orea (2001) analizó su efecto sobre el banco de semillas y Vivar (2002) estudió el efecto del fuego en la germinación de *Dahlia*

*coccinea*. Martínez-Mateos (2001) registró que la cobertura vegetal se recupera rápidamente después de un incendio ya que tan sólo ocho meses después de éste la cobertura se incrementó un 67% con respecto al primer mes. Este mismo autor encontró que las formas de vida más representativas en el Pedregal de San Ángel después de un disturbio por fuego se presentan en el siguiente orden: terofitas, hemicriptofitas, criptofitas, fanerofitas y camefitas. Dicho aumento se refleja en las especies más abundantes del Pedregal. Por ejemplo, *Muhlenbergia robusta* incrementó su cobertura de 9.4% a 42.8% en sitios abruptos y de 6.1 a 36.6% en sitios planos durante la temporada de lluvias. En cuanto a la riqueza, esta autora reportó que la cobertura se duplica después de un año de transcurrido el incendio con respecto a los sitios con daño inmediato.

Por su parte, Martínez-Orea (2001) encontró que la riqueza y diversidad de las especies contenidas en el banco de semillas disminuyeron ligeramente en los sitios quemados con respecto a los no quemados, aunque algunas especies son exclusivas de cada sitio, como es el caso de *Senecio praecox* que sólo se encontró en sitios quemados. Asimismo, este autor sugiere que el fuego estimula la germinación de algunas especies como *Montanoa tomentosa* y se sugiere que el fuego puede ser una fuerza que determina la baja velocidad sucesional de este ecosistema (Cano-Santana y León Rico, 1998; Martínez-Mateos, 2001), ya que no permite que se establezcan árboles ni arbustos (Martínez-Mateos, 2001a), pero se regenera con elementos de la flora original (Cano-Santana y León Rico, 1998). Esto se debe probablemente a que la heterogeneidad en el relieve del Pedregal de San Ángel ofrece nichos seguros para la supervivencia de las semillas de algunas especies, incluso para aquéllas que sólo toleran fuegos superficiales de corta duración,

como *D. coccinea* (Vivar 2002). Por otra parte, al igual que en otros ecosistemas, las condiciones ambientales después del disturbio cambian: la luz y la temperatura aumentan y la humedad relativa disminuye, en tanto que la cantidad de materia orgánica y el pH en el piso no cambia (Martínez-Mateos, 2001).

Los incendios registrados en el período de 1997-1998 en México, ocuparon una superficie de 5,765.3 ha (CORENA, 1998). Desde 1992 hasta 1997 se ha registrado un total de 455 incendios en el Pedregal de San Ángel y zonas boscosas aledañas y tan sólo en 1998 ocurrieron 202 de estos incendios (DB-UNAM, 1998). En 2003 se presentaron 52 incendios en la Reserva, zonas de ciudad universitaria y zonas adjuntas a ésta, el del 16 de marzo de 2003, en particular, fue el que afectó el área de estudio del presente trabajo abarcando 8 ha (DPC-UNAM, 2005). La gran incidencia de incendios en la Reserva se debe principalmente a la cercanía de la reserva con la zona urbana (Rojo, 1994; Cano-Santana y Meave, 1996).

Por otra parte, el papel de los herbívoros es fundamental en un ecosistema como el Pedregal de San Ángel, siendo el chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pygomorphidae) uno de los herbívoros más importantes de la Reserva del Pedregal de San Ángel (Cano-Santana, 1994a, Cano-Santana, 1987), por lo que es importante estudiar la relación entre herbívoros y la ocurrencia de incendios en la Reserva del Pedregal.

### III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este estudio es determinar el efecto del fuego y la herbivoría sobre la fitomasa aérea de la vegetación herbácea de una zona de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

Por su parte, los objetivos particulares derivados del anterior son los siguientes:

- Evaluar el efecto del fuego y de la herbivoría sobre la fitomasa aérea de los principales componentes de la vegetación herbácea.
- Determinar el efecto del fuego y de la herbivoría sobre la diversidad y dominancia relativa del estrato herbáceo de la vegetación de la Reserva del Pedregal de San Ángel.
- Verificar el efecto del fuego y de la aplicación de insecticida sobre la densidad de artrópodos epífitos de la Reserva del Pedregal de San Ángel, de modo que se ratifique su papel en la remoción de herbívoros.
- Verificar que la topografía no sea una covariable que afecte los valores de fitomasa en la vegetación en mis sitios de estudio.

A continuación se exponen dos hipótesis generales, relacionadas con los dos elementos principales en esta tesis:

- Debido a que en diversos estudios se ha encontrado que el fuego aumenta la productividad en numerosos sistemas y a que después del incendio se presentaron condiciones ambientales favorables de humedad y disponibilidad de nutrientes, se

espera que la zona quemada en estudio presente mayores valores de fitomasa que la zona no quemada.

- Si la remoción de herbívoros por el insecticida es eficiente, entonces se espera que en los cuadros a los que sí se les aplicó insecticida tengan mayor fitomasa que en los que no se les aplicó.

Asimismo, de acuerdo a los objetivos particulares se formulan las siguientes cuatro hipótesis secundarias:

- El fuego y la herbivoría son factores que no afectan de igual manera a todos los componentes de la fitomasa de un ecosistema por lo que se espera que en mi sitio de estudio los componentes de la fitomasa aérea de la vegetación herbácea se comporten de manera diferencial.
- El fuego y la herbivoría disminuirán la diversidad vegetal ya que favorecerán la dominancia de sólo algunas especies.
- Se espera que el efecto nocivo del fuego y de la aplicación de insecticida reduzcan la densidad de artrópodos epífitos.
- Si la topografía es igualmente heterogénea entre los sitios quemados y no quemados, entonces se puede descartar que ésta covariable sea responsable de las variaciones en la fitomasa en mis sitios de estudio.

#### IV. SITIO DE ESTUDIO

El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva del Pedregal de San Ángel, en 2003 durante la temporada lluviosa del año, que corresponde a la temporada de desarrollo del estrato herbáceo de la Reserva (Cano-Santana, 1994a). Esta reserva ecológica cuenta con 237.3 ha de extensión (UNAM, 2005) y se ubica en los terrenos de la Universidad Nacional Autónoma de México, en la delegación Coyoacán al sur de la ciudad de México entre 19° 18' 31'' y 19° 19' 17'' norte y 99° 10' 20'' y 99° 11' 52'' oeste, a 2220-2277 m.s.n.m. (Castillo-Argüero, 2004).

4.1. *Sustrato y Suelo.* El Pedregal de San Ángel se originó como producto de la erupción del volcán Xitle hace aproximadamente 2000 años (Carrillo, 1995). Durante dicha erupción corrientes de tipo rugosas y cordadas, al enfriarse, formaron un sustrato muy irregular con numerosos accidentes topográficos (Álvarez et al., 1982). Actualmente, esta amplia gama de formaciones rocosas (hoyos, grietas, cuevas, pendientes y planos) permiten la formación de distintos microambientes para los seres vivos, en los que se observan variaciones en la cantidad de luz y humedad, pero también en la temperatura y en la acumulación del suelo (Cano-Santana y Meave, 1996). Por lo tanto, gracias a que la topografía del Pedregal de San Ángel es altamente heterogénea, la acumulación del suelo es diferencial, observándose una mayor profundidad de éste en las depresiones y oquedades de las formaciones pétreas (Rzedowski, 1954), aunque difícilmente se pueden reconocer horizontes edafológicos, ya que el espesor del suelo raramente sobrepasa unos pocos centímetros (Cano-Santana y

Meave, 1996). Dadas estas características, los suelos constituyen el factor limitante para el sostén de especies leñosas de talla elevada (Rzedowski, 1954), aunque en zonas con substrato irregular, donde la acumulación del suelo es mayor, el estrato arbóreo es más denso (Cano-Santana, 1994b). La mayor parte del suelo, en el Pedregal de San Ángel, es de origen eólico y orgánico, aunque otras fuentes podrían ser la intemperización de la lava y el acarreo aluvial o humano (Rzedowski, 1954). Su suelo es areno-limoso, moderadamente ácido, con gran cantidad de materia orgánica, potasio y calcio, pero poco nitrógeno y potasio aprovechables (Rzedowski, 1954).

4.2. *Clima*. Esta zona presenta un clima templado subhúmedo con régimen de lluvias de verano (García, 1964). La temperatura media anual es de 15.5°C y la precipitación pluvial anual de 870 mm de los cuales el 89% se descarga durante la temporada de lluvias de junio a octubre y el 11% durante la seca de noviembre a mayo (Rzedowski, 1954). En el año de estudio (2003) se registraron 907 mm de precipitación y una temperatura media de 17.8°C. Asimismo se registraron niveles de precipitación mensual >150 mm de junio a septiembre (Fig. 4.1).

4.3. *Flora y Vegetación*. La vegetación de la Reserva del Pedregal de San Ángel está clasificada como matorral xerófilo, característico de las zonas áridas (Rzedowski, 1954). Esta comunidad vegetal comprende una asociación de plantas heterogénea denominada *Senecionetum praecosis* (Rzedowski, 1954), dentro de la cual se observan un estrato herbáceo predominante, un estrato arbustivo menos abundante y un estrato arbóreo escaso (Valiente-Banuet y de Luna, 1990). La distribución reducida de árboles dentro de la reserva es diferencial debido a que su presencia se restringe a las áreas con mayor acumulación de suelo. Como

consecuencia de dicha distribución se encuentra una estructura diferencial de alturas entre los estratos arbóreo y herbáceo. Otro resultado de esta distribución es una mayor dominancia (y menor diversidad) de especies vegetales perennes en los sitios planos y abiertos que en los sitios abruptos y cerrados (Álvarez *et al.*, 1982; Cano-Santana, 1994b). La heterogeneidad de su topografía y su ubicación biogeográfica hacen que el Pedregal de San Ángel actualmente posea una flora rica y variada, distribuida en una gran cantidad de macro y microhábitats (Álvarez *et al.*, 1982; Cano-Santana, 1987). Además, los niveles de precipitación, junto con la temperatura, establecen condiciones favorables para el desarrollo de muchas especies vegetales, incluyendo especies propias de cañadas (Rzedowski, 1954). Actualmente se han registrado 337 especies de plantas pertenecientes a 74 familias y 193 géneros, perteneciendo 22 a la clase Pteridofita, 249 a Magnoliopsida y 66 a Liliopsida (Castillo-Argüero, 2004).

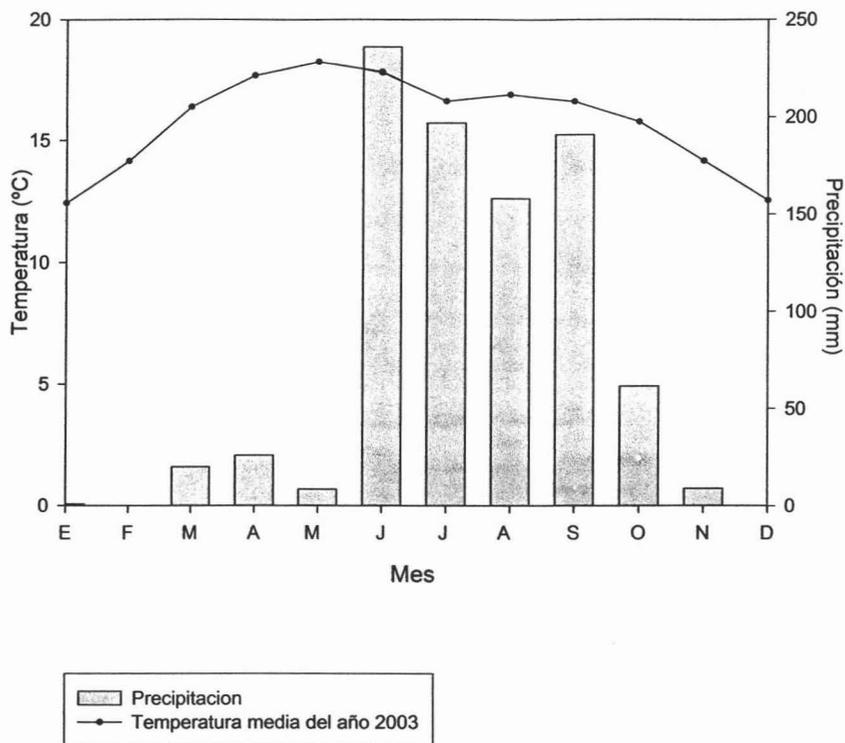


Figura 4.1. Temperatura media y precipitación promedio mensual del año 2003. Datos de la estación de meteorología del Colegio de Geografía. Ciudad Universitaria, UNAM.

## V. SISTEMA DE ESTUDIO

### 5.1. Componentes de la vegetación

La vegetación herbácea se dividió en 10 componentes según se expone a continuación.

a) *Muhlenbergia robusta* (Fourn.) Hitchc. (Poaceae). Es una planta herbácea, camefita y hermafrodita (Rojo y Rodríguez, 2002), la más abundante de la reserva (Cano-Santana, 1994a). De tallos rígidos, llega a medir hasta dos metros de altura; florece de agosto a febrero y fructifica de noviembre a abril; sus semillas son dispersadas por el viento (Rojo y Rodríguez, 2002). Es poco apetecible para los insectos herbívoros por la dureza de sus hojas, aunque sus hojas jóvenes son utilizadas como alimento por mamíferos (Cano-Santana, 1994a). Llega a presentar una biomasa aérea máxima de 116 g/m<sup>2</sup> y contribuye con el 16% a la PPNA de la vegetación del Pedregal (Cano-Santana, 1994a).

b) *Cissus sicyoides* L. (Vitaceae). Arbusto camefita, hermafrodita y trepador, de tallos largos, delgados y flexibles que producen un jugo cáustico (Rojo y Rodríguez, 2002). Se considera una planta importante dentro del Pedregal, por su aporte a la producción primaria neta aérea (4%) (Cano-Santana, 1994a). Florece de julio a octubre y fructifica de noviembre a enero (Rojo y Rodríguez, 2002). Es consumida con baja frecuencia por individuos de *Sphenarium purpurascens* en estado adulto (Cano-Santana, 1994a).

c) *Dahlia coccinea* Cav. (Asteraceae). Es una hierba criptofita y hermafrodita de porte erecto (Rojo y Rodríguez, 2002), importante en la Reserva por su aporte a la PPNA (9.2%) (Cano-Santana, 1994a). Mide de un metro a un metro y medio de altura, florece de junio a octubre y fructifica de agosto a noviembre (Rojo y

Rodríguez, 2002). Soporta tres tipos de herbivoría: las hojas son atacadas por ortópteros, principalmente *S. purpurascens*, los tallos por mamíferos y los aquenios por curculiónidos (Cano-Santana, 1994a; Rojo y Rodríguez, 2002).

e) *Dioscorea galeottiana* Kunth (Dioscoreaceae). Es una planta dioica, herbácea perenne y trepadora, única en su género por habitar por arriba de los 2500 m de altitud (Rzedowski, 2001). Aporta el 1% de la PPN en la Reserva del Pedregal (Cano-Santana, 1994a).

f) *Manfreda scabra* (Ort.) McVaugh (Agavaceae). Es una hierba iterópara, anual y monoica, con un bulbo subterráneo del cual salen numerosas hojas ascendentes (Rojo y Rodríguez, 2002) importante por su aportación a la PPN (5.4%) (Cano-Santana, 1994a). Cuando florece, de julio a septiembre, posee un escapo muy alargado que puede llegar hasta dos metros de altura y fructifica de septiembre a noviembre (Rojo y Rodríguez, 2002). Es consumida con baja frecuencia por individuos de *Sphenarium purpurascens* en estado adulto (Cano-Santana, 1994a).

g) *Tagetes lunulata* Ort (Asteraceae). Hierba rasante, terofita y monoica que mide de diez a 20 cm de altura, presenta glándulas oleíferas y florece de septiembre a noviembre (Rojo y Rodríguez, 2002). Es muy importante por su aporte a la biomasa aérea (Z. Cano, com. pers.).

h) Otras Poaceae. Se encuentran las especies: *Muhlenbergia rígida* (Kunth) Kunth, *Paspalum tenellum* Willd., *Setaria grisebachii* E. foun., *Sporobolus atrovirens* Kunth, *Microchloa kunthii* Desv., *Aegopogon tenellus* (DC.) Trin, *Sporobolus indicus* (L.) R.Br. y *Tripsacum dactyloides* (L.) L. (Castillo-Argüero, 2004). En conjunto, todas estas especies alcanzan su densidad máxima en

sitios expuestos a la luz solar y con una capa de suelo delgada sobre el basalto (Rzedowski, 1954).

i) Otras Liliopsida. Dentro del Pedregal de San Ángel existen 66 especies pertenecientes a la clase Liliopsida (Castillo-Argüero et al., 2004). Exceptuando a algunas de las categorías ya mencionadas arriba, algunas familias que destacan en este estudio por su forma de crecimiento de hierba erecta o rastrera son Cyperaceae, Commelinaceae, Amarillidaceae, Alliaceae, Anthericaceae, Calochortaceae, Hypoxidaceae e Iridaceae (Castillo-Argüero et al., 2004).

j) Otras Magnoliopsida. En esta categoría se tomaron en cuenta a todas las Magnoliopsida encontradas exceptuando a *C. sycioides*, *D. coccinea* y *T. lunulata*. Dentro del Pedregal de San Ángel existen 249 especies pertenecientes a la clase Magnoliopsida (Castillo-Argüero et al., 2004). Dentro de esta clase, las familias con más especies dentro del Pedregal son: Asteraceae y Fabaceae (Castillo-Argüero et al., 2004).

k) Pteridophyta. Entre las 22 especies de Pteridophyta presentes en el Pedregal de San Ángel (Castillo-Argüero et al., 2004), destacan por su constancia apreciable los Pteridophyta: *Cheilantes bonariensis* (Willd.) Proctor., *C. lendigera* (Cav.) SW. y *C. myriophylla* Desv. (Castillo-Argüero et al., 2004).

## **5.2. El principal herbívoro: *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera; Pygomorphydae)**

*Sphenarium purpurascens* se alimenta de 43 especies de plantas, entre las que se encuentran *Verbesina virgata*, *Buddleia cordata*, *B. parviflora*, *D. coccinea* y *Wigandia urens* (Mendoza y Tovar, 1996); sin embargo, consume algunas especies únicamente en estado

adulto como son: *Echeveria gibbiflora*, *Manfreda scabra* y *Cissus sycyoides*. Es considerado como el insecto herbívoro más importante del Pedregal de San Ángel puesto que consume anualmente cerca de 1% de la energía que fijan las plantas del Pedregal en la PPN (Cano-Santana, 1994a, b). En el año 1991, representó el 95% de biomasa seca total de artrópodos epífitos en la Reserva al final de la temporada de lluvias (Cano-Santana, 1994a). Además, juega un papel fundamental en la cadena trófica del Pedregal ya que es presa de numerosos animales como arañas, lagartijas, mamíferos y pájaros. Anualmente esta especie deposita hasta 65 kg/ha de excretas, 0.6 kg/ha de exuvias y 11 kg/ha de tejidos animales que quedan disponibles para los desintegradores (Cano-Santana, 1994a; Cano-Santana, 1995).

## VI. MATERIALES Y MÉTODOS

En la Fig. 6.1 se presenta un esquema de los métodos seguidos en este trabajo. En mayo de 2003, al final de la estación seca, se seleccionaron dos sitios de estudio de  $30 \times 20 \text{ m}^2$ , uno que sufrió un incendio en marzo de ese año que quemó toda la vegetación aérea de los estratos arbustivo y herbáceo y otro no quemado localizado a aproximadamente 100 m del anterior. Dentro de cada sitio se seleccionaron al azar 15 cuadros de  $1 \times 1 \text{ m}^2$  en los que se aplicó insecticida semanalmente y 15 cuadros testigo del mismo tamaño a los cuales sólo se les aplicó agua con la misma periodicidad para evitar que el agua en la que se disuelve el insecticida tuviera algún efecto sobre la fitomasa. De este modo, se tuvo un diseño de 2 [tipos de sitio: quemado (Q) vs. no quemado (NQ)]  $\times$  2 [niveles de insecticida: con (I) vs. sin insecticida (S)]. Las plantas herbáceas perennes, leñosas y suculentas ubicadas en estos cuadros fueron marcadas con pintura, para distinguirlas de las que emergieran durante la temporada de lluvias.

Para controlar la herbivoría por insectos se aplicó paratión metílico (Folidol M-50, Bayer, México) y oxidemeton metil (Metasyxtox R-25, Bayer, México), diluidos en agua, en una proporción 0.045: 0.045: 1.000 l. La dosis asperjada tanto de insecticida como de agua sobre los 15 cuadros seleccionados para cada sitio fue de  $9 \text{ ml m}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ . Debido a que algunas plantas fueron sensibles al efecto del insecticida presentando cierto amarillamiento en los bordes de sus hojas, la concentración de la solución asperjada se redujo a 0.025: 0.025: 1.00 l a partir del 19 de agosto, agregando sólo  $5 \text{ ml m}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ .

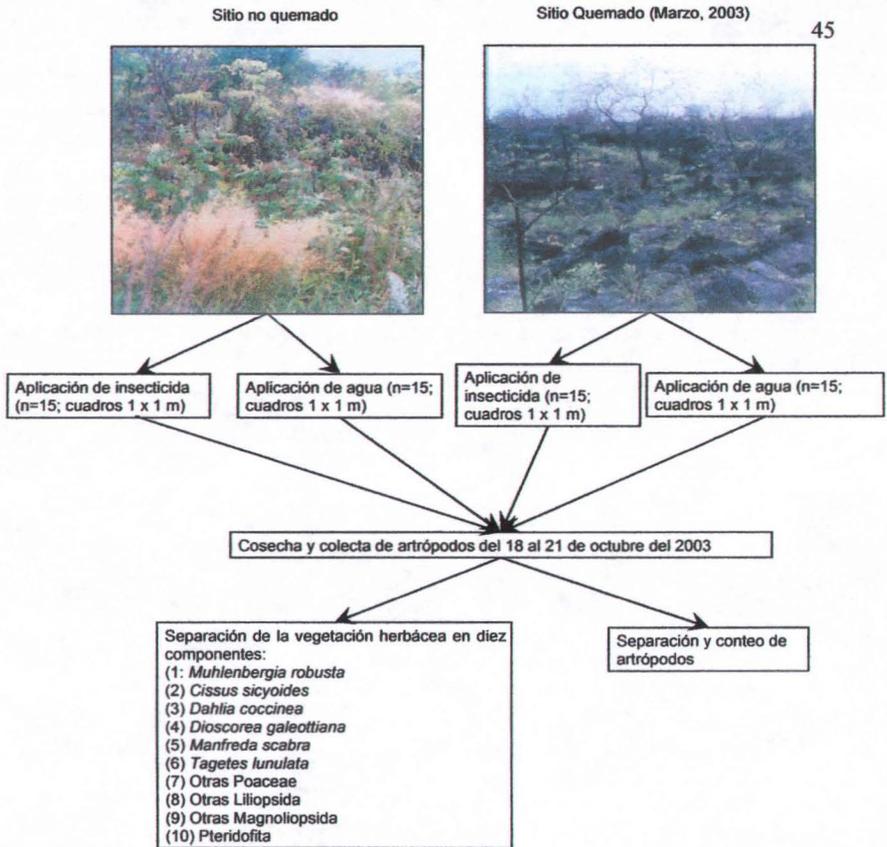


Figura 6.1. Método realizado de marzo a octubre de 2003

En octubre, al final de la temporada de lluvias se cosecharon las plantas herbáceas anuales separándolas en diez componentes principales de una forma poco modificada a lo realizado por Cano-Santana (1994a) para evaluar la productividad primaria neta aérea en esta localidad (ver sección 4.1). Dicho material se secó en un horno a 65°C hasta obtener el peso constante. Antes de cosechar las plantas, entre 9:00 y 10:00 a.m., se realizó una colecta de insectos por redeo para confirmar si la aplicación del insecticida fue eficaz en el control de los insectos herbívoros. Los artrópodos colectados se conservaron en

una solución de alcohol al 70% para su identificación con ayuda de un microscopio estereoscópico y claves taxonómicas.

Con el fin de evaluar si los sitios de muestreo eran topográficamente similares, se determinó la altitud en las cuatro esquinas del cuadro en que quedaron incluidos los treinta cuadros de muestreo. Con la ayuda de un nivel y una garrocha de 5 m, graduada en centímetros, se estimaron las diferencias de nivel entre el sitio de mayor altitud y el nivel más profundo de cada uno de los treinta cuadros al azar en cada sitio de estudio.

Se aplicó una prueba de  $t$  para determinar el efecto del sitio quemado y un análisis de varianza anidado para evaluar el efecto de la remoción de artrópodos sobre la fitomasa aérea del estrato herbáceo. También se aplicaron ANdeVAs anidados para determinar el efecto de estos dos factores sobre la fitomasa aérea de cada una de las diez categorías de plantas consideradas. Asimismo, se determinó el efecto del fuego y del insecticida sobre la densidad de artrópodos con un ANdeVA anidado. Todos estos análisis se hicieron en el programa STATISTICA (1999, Kernel Release 5.5 A).

Para la vegetación herbácea se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (base  $\log_{10}$ ) de cada sitio y tratamiento, y se compararon con una prueba de  $t$  para índices de diversidad (Zar, 1999).

Finalmente, utilizando el programa Table Curve 2D (1994, Jandel Scientific Software v3), se ajustó la distribución de la fitomasa ordenada de mayor a menor a una curva exponencial, considerando a la primera derivada como pendiente, para comparar la diversidad entre tratamientos.

Los datos topográficos se compararon con una prueba para varianzas ( $F$ ) y se graficaron con el programa Surfer 8.01 (2002, Surfing Mapping System, Golden Software, Inc.) para ver si ambos sitios eran topográficamente similares.

## VII. RESULTADOS

### 7.1. Fitomasa aérea de la vegetación herbácea general

Hubo un efecto significativo del sitio sobre la fitomasa aérea total de hierbas pero no de los herbívoros, pues las zonas quemadas (Q) presentaron una fitomasa aérea de hierbas aproximadamente tres veces más alta que las no quemadas (NQ). (Sitios quemados:  $306.1 \pm 19.0 \text{ g m}^{-2}$ ; Sitios no quemados:  $107.5 \pm 4.7 \text{ g m}^{-2}$ ;  $t_{1, 56} = 3.41$ ,  $P = 0.002$ ; Tratamiento: con insecticida:  $156.6 \pm 28.6 \text{ g m}^{-2}$ ; sin insecticida:  $301.2 \pm 55.0 \text{ g m}^{-2}$ ;  $F_{2, 56} = 0.816$ ;  $P = 0.448$ ).

### 7.2. Fitomasa aérea de cada componente taxonómico

Hubo un efecto significativo del fuego sobre la fitomasa de las Liliopsida y las Pteridofita, pero no para las Magnoliopsida (Liliopsida:  $t = -3.66$ ;  $P < 0.001$ ; Magnoliopsida:  $t = 0.227$ ;  $P < 0.821$ ; Pteridophyta:  $t = 2.527$ ;  $P < 0.017$ ; Tabla 7.1). No hubo efecto de la remoción de herbívoros en ninguna de las categorías taxonómicas ( $F = 1.523$ ;  $P = 0.4$ ).

### 7.3. Fitomasa aérea para los componentes dominantes de la vegetación de la Reserva del Pedregal de San Ángel

Sólo en *Muhlenbergia robusta* y Pteridophyta se presentó un efecto significativo del fuego sobre su fitomasa aérea; para *Cissus sicyoides* y *Dahlia coccinea* el efecto fue marginalmente significativo (Tablas 7.2 y 7.3). En el sitio quemado la biomasa aérea de *M. robusta* y *C. sicyoides* fue 91.6 y 2.6 veces más alta

que en lo quemado, respectivamente (*M. robusta*:  $t_{1, 56} = 3.997$ ,  $P < 0.001$ ; *C. sicyoides*:  $t_{1, 56} = 1.946$ ;  $P = 0.061$ ; Tabla 7.2; Figs. 7.1A y B). En contraste, la biomasa de Pteridophyta fue 3.2 veces más alta en el sitio no quemado ( $t_{1, 56} = 2.572$ ;  $P = 0.017$ ; Tabla 7.2; Fig. 7.2B). La fitomasa de *D. coccinea* fue 10 veces mayor en el sitio no quemado ( $t_{1, 56} = 1.959$ ;  $P = 0.0598$ ; Tabla 7.2; Fig. 7.2A).

Tabla 7.1. Fitomasa aérea en pie ( $\text{g m}^{-2} \pm \text{e.e}$ ) de los tres grupos taxonómicos de la comunidad de hierbas de la Reserva del Pedregal de San Ángel. El orden de los grupos se enlistan de acuerdo a su dominancia en biomasa en el sitio no quemado-sin insecticida. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre promedios dentro de un renglón (Andeva de dos vías y Prueba de Tukey).

Grupo	No quemado		Quemado	
	Sin	Con	Sin	Con
	Insecticida	Insecticida	Insecticida	Insecticida
Liliopsida	73.2 <sup>b</sup> $\pm$ 16.0	49.2 <sup>b</sup> $\pm$ 10.5	301.3 <sup>a</sup> $\pm$ 92.6	213.7 <sup>a</sup> $\pm$ 49.3
Magnoliopsida	41.2 <sup>a</sup> $\pm$ 13.6	56.3 <sup>a</sup> $\pm$ 17.1	51.6 <sup>a</sup> $\pm$ 12.7	39.3 <sup>a</sup> $\pm$ 9.5
Pteridofita	7.8 <sup>a</sup> $\pm$ 2.6	12.5 <sup>a</sup> $\pm$ 4.0	3.3 <sup>b</sup> $\pm$ 2.2	3.0 <sup>b</sup> $\pm$ 1.2

Tabla 7.2. Fitomasa aérea en pie ( $\text{g m}^{-2} \pm \text{e.e.}$ ) de los diez componentes de la comunidad de hierbas de la Reserva del Pedregal de San Ángel. El orden de los componentes se enlistan de acuerdo a su dominancia en biomasa en el sitio no quemado-sin insecticida. Letras diferentes denotan diferencias significativas entre promedios dentro de un renglón (Andeva anidado).

Componente	No quemado		Quemado	
	Sin	Con	Sin	Con
	Insecticida	Insecticida	Insecticida	Insecticida
<i>Manfreda</i>	39.4 <sup>a</sup> ± 13.4	13.0 <sup>b</sup> ± 6.3	23.6 <sup>a</sup> ± 9.0	34.5 <sup>b</sup> ± 6.2
<i>scabra</i>				
Otras Poaceae	26.7 <sup>a</sup> ± 7.2	32.6 <sup>a</sup> ± 9.1	14.61 <sup>a</sup> ± 7.2	18.3 <sup>a</sup> ± 6.2
Otras	14.7 <sup>a</sup> ± 3.6	18.6 <sup>a</sup> ± 5.0	29.8 <sup>a</sup> ± 8.9	21.4 <sup>a</sup> ± 4.3
Magnoliopsida				
<i>Dahlia</i>	11.3 <sup>b</sup> ± 9.9	30.3 <sup>b</sup> ± 15.3	0 <sup>a</sup> ± 0	4.7 <sup>a</sup> ± 3.5
<i>coccinea</i>				
<i>Tagetes</i>	8.7 <sup>a</sup> ± 3.5	4.0 <sup>a</sup> ± 1.8	0.2 <sup>a</sup> ± 0.2	6.7 <sup>a</sup> ± 5.4
<i>lunulata</i>				
Pteridophyta	7.8 <sup>a</sup> ± 2.6	12.5 <sup>a</sup> ± 4.0	3.3 <sup>b</sup> ± 2.2	3.0 <sup>b</sup> ± 1.2
<i>Cissus</i>	7.1 <sup>b</sup> ± 1.5	3.4 <sup>d</sup> ± 1.8	21.7 <sup>a</sup> ± 7.4	6.6 <sup>c</sup> ± 2.9
<i>sicyoides</i>				
<i>Muhlenbergia</i>	4.3 <sup>b</sup> ± 3.0	0.1 <sup>b</sup> ± 0.1	237.6 <sup>a</sup> ± 88.1	165.4 <sup>a</sup> ± 47.6
<i>robusta</i>				
Otras	2.6 <sup>a</sup> ± 0.6	3.0 <sup>a</sup> ± 1.7	5.3 <sup>a</sup> ± 3.3	6.1 <sup>a</sup> ± 2.0
Liliopsida				
<i>Dioscorea</i>	0.2 <sup>a</sup> ± 0.1	0.6 <sup>a</sup> ± 0.4	9.3 <sup>a</sup> ± 5.5	0.2 <sup>a</sup> ± 0.2
<i>galeottiana</i>				

Por otro lado, sólo se encontró un efecto significativo de la aplicación de insecticida sobre la fitomasa aérea de *Cissus sycioides* y un efecto marginal del mismo en *Manfreda scabra* y *Dioscorea galeottiana* (Tablas 7.2 y 7.3). En los cuadros no asperjados con éste se tuvo una fitomasa 3, 2 y 12 veces más alta, respectivamente, que en los cuadros donde se aplicó insecticida (*C. sycioides*: insecticida:  $5.0 \pm 1.7 \text{ g m}^{-2}$ ; sin insecticida:  $14.4 \pm 3.9$ ;  $F_{56, 1} = 3.530$ ,  $P = 0.036$ ; *M. scabra*: insecticida:  $18.3 \pm 4.5 \text{ g m}^{-2}$ ; sin insecticida:  $36.9 \pm 7.9$ ;  $F_{1, 56} = 2.409$ ,  $P = 0.099$ ; *D. galeottiana*: insecticida  $0.410 \pm 0.2$ ; sin insecticida:  $4.733 \pm 2.833$   $F_{56, 1} = 2.698$ ,  $P = 0.09$ ) (Figs. 7.3A, B y C; Tabla 7.2). El único componente de la vegetación en el que se advirtió efecto del fuego y la herbivoría fue *C. sycioides* (Tabla 7.3). Como ya se vio la biomasa aérea de esta planta fue más alta en los sitios quemados que en los no quemados, así como en los sitios no asperjados con insecticida en relación con los que se aplicó insecticida (Figs. 7.1B y 7.3A).

#### **7.4. Estructura de la comunidad y diversidad vegetal**

Dados los resultados anteriores, la estructura de la comunidad en términos de biomasa aérea es afectada por el sitio quemado y sólo dos especies fueron afectadas por la aplicación del insecticida. Mientras que en el sitio testigo (no quemado y sin insecticida) dominaron *M. scabra*, las Poaceae y otras Magnoliopsida, en el sitio quemado (I y S) dominó de manera explosiva la Liliopsida *M. robusta* (Fig. 7.4). La aplicación de insecticida en el sitio no quemado, por su parte, promovió la dominancia de las Poaceae, otras Magnoliopsida y *D. coccinea*, disminuyendo la de *M. scabra* (Fig. 7.4). Cuando se ajustaron funciones exponenciales a la

distribución de biomasa de cada especie se encontró que el sitio no quemado tuvo pendientes menos pronunciadas (-0.407 y -0.565) que los sitios quemados (-0.161 y -0.160) lo que indica que los primeros tienen mayor diversidad (Fig. 7.5). En congruencia con los resultados anteriores, el sitio no quemado fue significativamente más diverso que el quemado (Tabla 7.5).

Tabla 7.3. Valores de  $t$  y  $F$  derivado de un Anova anidado para determinar el efecto del fuego y la herbivoría sobre la fitomasa aérea en pie de los diez componentes de la vegetación herbácea de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel. g.l. = 1, 56 en todos los casos. \*:  $P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.001$ , \*\*\*:  $P < 0.0001$ , +:  $P < 0.1$ .

Componente	Fuego (F)	Insecticida (I)
<i>Muhlenbergia</i>	3.997**	0.596
<i>robusta</i>		
<i>Cissus</i>	1.946+	3.530+
<i>sicyoides</i>		
Pteridophyta	-2.527*	0.768
<i>Manfreda scabra</i>	0.352	2.409+
<i>Dahlia coccinea</i>	-1.959+	1.108
Otras Poaceae	-1.503	0.214
<i>Dioscorea</i>	1.518	2.698+
<i>galeottiana</i>		
Magnoliopsida	1.382	0.663
Liliopsida	1.318	0.045
<i>Tagetes</i>	-0.763	1.321
<i>lunulata</i>		

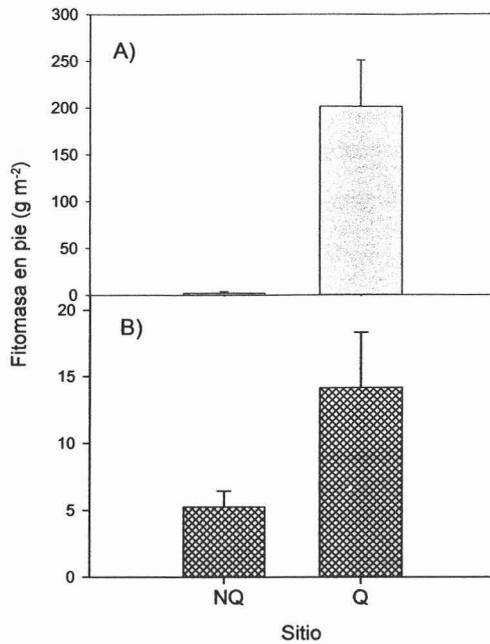


Figura 7.1. Fitomasa aérea en pie de A) *Muhlenbergia robusta*, B) *Cissus Syciodes* (g m<sup>-2</sup> ± e.e.) de los dos sitios [quemado y no quemado] en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Datos de octubre de 2003.

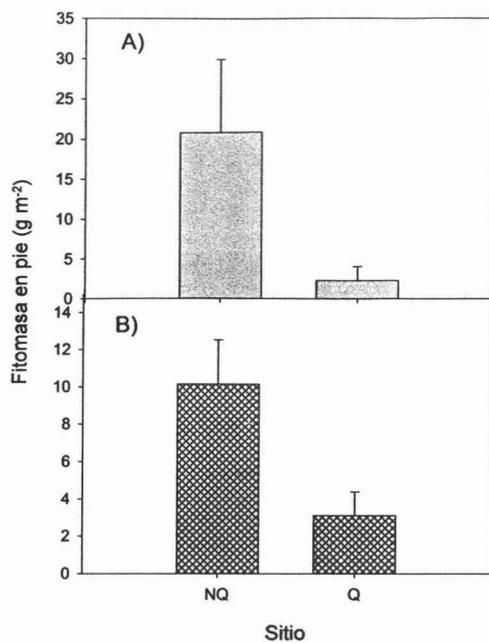


Figura 7.2. Fitomasa aérea en pie de A) *Dahlia coccinea*, B) Pteridophyta ( $\text{g m}^{-2} \pm \text{e.e.}$ ) de los dos sitios [quemado y no quemado] en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Datos de octubre de 2003.

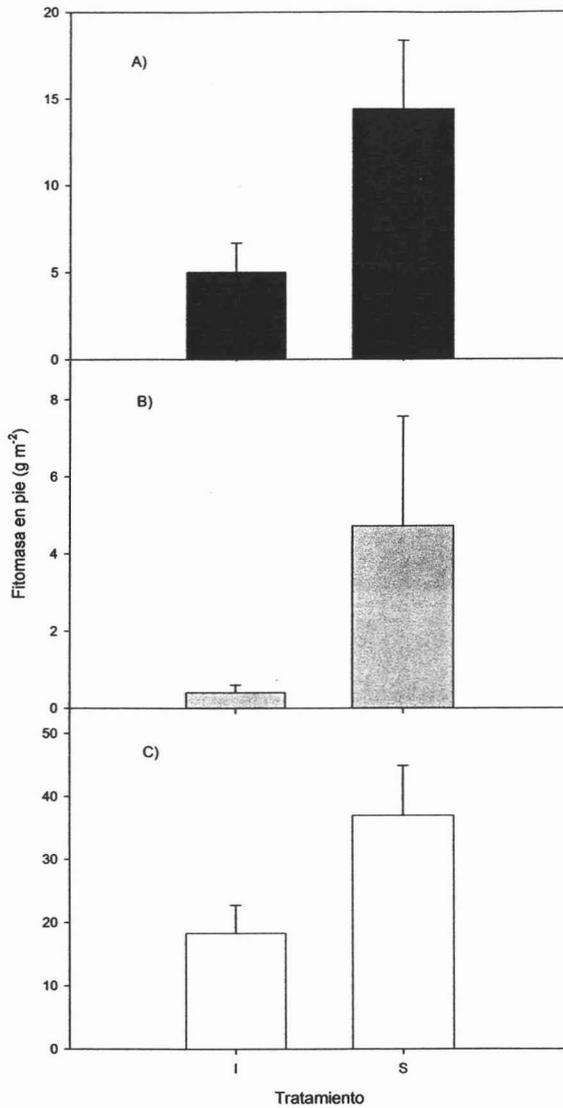


Figura 7.3. Fitomasa aérea en pie de A) *Cissus Syciodes*, B) *Dioscorea galeottiana*, C) *Manfreda scabra* (g m<sup>-2</sup> ± e.e.) de los dos tratamientos donde se aplicó (I) y no se aplicó (S) insecticida en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Datos de octubre de 2003.

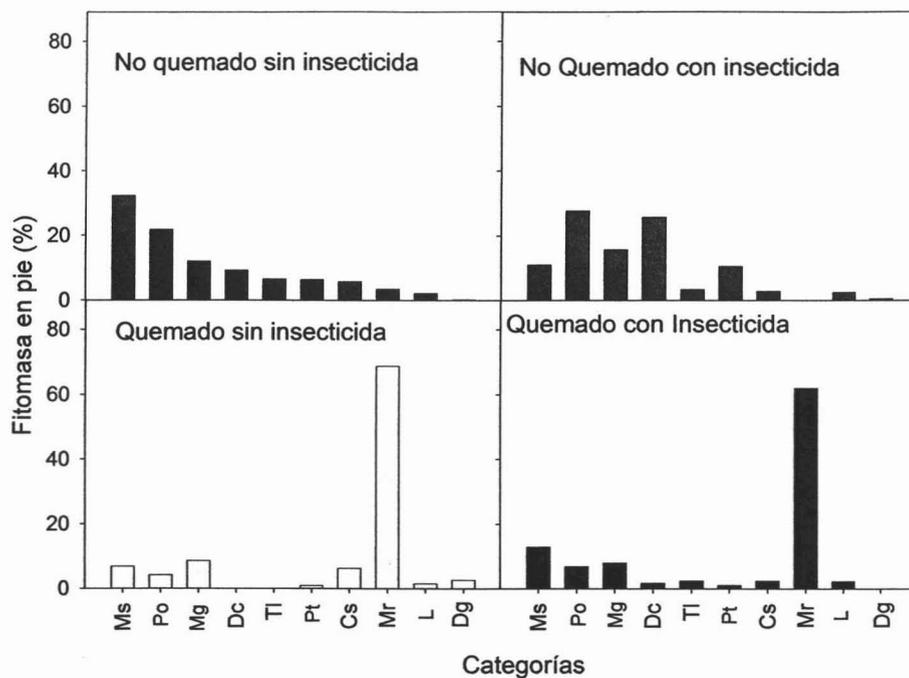


Figura 7.4. Porcentaje de fitomasa en pie de cada componente de la comunidad de hierbas en sitios no quemados y quemados sometidos a dos tratamientos por insecticida. Ms, *Manfreda scabra*; Po, otras Poaceae; Mg, otras Magnoliopsida; Dc, *Dahlia coccinea*; Tl, *Tagetes lunulata*, Pt, Pteridophyta; Cs, *Cissus sicyoides*; Mr, *Muhlenbergia robusta*; L, otras Liliopsida y Dg, *Dioscorea galeottiana*.

Tabla. 7.4. Ecuación, valor de  $R^2$  y pendiente en el punto de inflexión de la curva (primera derivada máxima) para cada tratamiento [quemado (Q) y no quemado (NQ)] y tratamientos [se aplicó (I) y no se aplicó (S) insecticida] por componentes en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Datos de octubre de 2003.

Sitio	Ecuación	$R^2$	Pendiente
NQS	$y^{-1}=0.0272+0.0044x^2$	0.978	-0.407
NQI	$y^{-1}=0.0313+0.0029x^2$	0.930	-0.565
QS	$y^{-1}=0.0022+0.0124x^2$	0.968	-0.161
QI	$y^{-1}=0.0037+0.0124x^2$	0.988	-0.160

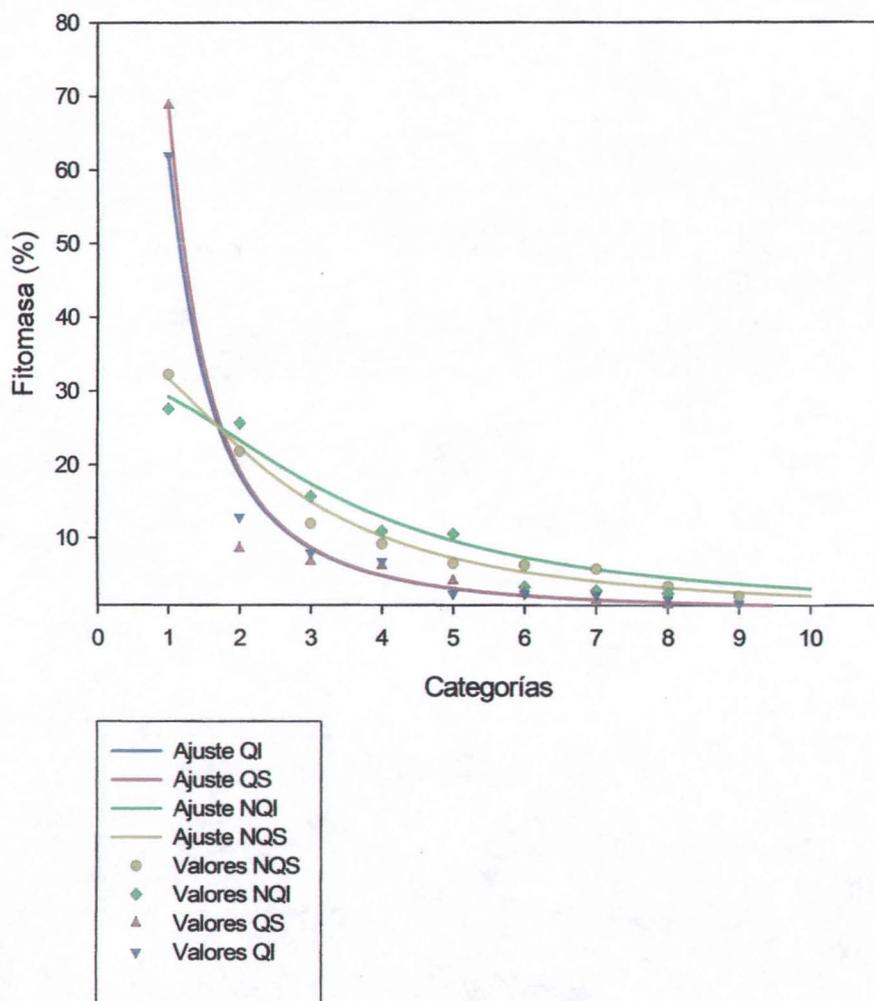


Figura 7.5. Ajustes a una curva exponencial de la distribución de la fitomasa de los componentes de la vegetación herbácea en los sitios de estudio, ordenada de mayor. Abreviaturas como en la Tabla 7.4.

Tabla 7.5. Índices de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ) del componente herbáceo de la Reserva del Pedregal de San Ángel en función de la acción del fuego y a la aplicación de insecticida. Letras diferentes denotan diferencias significativas con  $P < 0.05$  (prueba de  $t$ ; Zar, 1999).

Sitio	$H'$
No quemado sin insecticida	0.826 <sup>a</sup>
No quemado con insecticida	0.790 <sup>a</sup>
Quemado sin insecticida	0.508 <sup>b</sup>
Quemado con insecticida	0.584 <sup>b</sup>

#### 7.5. Efectos sobre la comunidad de artrópodos

Se encontró un efecto significativo del fuego y del insecticida sobre la densidad de artrópodos (Fuego:  $t= 3.113$ ;  $p= 0.004$ ; Insecticida:  $F= 27.10$ ;  $p<0.0001$ ). En los sitios que no se les aplicó el insecticida hubo mayor densidad de artrópodos que a los que sí se les aplicó (Figs. 7.6 y 7.7). Asimismo, la densidad de artrópodos fue significativamente más alta en los sitios no quemados que en los quemados. Los artrópodos más comunes en los sitios sin insecticida fueron *Sphenarium purpurascens*, lepidópteros y homópteros (Fig. 7.6).

### 7.6. Comparación de la topografía entre sitios quemados y no quemados

No se encontraron diferencias significativas en la heterogeneidad del relieve entre el sitio quemado y el no quemado ( $F_{29, 30} = 1.238$ ;  $P = 0.564$ ) (Tabla 7.6; Fig. 7.8).

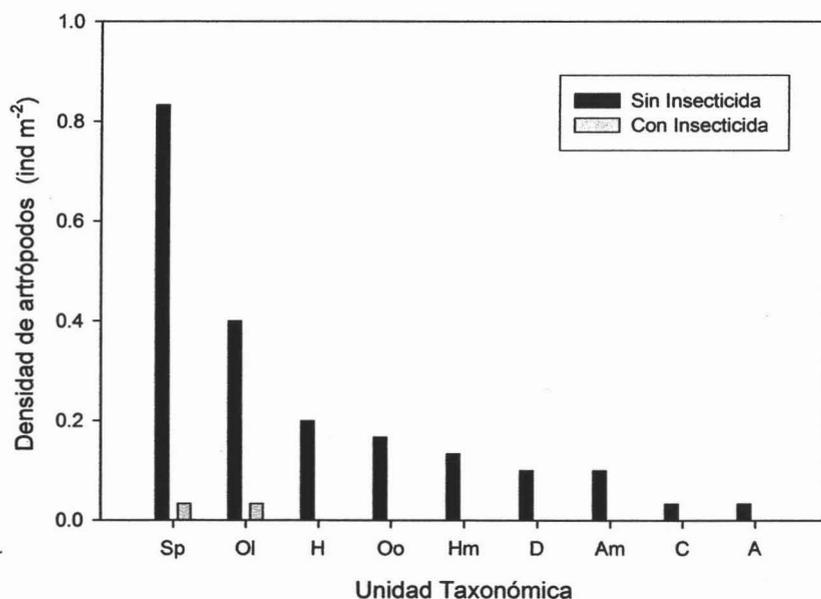


Figura 7.6. Densidad de artrópodos por unidad taxonómica para cada tratamiento (individuos m<sup>-2</sup>). Sp, *Sphenarium purpurasens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae); Ol, otros Lepidoptera (No *A. mexicana*); H, Homoptera; Oo, otros Orthoptera; Hm, Hemiptera; D, Diptera; Am, *Acronyctodes mexicana* (Lepidoptera: Geometridae); C, Coleoptera; A, Araneae.

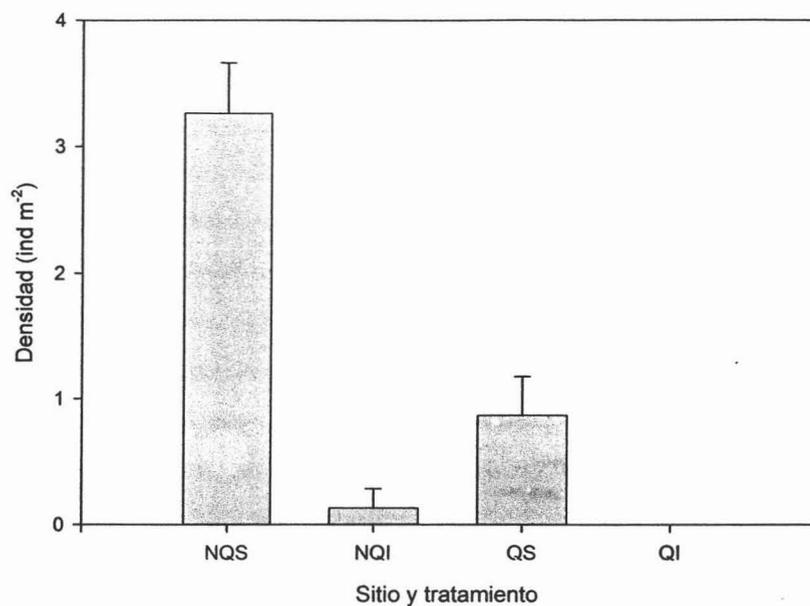
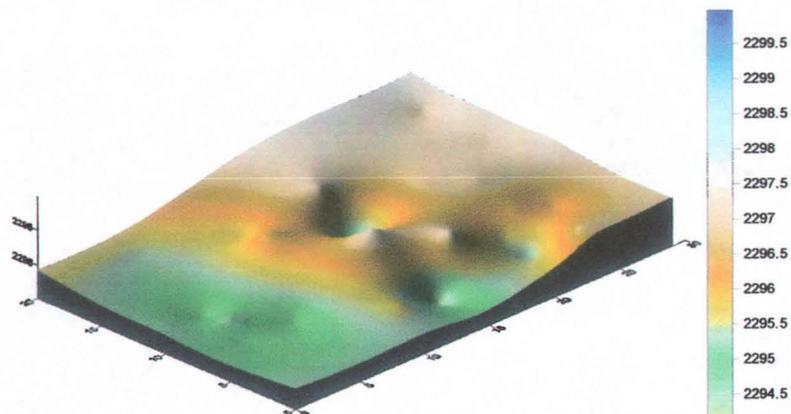


Figura 7.7. Densidad de artrópodos (individuos  $m^{-2} \pm e.e.$ ) por sitio y por tratamiento en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Abreviaturas como en la Tabla 7.4.

Tabla 7.6. Variaciones topográficas en el nivel respecto a un punto en los treinta cuadros estudiados por sitio.

Profundidad	No quemado	Quemado
Media (cm)	390.2	375.7
Desviación estándar (cm)	106.9	119.0
Varianza ( $cm^2$ )	11434.1	14151.5

A)



B)

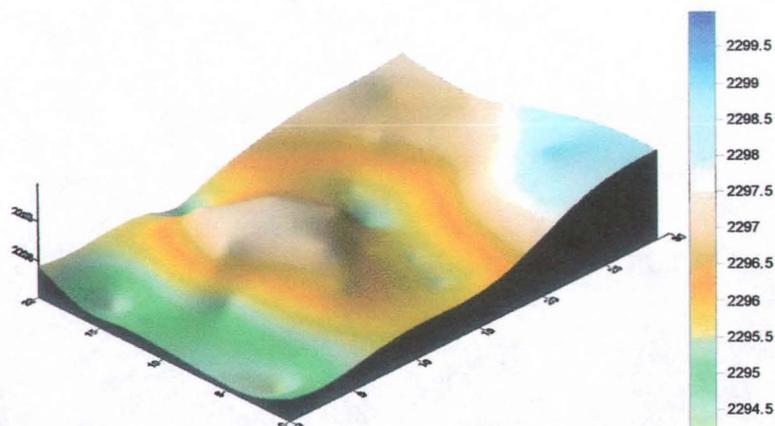


Figura 7.8. Relieve del sitio no quemado (A) y del sitio quemado (B).

## VIII. DISCUSIÓN

### 8.1. Fitomasa y condiciones ambientales

La fitomasa aérea en la zona muestreada superó a la reportada por Cano-Santana (1994a) quien encontró que la biomasa máxima de plantas herbáceas en dos años fue de  $329 \text{ g m}^{-2}$  en sitios planos y  $111.3 \text{ g m}^{-2}$  en sitios abruptos. Esto puede estar relacionado con dos hechos excepcionales, la precipitación en 2003 superó al valor promedio y el 26 de julio de 2003 el volcán Popocatepetl ubicado a 72 km del centro de la Ciudad de México provocó una lluvia de ceniza que cayó entre las 11:00 y las 13:30 h (CENAPRED, 2003). Ambos hechos pudieron haber incrementado la tasa de crecimiento y reposición de la cubierta vegetal en todos los sitios experimentales durante la estación lluviosa del año ya que se ha reportado que después de un incendio, si las condiciones hídricas son favorables, aumenta la productividad (Bennett et al., 2002). Además, el depósito de cenizas crea un ambiente productivo y confortable para la vegetación (Shoji y Takahashi, 2002). No obstante, esto depende de la composición de las cenizas, por lo que es necesario conocer las características de las cenizas del volcán para determinar con certidumbre el efecto de la exhalación de éste.

### 8.2 Topografía y fitomasa

Aunque la topografía es uno de los factores más importantes para la distribución de las plantas y su fitomasa en Pedregal de San Ángel (Cano-Santana, 1994a), la ausencia de diferencias significativas en el relieve entre la zona quemada y la no quemada

sugiere que las diferencias encontradas en la fitomasa de ambas zonas no son atribuibles a la variabilidad del relieve.

### 8.3 El efecto del fuego sobre la biomasa en pie

El Pedregal de San Ángel es un sistema sensible al fuego ya que tanto su flora como su fauna responden a los cambios producidos por un incendio. Esto se pudo evaluar por la producción de fitomasa de las hierbas, ya que ésta es un parámetro útil que permite evaluar cómo se comportan los ecosistemas en respuesta a los disturbios (McNaughton et al., 1988; Evans et al., 1989; Dublin et al., 1990; Van Lagevelde et al., 2003). En este estudio se observó que la zona quemada tuvo niveles de fitomasa de hierbas mucho mayores que los de las zonas intactas (Tabla 7.1; Fig. 7.1). La razón de este incremento pudo deberse a que las condiciones post-incendio aumentan la temperatura y la concentración de nutrientes en el suelo (Old, 1969; Martínez-Mateos, 2001), lo que favorece la regeneración y el establecimiento de plantas como *M. robusta* (Fig. 7.1A) y *C. sycioides* (Fig. 7.1B), así como otras Liliopsida en general.

Sin embargo, el efecto del sitio quemado no fue el mismo en todos los componentes de la vegetación (Tablas 7.2 y 7.3; Figs. 7.2 y 7.4). En el análisis por grupos taxonómicos, las Liliopsida se vieron ampliamente favorecidas, gracias al incremento de *M. robusta*, mientras que en las Magnoliopisda no hubo un efecto significativo del fuego sobre su fitomasa a pesar de que uno de sus componentes, *C. sicyoides*, si presentó más fitomasa en los sitios quemados (Tabla 7.1). Esto se puede explicar debido a que las demás especies que componen a las Magnoliopisda no respondieron de igual forma, tal y como ocurrió con *D. coccinea*

que presentó más fitomasa en el sitio no quemado (Tabla 7.2; Fig. 7.2A).

*M. robusta* y *C. sicyoides* pudieron haber incrementado su fitomasa al verse librados de sus competidores y encontrar cambios favorables en el ambiente para crecer y desarrollarse después del incendio. Para que esto suceda un factor determinante es su supervivencia: en los ambientes más agrestes las plantas suelen tener sus meristemas protegidos, como en el caso de muchas criptofitas o camefitas (Strasburger, 1991). Tanto *C. sicyoides* como *M. robusta* son especies camefitas perennes (Castillo-Argüero et al., 2004), rebrotadoras facultativas y su crecimiento podría ser estimulado por las altas temperaturas prevalecientes durante los incendios y por la dominancia apical de los pastos después de perder fitomasa o por el incremento de temperatura posterior a éstos (Ahlgren y Ahlgren, 1960; Adams y Anderson, 1978; Jacobs y Scholoder, 2002). Además, las especies que se propagan vegetativamente como *M. robusta*, suelen tener tasas de crecimiento altas debido a que se desarrollan a partir de individuos adultos, a diferencia de las especies que empiezan su desarrollo a partir de semilla (Strasburger, 1991). El incremento de 92 veces más fitomasa en el sitio quemado que en el no quemado que tuvo *M. robusta* (Tablas 7.2 y 7.3; Fig. 7.2A) puede tener distintas explicaciones. Se ha visto que en pastizales el incremento en biomasa de pastos está relacionado con el decremento en otro tipo de hierbas (Briggs y Knapp, 1995). Este hecho coincide con los resultados de otros autores que aseguran que varias especies del género *Muhlenbergia* incrementan su floración y densidad en sitios quemados (Boyd et al., 1993; Main y Barry, 2002), remplazando a otras plantas después de un incendio (Cabido et al., 1989). Por otro lado, en el caso de *C. sicyoides*, Sanches y Valio (2002)

encontraron que las tasas de crecimiento de esta especie son mayores cuando se encuentra en espacios abiertos donde recibe más luz que cuando crece debajo del dosel, lo que podría explicar el incremento de fitomasa de *C. sicyoides* en este estudio por los cambios en la luz y temperatura post-incendio.

En contraste, la reducción de biomasa de las Pteridophyta de la Reserva del Pedregal en los sitios quemados (Tabla 7.2; Fig. 7.4) es, al parecer, común en las criptógamas (Ahlgren y Ahlgren, 1960; Shay et al., 2001). En algunos estudios, se ha observado que las selaginelas y los musgos prácticamente desaparecen después de incendios debido a que su anclaje en el suelo es muy superficial (Ahlgren y Ahlgren, 1960; Shay et al., 2001). En el caso de los helechos, la respuesta no es muy diferente, ya que se sabe que pocas especies resisten a los incendios (Kornaś, 1979; Kornaś, 1985; Kornaś, 1993; Hemp, 2001; Rodríguez, 2004). En Zambia, por ejemplo, se ha reportado que la mayoría de los helechos son sensibles al fuego por lo que en sitios quemados sólo el 20% de las especies sobrevive (Kornaś, 1979).

Una pregunta que surge en este estudio, es por que se redujo la fitomasa de los helechos del sitio de estudio. La respuesta puede recaer en que el fuego no sólo afecta directamente a los helechos, sino que las consecuencias ambientales asociadas a un incendio también tienen consecuencias negativas indirectas sobre ellos (Kornaś, 1979; Kornaś, 1985; Kornaś, 1993; Hemp, 2001; Rodríguez, 2004). Los aumentos de temperatura, velocidad del viento, radiación solar y la disminución en la humedad del suelo pueden ser los factores responsables de su ausencia (Kornaś, 1993; Hemp, 2001). La escasez de agua, por ejemplo, constituye la mayor limitante para el crecimiento y la colonización de las pteridofitas; por ésto los bosques poseen más helechos que las

sabanas y los pastizales (Kornaś, 1993; Hemp, 2001). Otro factor importante que influye en que no sea frecuente encontrar pteridofitas en zonas afectadas por incendios es su bajo nivel de supervivencia (Kornaś, 1993; Hemp, 2001). A pesar de que existen muchas especies xerófitas de helechos con diversas adaptaciones a la sequía (recubrimientos de cera, escamas y pelos o una succulencia caulinar o foliar y rizomas enterrados profundamente en el suelo) (Kornaś, 1985; Strasburger, 1991), éstos parecen no poseer adaptaciones suficientes para sobrevivir a los incendios (Kornaś, 1979). Además, en el Pedregal de San Ángel, la posibilidad de que un helecho sobreviva al fuego es menor debido a que el suelo es en general somero, siendo profundo sólo en las grietas y concavidades de la roca (Rzedowski, 1954), lo que limita la protección de los rizomas al calor (Beadle, 1940). El caso del Pedregal es muy particular debido a que el sustrato rocoso pierde, almacena y transmite calor con gran facilidad.

En ausencia de humedad en el suelo, a medio día, pueden registrarse temperaturas muy elevadas y temperaturas muy bajas por la noche (más de 60 °C y <5°C, respectivamente; Olvera-Carrillo, 2000) lo que sugiere que el suelo somero del Pedregal tiene poca capacidad de amortiguamiento de la temperatura durante la época seca del año. Por lo tanto, se puede deducir que en el Pedregal de San Ángel, después de un incendio, las condiciones a las que están sometidos las Pteridophyta son invariablemente rigurosas, ya que la poca profundidad del suelo también impide la retención de agua.

Aunado a esto, la baja proporción de fitomasa de helechos en el sitio de estudio pudo haberse debido también a otras causas, ya que, por ejemplo, Rodríguez (2004) registró que en sitios perturbados los individuos se reproducen asexualmente por medio de la apogamia, mientras que en sitios conservados las Pteridophyta

presentan alternancia de generaciones, demostrando que existe una correspondencia entre sitios deteriorados y sus estrategias reproductivas. En dicho estudio se encontró que en áreas que fueron afectadas por un incendio los helechos fueron asexuados o neutros lo que sugiere que la ausencia de los helechos en este sitio es indicadora de perturbación (Rodríguez, 2004).

En cuanto a *D. coccinea* es una especie criptofita que posee órganos subterráneos, que le pueden ayudar a sobrevivir a un incendio. Sin embargo es necesario considerar que su supervivencia y regeneración pueden depender de la intensidad del fuego. Esto podría explicar la baja proporción de fitomasa que tuvo en el sitio quemado pues el consumo total de fitomasa que se observó al inicio de este estudio sugiere que la intensidad del incendio de marzo de 2003 fue alta. No obstante, dado que en este estudio no se registró la temperatura del incendio la diferencia en fitomasa entre sitios quemados y no quemados también puede ser atribuida a otras variables desconocidas.

#### **8.4. El efecto del fuego sobre la diversidad, composición y dominancia de las hierbas**

Un análisis inicial de los resultados sugeriría que los incendios favorecen a comunidades de matorral xerófilo como el Pedregal gracias al incremento de biomasa, aunque, si se analiza cómo el fuego redujo la diversidad de especies en el área de estudio y favoreció el incremento en la dominancia de *M. robusta*, se puede decir que el fuego tiene un efecto adverso sobre la composición de la comunidad de plantas (Tablas 7.3 y 7.4; Figs. 7.5 y 7.6). El incremento del pasto dominante *M. robusta* puede ser comparado con lo que sucede en praderas norteamericanas dominadas por pastos

donde la riqueza de especies disminuye a medida que se incrementa la biomasa en pie (Gibson y Hulbert, 1987; Collins, 1992). En este caso, como ocurre en praderas mixtas (Jacobs y Scholoeeder, 2002) el fuego juega un papel importante en la composición de hierbas, no obstante, el ecosistema de la Reserva del Pedregal de San Ángel es resiliente y resistente a los incendios, dado que en seis meses se regenera con elementos de la flora original (Cano-Santana y León-Rico, 1998).

#### **8.5. El efecto de la remoción de artrópodos sobre la fitomasa aérea**

La remoción de artrópodos no afectó la fitomasa aérea, a pesar de que logró reducir la densidad de artrópodos un 95% (Tabla 7.7), sin embargo si afecto la estructura de la comunidad de hierbas. El primer caso puede deberse a que *S. purpuráscens* únicamente remueve un 0.8% del tejido vegetal producido en el año (Cano-Santana, 1994a). Sin embargo, las categorías de hierbas *C. sycioides*, *D. galeottiana* y *M. scabra*, presentaron más fitomasa en los cuadros donde no hubo remoción de herbívoros, lo cual se ve reflejado en un cambio en la estructura de la comunidad de hierbas con respecto a los cuadros con insecticida (Figs. 7.3 y 7.4). Esto puede explicarse porque las tres no son apetecibles para el chapulín *S. purpurascens* (Mendoza y Tovar, 1996). Para el caso de *C. sycioides* en particular, se tiene reportado que posee sustancias citotóxicas, lo cual explica parcialmente por que es una especie poco apetecible para los herbívoros (Saenz et al., 2000). Es posible que la ausencia de herbivoría en *C. sycioides*, *D. galeottiana* y *M. scabra* aumente la competitividad de estas tres categorías (no apetecibles) con respecto a las demás especies de

plantas que sí forman parte del alimento de los herbívoros, no obstante, este incremento en fitomasa pudo deberse a otros factores.

#### **8.6. El efecto del fuego sobre la artropodofauna**

La reducción en la densidad de artrópodos en el sitio quemado (Tabla 7.7; Figs. 7.13 y 7.14) se puede deber a que los artrópodos no presentan una gran movilidad a diferencia de las aves o los mamíferos, lo que les impide huir lo suficientemente rápido para sobrevivir, generando altas tasas de mortalidad (Gandar, 1982; Main, 1981). Existen varios ejemplos en donde se ha observado que ocurre esta disminución en la abundancia de los invertebrados después de un incendio: como en el caso de microartrópodos (Dress y Boernesr, 2004) o macroinvertebrados de un pastizal (Callaham et al., 2003). Además, los cambios en la vegetación después de un incendio pudieron haber reducido los posibles escondites de muchos artrópodos que habitan la Reserva, dejándolos visibles para sus depredadores. Si esto ocurre, las posibilidades de supervivencia de los artrópodos se reducen permitiendo que se reduzca su abundancia.

Los ortópteros (Orthoptera: Acrididae y Tetigonidae), el grupo de insectos más importante en cuestión de densidad y biomasa en la Reserva Pedregal de San Ángel (Ríos-Casanova y Cano-Santana, 1993), al igual que otros artrópodos también se vieron afectados por el incendio. En este grupo de insectos, el fuego puede afectar la composición de especies mediante daños directos a los huevecillos, ninfas o adultos, o alterando las condiciones del hábitat (Bieringer, 2002). En el primer caso, el restablecimiento de las especies depende de la capacidad que tengan para

recolonizar los sitios quemados (Bieringer, 2002). En cuanto a los cambios que tiene el hábitat, su efecto depende del nivel de daño en la vegetación y de la capacidad de las especies afectadas para adaptarse a las nuevas condiciones (Bieringer, 2002). Algunas especies se verán favorecidas por el aumento de suelo desnudo (vegetación abierta) y por su preferencia para alimentarse de hierbas, principalmente pastos (Bock y Bock, 1991), sin embargo, al parecer esto no ocurrió en este estudio.

### **8.7. Conclusiones**

El Pedregal de San Ángel es un sistema sensible al fuego ya que tanto su flora como su fauna responden a los cambios producidos por un incendio. En el sitio quemado se incrementa la fitomasa aérea, reduce la diversidad vegetal e incrementa la dominancia de *M. robusta* en el estrato herbáceo de la vegetación, asimismo, reduce la densidad de artrópodos epífitos. En contraste, la aplicación de insecticida no afecta la fitomasa aérea de la mayoría de las especies ni la diversidad de hierbas, a pesar de que logra reducir la densidad de artrópodos en un 95%. Sin embargo, la acción de los artrópodos, muchos de ellos herbívoros, incrementó la fitomasa de *C. sicyoides* y de *M. scabra*, plantas no apetecibles para *Sphenarium purpurascens*. Finalmente, ambos sitios fueron topográficamente similares, por lo que las diferencias en la fitomasa de ambos sitios no puede ser atribuible a ésta.

## LITERATURA CITADA

- Aber J. D. y J. D. Melillo. 2001. *Terrestrial Ecosystems*.  
Haurcort/Academic Press. San Diego
- Adams, D. E. y R. C. Anderson. 1978. The response of a Central  
Oklahoma grassland to burning. *Southwestern Naturalist* **23**: 263-  
362
- Ahlgren, I. F. y C. D. Ahlgren. 1960. Ecological effects of forest  
fires. *Botanical Reviews* **60**: 349-357.
- Alexander, M. E. 1982. Calculating and interpretating forest fire  
intensities. *Canadian Journal of Botany* **60**:349-357
- Álvarez, J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F.  
Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente. 1982. *Proyecto para la  
creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel*. Cuadernos  
de Ecología No. 1. Facultad de Ciencias, UNAM (1989), México,  
D. F.
- Augustine, D. J., S. J. MacNaughton y D. A. Frank. 2003. Feedbacks  
between soil nutrients and large herbivores in a managed  
savanna ecosystem *Ecological Applications* **13**: 1325-1337
- Auld, T. D. 1986. Dormancy and viability in *Acacia suaveolens* (Sm.)  
wild. *Australian Journal of Botany* **34**: 463-472
- Bailey, J. K y T. G. Whitham. 2002. Interactions among fire aspen  
and elk affect insect diversity. *Ecology* **83**:1701-1712
- Beadle, N. C. W. 1940. Soil temperatures during forest fires and  
their effect on the survival of vegetation. *Journal of Ecology*  
**28**: 180-192
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1996. *Ecología: Individuos,  
Poblaciones y Comunidades*. Tercera edición. Omega. Barcelona.

- Bendell, J. F. 1974. Effect of fire on birds and mammals. Pp. 73-138. En Kozlowski, T. T. y C. E. Ahlgren (eds.). *Fire and Ecosystems*. Academic Press. Nueva York.
- Bennett, L., T. Judd, M. Adams. 2002. Growth and nutrient content of perennial grasslands following burning in semi-arid, subtropical Australia. *Plant Ecology* **164**: 185-199
- Bentley, S. y J. B. Whittaker. 1979. Effects of grazing by a chrysomelid beetle, *Gastrophysa viridula*, on competition between *Rumex obtusifolius* y *Rumex Crispus*. *Journal of Ecology* **67**:79-90
- Bieringer, G. 2002. Response of Orthoptera species (Tettigoniidae and Acrididae) to wildfires in a Central European dry grassland. *Journal of Orthoptera Research* **11**: 237-242
- Billings, W. D. 1966. *Las plantas y el ecosistema*. Herrero. México, D. F.
- Blydenstein, J. 1968. Burning and tropical American savannas. *Proceedings 8<sup>th</sup> annual Tall Timbers Fire Ecology Conference*. pp. 1-14
- Bock, C. E. y J. H. Bock. 1991. Response of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) to wildfire in a Southeastern Arizona grassland. *American Midland Naturalist* **125**: 162-167
- Bonan, G. B. 1993. Physiological derivation of the observed relationship between net primary production and mean annual air temperature. *Tellus*. **45B**: 397-408
- Bowen, M. J. y J. S. Pate. 1993. The significance root starch in postfire shoot recovery of the resprouter *Stirlingia latifolia* R. Br. (Proteaceae). *Annals of Botany* **72**: 7-16
- Boyd, R. S., R. A. Woodward y G. Walter. 1993. Fire effects on a montane Sierra Nevada Meadow. *California Fish and Game* **79**: 115-125

- Boyer, D. E. y J. D. Dell. 1980. Fire effects on Pacific Northwest soils. USDA Forest Service, Pacific Region, Portland.
- Brewer, J. S. 1999. Short term of fire and competition on growth and plasticity of the yellow pitcher plant *Sarracenia alata* (Sarraceniaceae). *American Journal of Botany* **86**: 1264-1271
- Briggs, J. M. y A. K. Knapp. 1995. Interannual variability in primary production in tallgrass prairie: climate, soil moisture, topographic position, and fire as; determinants of aboveground biomass. *American Journal of Botany* **82**: 1024-1030
- Brooks, M.L. 2002. Peak fire temperatures and effects on annual plants in the Mojave Desert. *Ecological Applications* **12**: 1088-1102
- Callahan, M. A. Jr., J. M. Blair, T. C. Todd, D. J. Kitchen y M. R. Whiles. 2003. Macroinvertebrates in North American tallgrass prairie soils: Effects of fire, mowing, and fertilization on density and biomass. *Soil Biology and Biochemistry* **35**: 1079-1093
- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología de la relación entre *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Cano-Santana, Z. 1994a. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerofita. Tesis doctoral. Centro de Ecología, UNAM, México, D.F.
- Cano-Santana, Z. 1994b. La Reserva del pedregal como ecosistema: Estructura trófica. Pp.149- 158. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel: Ecología, historia natural y manejo*. UNAM. México, D.F.

- Cano-Santana, Z. 1995. El Tlachapolin y las cadenas alimentarias. Pp. 70-71. En Carrillo, T. (ed.). *El Pedregal de San Ángel*. UNAM. México, D.F.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* **41**: 58-68
- Cano-Santana, Z. y R. León-Rico. 1998. Regeneración de la vegetación después de un incendio en una comunidad sucesional temprana de la Ciudad de México. *Resúmenes del XV Congreso Mexicano de Botánica*. Sociedad Botánica de México.
- Carreira, J. A., F. Sánchez-Vázquez, F. X. Niell. Short-term and small-scale patterns of postfire regeneration in a semi-arid dolomitic basin of southern Spain. *Acta Oecologica* **13**: 241-253
- Carrillo, T. C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. UNAM. México, D. F.
- Castillo-Argüero, S., G. Montes-Cartas, M. A. Romero-Romero, Y. Martínez-Orea, P. Guadarrama-Chávez, I. Sánchez-Gallén y O. Núñez-Castillo. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **74**:51-75
- Catchpole, W. 2002. Fire properties and burn patterns in heterogeneous landscapes. Pp. 46-75. En Bradstock, R. A., J. E. Williams y A. M. Gill (eds.). *Flammable Australia*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cattling, P. M, A. Sinclair y D. Cuddy. 2001. Vascular plants of a successional alvar burn 100 days after a sever fire and their mechanisms of re-establishment. *Canadian Field-Naturalist* **115**:214-222.

- CENAPRED, Centro Nacional de Prevención de Desastres. 2003.  
 Dirección electrónica (2005): <http://www.cenapred.unam.mx/mvolcan.html>
- Chef, R. M. 1974. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics. *Ohio Journal of Science*. **74**:359-370
- Cirne, P. y R. S. Scarano. 2001. Resprouting and growth dynamics alter fire of the clonal shrub *Andira legalis* (Leguminosae) in sandy coastal plain in South-eastern Brazil. *Journal of Ecology*. **89**: 351-357
- Collins, S.L. 1992. Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. *Ecology* **73**: 2001-2006
- Connell J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American naturalist* **111**: 1119-1144
- Coppock, D. L. y J. K. Detling. 1986. Alteration of bison and black-tailed prairie dog grazing interaction by prescribed burning. *Journal of Wildlife Management* **50**: 452-455
- Crawley, M. L. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Studies in Ecology No. 10. Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- CORENA, Comisión de Recursos Naturales del Gobierno del Distrito Federal. 1998. *Informe de la campaña de prevención y combate de incendios forestales 1997-1998*. México, D. F.
- Curtis, J. T. y M. L. Partch. 1950. Some factors affecting flower production in *Andropogon gerardi*. *Ecology* **31**:488-489
- Daubenmire, R. F. 1968. Ecology of fire in grassland. *Advances in Ecological Research* **5**: 209-266
- Daubenmire, R. F. 1979. *Ecología Vegetal*. Limusa, México, D.F.
- Departamento de Bomberos-UNAM, 1998. *Reporte Anual*. UNAM, México, D.F.

- DeAngelis, D. L. y M. A. Huston. 1993. Further considerations on the debate over herbivore optimization theory. *Ecological Applications* **3**: 30-31
- DeBano, L. F., D. G. Neary y P. F. Ffolliott. 1998. *Fire's effects on ecosystems*. John y Wiley y Sons, Nueva York.
- Detling, J. K, M. I. Dyer y D. T. Winn. 1979. Effect of simulated grasshopper grazing on CO<sub>2</sub> exchange rates of western wheatgrass leaves. *Journal Economical Entomology* **72**: 103-406
- Detling, J. K. 1988. Grasslands and savannas: Regulation of energy flow and nutrient cycling by herbivores. Pp. 131-148. En Pomeroy, I. R. y J. J. Alberts (eds.). *Concepts of Ecosystem Ecology: A comparative view*. Springer-Verlag, Berlín
- Detling, J. K. y M. I. Dyer. 1981. Evidence for potential growth regulators in grasshoppers. *Ecology* **62**: 485-488
- DPC-UNAM, Dirección de Protección Civil, UNAM. 2005. *Reporte de Incendios Forestales*. Dirección General de Servicios Generales. UNAM, México, D. F.
- Dhillion, S. S. y R. C. Anderson. 1993. Growth dynamics and associated mycorrhizal fungi of little bluestem grass [*Schizachyrium scoparium* (Michx.) Nash] on burned and unburned sand prairies. *New Phytologist* **123**: 77-91
- Díaz-Delgado, R., F. Lloret, X. Pons y J. Terradas. 2002. Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology* **83**: 2293-2303
- Dirzo, R. 1985. The role of the grazing animal. Pp. 343-355. En White, J. (ed.). *Studies on Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper*. Academic Press, Londres.
- Drawe, D. L y K. R. Krattner. 1978. Effect of burning and mowing on vegetation of Padre Island *The Southwestern Naturalist*. **23**: 273-278

- Dress, W. J. y R. E. J. Boerner. 2004. Patterns of microarthropod abundance in oak-hickory forest ecosystems in relation to prescribed fire and landscape position. *Pedobiologia* **48**: 1-8
- Dublin, H.T., A. R. E. Sinclair y J. McGlade. 1990. Elephants and fire as causes of multiple stable states in the Serengeti-Mara woodlands. *Journal of Animal Ecology* **59**: 1147-1164
- Dyer, M. I. y U. G. Bokhari. 1976. Plant-animal interactions: Studies of the effects of grasshopper grazing on blue grama grass. *Ecology* **57**: 762-772
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* **4**: 412-417
- Ellingson, L. J., J. B. Kauffman, D. L. Cummings, R. L. Sanford y V. J. Jaramillo. 2000. Soil N dynamics associated with deforestation, biomass burning and pasture conversion in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **197**: 41-51
- Evans E. W., J. M. Briggs, E. J. Finck, D. J. Gibson, S. W. James y D. W. Kauffman. 1989. Is fire a disturbance in grasslands? Pp. 7-11. En: Bragg T. B. y J. Stubbendieck (eds.). *Prairie pioneers: Ecology, history and culture. Proceedings of the Eleventh North American Prairie Conference*. Lincoln, Nebraska
- Fahnestock, J. T. y J. K. Detling. 1999. Plant responses to defoliation and resource supplementation in the Pryor Mountains. *Journal of Range Management* **52**: 263-270
- Flematti, G. R., E. L. Ghisalberti, K. W. Dixon y R. D. Trengove. 2004. A compound from smoke that promotes seed germination *Science* **305**: 977

- García, E. 1964. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. UNAM. México, D.F.
- Gandar, M. V. 1982. Description of a fire and its effects in the Nylsvley Nature Reserve: A synthesis report. *South African National Science Report Series* **63**: 1-39
- Gashaw, M., A. Michelsen, M. Jensen e I. Friis. 2002. Soil seed bank dynamics of fire-prone wooded grassland, woodland and dry forest ecosystems in Ethiopia. *Nordic Journal of Botany* **22**: 5-17
- Gibson D. J. y L. C. Hulbert. 1987. Effects of fire, topography and year-to-year climatic variation on species composition in tallgrass prairie. *Vegetatio* **72**: 175-185
- Gill, A. M. 1981. Fire adaptative traits of vascular plants species to fires. Pp. 208-230. En: Mooney H. A., T. M. Bonnicksen, N. L. Christensen, J. E Lotan y W. A. Reiners (eds.). *Fire regimes and ecosystem properties*. USDA Forest Service General Technical Report WO-26
- Gold, W.G. y M.M. Caldwell. 1989a. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass I. Growth responses. *Oecologia* **80**: 289-296
- Gold, W.G. y M.M. Caldwell. 1989b. The effects of the spatial pattern of defoliation on regrowth of a tussock grass II. Canopy gas exchange. *Oecologia* **81**: 437-442
- Golley, F. B. 1993. *A history of the ecosystem concept in ecology: More than the sum of the parts*. Yale University Press, New Haven
- Green, R. A. y J. K. Detling. 2000. Defoliation-induced enhancement of total aboveground nitrogen yield of grasses. *Oikos* **91**: 280-284

- Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*.  
Wiley. Nueva York.
- Grimm, E. C. 1984. Fire and other factors controlling the big woods  
vegetation of Minnesota in the mid-nineteenth century.  
*Ecological Monographs* **54**: 291-311
- Guo, Q. 2001. Early post-fire succession in California chaparral:  
Changes in diversity, density, cover and biomass. *Ecological  
Research* **16**: 471-485
- Hamilton, E.W., M. S. Giovannini, S. A. Moses, J. S. Coleman y S. J.  
McNaughton. 1998. Biomass and mineral element responses of a  
Serengeti short-grass species to nitrogen supply and  
defoliation: Compensation requires a critical [N]. *Oecologia*  
**116**: 407-418
- Hanula, J.L. y D.D. Wade. 2003. Influence of long-term dormant-  
season burning and fire exclusion on ground-dwelling arthropod  
populations in longleaf pine flatwoods ecosystems. *Forest  
Ecology and Management* **175**: 163-184
- Hawkes, C. V., E. S. Menges. 1996. The relationship between open  
space and fire for species in a xeric florida shrubland.  
*Bulletin of the Torrey Botanical Club* **123**: 81-92
- Hemp, A. 2001. Ecology of the Pteridophytes on the Southern Slopes  
of Mt. Kilimanjaro. Part II: Habitat Selection. *Plant Biology*  
**3**: 493-523
- Higgins K. F. 1984. Lightening fires in North Dakota grasslands and  
Montana. *Journal Range Management* **37**: 100-103
- Hilbert, D. W., D. M. Swift, J. K. Detling y M. I. Dyer. 1981.  
Relative growth rates and grazing optimization hypothesis.  
*Oecologia* **51**: 14-18
- Hobbs, R. J. 1991. Disturban as a precursor to weed invasion in  
native vegetation. *Plant Protection Quaterly* **6**: 99-104

- Hobbs, R. J., L. F. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology* **6**: 324-337
- Holland, E. A., W. J. Parton, J. K. Detling y D. L. Coppock. 1992. Physiological responses of plant to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *The American Naturalist* **140**: 685-706.
- Hori, K. 1975. Pectinase and plant-growth-promoting factors in the salivary glands of the larva of the bug, *Lygus disponi*. *Journal of Insect Physiology* **21**: 1271-1274
- Hulbert, L. C. 1969. Fire and litter effects in undisturbed bluestem prairie in Kansas. *Ecology* **50**:874-877.
- Huntley, B. J. y B. H. Walker. 1982. *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag, Nueva York
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**:477-503.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113**: 81-101
- Jacobs, M. J. y C. A. Scholoeider 2002. Fire frequency and species associations in perennial grasslands of South-west Ethiopia. *African Journal Ecology* **40**: 1-9
- James, S. 1984. Lignotubers and burls: their structure, function and ecological significance in Mediterranean ecosystems *Botanical Reviews*. **50**: 225-266
- Jensen, M, A., Michelsen y M. Gashaw. 2001. Responses in plant, soil inorganic and microbial nutrient pools to experimental fire, ash and biomass addition in a woodland savanna. *Oecologia* **128**:85-93

- Joern, A. 2004. Variation in grasshopper (Acrididae) densities in response to fire frequency and bison grazing in tallgrass prairie. *Environmental Entomology* **33**: 1617-1625
- Joern, A. 2005. Disturbance by fire frequency and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie. *Ecology* **86**: 861-873
- Johnson, E. A. 1992. *Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American Boreal Forest*. Cambridge University Press, Cambridge
- Jordan, C. F. 1983. Productivity of tropical rain forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. Pp. 117-136. En: Golley, F. B. (ed.). *tropical rain forest ecosystems, A structure and function*. Elsevier, Amsterdam
- Kauffman, J. B., M. D. Steele, D. L. Cummings y V. J. Jaramillo. 2002. Biomass dynamics associated with deforestation, fire, and, conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*. **176**: 1-12
- Keeley, J. E. 2002. Fire management of California shrubland landscapes. *Environmental management* **29**: 395-408
- Keeley J. E. y C. E. Fotheringham. 1997. Trace gas emissions and smoke-induced seed germination. *Science* **276**: 1248-1250
- Kirkman, LK, R. J., Mitchell R. C. Helton y M. B. Drew. 2001. Productivity and species richness across an environmental gradient in a fire-dependent ecosystem. *American Journal of Botany* **88**: 2119-2128
- Knight, T. M. y R. D. Holt. 2005. Fire generates spatial gradients in herbivory: An example from a Florida sandhill ecosystem. *Ecology* **86**: 587-593

- Kornaś, J. 1979. *Distribution and ecology of the pteridophytes in Zambia*. Warszawa- Polska Akademia Naukowe, Cracovia
- Kornaś, J. 1985. Adaptive strategies of African pteridophytes to extreme environments. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* **86B**: 391-396
- Kornaś, J. 1993. The significance of historical factors and ecological preference in the distribution of African pteridophytes. *Journal of Biogeography*. **20**: 281-286
- Krebs, C. J. 1972. *Ecología: Estudio de la distribución y abundancia*. Harla, Oxford University Press.
- Laclau, J-P., W. Sama-Poumba, J.S. Nzila, J-P. Bouillet y J. Ranger. 2002. *Acta Oecologica* **23**: 41-50
- Laterra, P. y O. T. Solbrig. 2001. Dispersal strategies, spatial heterogeneity and colonization success in fire-managed grasslands. *Ecological Modelling* **139**: 17-29
- Lightfoot, D. C. y W. G. Whitford. 1990. Phytophagus insects enhance nitrogen flux in a Desert Creosotebush community. *Oecologia* **82**: 18-25
- Levit, J. 1972. *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press, Nueva York.
- Li J., W. Loneragan, J. Duggin, C. Grant. 2004. Issues affecting the measurement of disturbance response patterns in herbaceous vegetation- A test of the intermediate disturbance hypothesis. *Plant Ecology* **172**: 11-26
- Lynch, J. 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiology* **109**: 7-13
- Main, A. R. 1981. Fire tolerance of heathland animals. Pp. 85-90. En: Spetcht, R. L (ed.). *Heathlands and related shrublands of the world*. Elsevier, Amsterdam

- Main, M. B. y M. J. Barry. Influence of season of fire on flowering of wet prairie grasses in South Florida, USA. *Wetlands* **22**: 430-434
- Mallik, A. U. 1986. Near-ground micro-climate of burned and unburned Calluna heathland. *Journal of Environmental Management* **23**: 157-171
- Martínez-Mateos, A. E. 2001. Regeneración natural después de un disturbio por fuego en dos microambientes contrastantes de la reserva ecológica "El Pedregal de San Ángel". Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM, México, D.F.
- Martínez-Orea, Y. 2001. Efecto del fuego sobre el banco de semillas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM, México, D.F.
- Mattson, W. J y N. D. Addy. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science* **190**:515-222
- McDonald, P., R. A. Edwards y J. F. D. Greenhalgh. 1987. *Animal Nutrition*. Longman Scientific & Technical, Essen, Reino Unido.
- McMaster, W., M. Jow y J. Kummerow. 1982. Response of *Adenostoma fasciculatum* and *Ceanothus greggii* chaparral to nutrient additions *Journal of Ecology* **70**: 745-756
- McNaughton, S. J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*. **113**: 691-703
- McNaughton, S. J., R. W. Ruess y S. W. Seagle. 1988. Large mammals and process dynamics in African ecosystems. *BioScience* **38**: 794-800
- Noble, R., R. O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* **43**: 5-21

- Odum, P. E. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* **164**: 262-270
- Odum, P. E. 1972. *Ecología*. Interamericana, México, D.F.
- Old, S. M. 1969. Microclimate, fire and plant production in an Illinois prairie. *Ecological Monographs* **39**: 355-384
- Olvera-Carrillo, Y. 2001. Estudio ecofisiológico de la germinación y sobrevivencia y crecimiento de *Opuntia tomentosa* S.D. en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Painter, E. L. y J. K. Detling. 1981. Effects of defoliation on net photosynthesis and regrowth western wheatgrass. *Journal of Range Management* **34**: 68-71
- Peláez, D. V., R. M. Boo, O. R. Elia, M. D. Mayor. Effect of fire on growth of the three perennial grasses from central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Enviroments* **55**: 657-673
- Phillipson, J. 1975. *Ecología energética*. Omega. Barcelona. 56
- Pickett, S. T. A., J. Kolasa, J. Armesto, S. L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* **54**: 129-136
- Redmann, R. E., J. T. Romo, B. Pylypec, y E. A. Driver. 1993. Impacts of burning on primary productivity of *Festuca* and *Stipa-Agropyron* grasslands in Central Saskatchewan. *American Midland Naturalist*. **130**(2): 262-273
- Rieske, L.K. 2002. Wildfire alters oak growth, foliar chemistry and herbivory. *Forest Ecology and Management* **168**: 91-99
- Rios-Casanova, L y Z. Cano-Santana.1994. Análisis cuantitativo de los artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel. Pp. 275-281. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM. México, D. F.

- Rodríguez, E., D. A. Levin. 1976. Biochemical parallelisms of repellents and attractants in higher plants and arthropods. *Recent advances of Phytochemistry* **10**: 214-270
- Rodríguez R., M. L. 2004. Estudio de pteridofitas como indicadoras de deterioro ambiental en el bosque de San Jerónimo Amanalco, Texcoco, Edo. de México. Tesis de Maestría. UAM-Iztapalapa, México, D.F.
- Rodríguez-Trejo, D. A., H. C. Martínez-Hernández y V. Ortega-Baranda. 2004. Ecología del fuego en bosques de *Pinus hartwegii*. Pp. 107-124. En: Villers, L. y Blanco, J. (eds.). *Incendios forestales en México*. UNAM, México, D. F.
- Rogers, W. E. y D. C. Hartnett. 2001. Vegetation responses to different spatial patterns of soil disturbance in burned and unburned tallgrass prairie. *Plant Ecology* **155**: 99-109
- Rojo, A. y J. Rodríguez. 2002. La flora del Pedregal de San Ángel. INE-SEMARNAT. México.
- Romanya, J., P. Casals y V. R. Vallejo. 2001. Short-term effects of fire on soil nitrogen availability in Mediterranean grasslands and shrublands growing in old fields. *Forest Ecology and Management* **147**:39-53
- Rundel, P. W. 1982. Fire as an ecological factor. Pp. 501-538. En: Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B Osmond y H. Ziegler (eds.). En: *Plant Physiological ecology I: Responses to the physical environment*. Springer-Verlag, Berlín.
- Rzedowski, J. 1954. La vegetación del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. I. P. N., México **8**: 59-429.
- Rzedowski, G. C. y J. Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. CONABIO-INE, Pátzcuaro, Mich.

- Saenz, M. T., M. D. García, A. Quilez y M. C. Ahumada. 2000. Citotoxic activity of *Agave intermixta* L. (Agavaceae) *Cissus sycioides* L. (Vitaceae). *Phytotherapy Research* **14**: 552-554
- Salvatori, V., F. Egunyu, A.K. Skidmore, J. de Leeuw y H. A. M. van Gils. 2001. The effects of fire and grazing pressure on vegetation cover and small mammal populations in the Massai Mara National Reserve. *African Journal of Ecology* **39**: 200-204
- Sanches, M. C. y I. F. M. Valio. 2002 Seedling growth of climbing species from a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Plant Ecology* **159**: 51-59
- Schacht, W., y J. Stubbendieck. 1985. Prescribed burning in the loess hills mixed prairie of Southern Nebraska. *Journal of Range Management* **38**:47-51
- Schwilk, D. W., J. E. Keeley y W. J. Bond. 1997. The intermediate disturbance hypothesis does not explain fire and diversity pattern in fynbos. *Plant Ecology* **132**: 77-84
- Schmidt-Nielsen, K. 1979. *Animal physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shay, J., D. Kunec y B. Dyck. 2001. Short term effects of fire frequency on vegetation composition and biomass in mixed prairie in south western Manitoba. *Plant Ecology* **155**: 157-167.
- Singh, R. S. 1993. Effect of winter fire on primary productivity and nutrient concentration of a dry tropical savanna. *Vegetatio* **106**: 63-71
- Smith, S. M. y S. Newman. 2001 Growth of Southern Cattail (*Typha domingensis* Pers.) seedlings in response to fire-related soil transformations in the Northern Florida Everglades. *Wetlands* **21**:363-369

- Shoji, S. y T. Takahashi. 2002. Environmental and agricultural significance of volcanic ash soils. *Global Environmental Research* **6**:113-135
- Strasburger, E., F. Noll, H. Schenck, A. F. W. Schimper, P. Sitte, H. Ziegler, F. Ehrendorfer y A. Bresinsky. 1991. *Tratado de Botánica*. Omega, Barcelona
- Taiz, L. y Zeiger, E. 1991. *Plant physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Redwood City
- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* **16**: 284-307
- Tilman, D., J. Knops, P. Reich, D. Peterson, H. Phillips, M. Menton, A. Patel y E. Vos. 2000. Fire suppression and ecosystem carbon storage. *Ecology* **81**: 2680-2685
- Mendoza C. y E. Tovar. 1996. Ecología de forrajeo de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. México. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Tozer, M. y R. Bradstock. 2003. Fire-mediated effects of overstorey on plant species diversity and abundances in an Eastern Australian heath. *Plant Ecology* **164**: 213-223
- Tracy, B. F. y S. J. McNaughton. 1997. Elk grazing and vegetation responses following a late season fire in Yellowstone National Park. *Plant Ecology*. **130**: 111-119
- Trollope, W. S. W. 1984, Fire in savanna. Pp. 151-175. En: Booyesen, P. de V. y N. M., Taiton. *Ecological effects of fire in African ecosystems*. Springer-Verlag, Berlín.
- Uhl C. y J. B. Kaffman. 1990. Deforestation, fire susceptibility and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. *Ecology*. **71**: 437-449

- UNAM, Universidad Nacional Autónoma de México. 2005. Crece en 24.7 hectáreas la Reserva Ecológica de CU. *Gaceta UNAM* **3813**: 14-15 y 19-21
- Valiente-Baunet, A. y E. De Luna 1990. Una lista florística actualizada para la reserva del Pedregal de San Ángel, México, D. F. Pp. 67-82. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica El Pedregal de San Ángel*. UNAM (1994) México, D.F.
- Van Langevelde, F., C. A. D. M. L. Van De Volver, J. Van De Koppel, N. De Ridder, J. Van Ande, A. K. Skidmore, J. W. Hearne, L. Stroosnijder, W. J. Bond, H. H. T. Prins y M. Rietkerk. 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology* **84**: 337-350
- Vázquez-Yanez, C., A. Orozco, M. Rojas, M. E. Sánchez y V. Cervantes. 1997. *La reproducción de las plantas: Semillas y meristemos*. Colección La Ciencia Para Todos. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Vivar E., E. S. 2002. Ecofisiología de la germinación de *Dahlia coccinea*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Vogl, R.J. 1974. Effects of fire on grasslands. Pp. 139-194. En: Kozlowski T.T. y C.E. Ahlgren (eds.). *Fire and ecosystems*, Academic Press, Nueva York
- Walmsley, M. R., J. Caminera, J. K. Detling y M. I. Dyer. 1987. Growth of blue grama and western wheatgrass following grasshopper defoliation and mechanical clipping. *Journal of the Kansas Entomological Society* **60**: 51-57
- Wells, P. V. 1970. Postglacial vegetational history of the Great Plains, new evidens reopens the question of the origin of treeless grasslands. *Science* **167**: 1574-1582

- Webb, W. L., W. K. Lauenroth, S. R. Szarek, y R. S. Kinerson. 1983. Primary production and abiotic controls in forests, grasslands and desert ecosystems in the United States *Ecology*. **64**: 134-151.
- Whelan, F. J., W. Langedyk y A. S. Pashby. 1980. The effects of wildfire on arthropod populations in jarrah-*Banksia* woodland. *Western Australian Naturalist* **14**:214-220
- Whelan, R. J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whelan, R. J., L. Rodgerson, C. R. Dickman y E. F. Sutherland. 2002. Critical life cycles of plants and animals: developing a process-based understanding of population changes in fire-prone landscapes. Pp. 94-125. En: Bradstock, R. A., J. E. Williams y A. M. Gill (eds.). *Flammable Australia*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiegert R. G., C. E. Petersen. 1983. Energy transfer in insects. *Annual Review of Entomology* **28**: 455-486
- Willms, W.D., S.M. McGinn y J. F. Dormaar. 1993. Influence of litter on herbage production in the mixed prairie. *Journal of Range Management* **46**: 320-324.
- Wright, H. A. y A. W. Bailey. 1982. *Fire ecology: United States and Southern Canada*. Wiley-Interscience, Nueva York
- Wronski, T. 2003. Fire induced changes in foraging behaviour of impala *Aepyceros melampus* in Lake Mburo National Park, Uganda. *African Journal of Ecology* **41**: 56-60
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River
- Zikria, B. A., G. C. Weston, M. Chapdoff y J. M. Ferrer. 1972. Smoke and carbon monoxide poisoning in fire victims. *Journal of Trauma* **12**: 641-645