



UNIVERSITÉ DE
SHERBROOKE

El Colegio de la Frontera Sur Universidad de Sherbrooke

Régimen de fuego de las selvas tropicales húmedas del sur
de México e implicaciones para su restauración

Tesina

presentada como requisito parcial para optar por el grado de
Maestro en Ecología Internacional

Por

Marcos Alberto Escobar Castellanos

Director

Dr. Pedro Antonio Macario Mendoza

2020



UNIVERSITÉ DE
SHERBROOKE

El Colegio de la Frontera Sur

Chetumal, de Julio de 2020

Las personas abajo firmantes, integrantes del jurado calificador de:

Marcos Alberto Escobar Castellanos

Hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesina titulada

Régimen de fuego de las selvas tropicales húmedas del sur de México e
implicaciones para su restauración

Para obtener el grado de Maestro en Ecología Internacional

	Nombre	Firma
Tutor:	Dr. Pedro Antonio Macario Mendoza	_____
Evaluador:	Dr. Jorge Omar López Martínez	_____

Agradecimientos

Agradezco al Colegio de la Frontera Sur y a la Universidad de Sherbrooke por la oferta académica y profesional que representa el programa de Ecología Internacional, y por haberme dado la oportunidad de cursar tal programa. De igual forma agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico otorgado para la realización de los estudios en México y en el extranjero.

Agradezco al Dr. Rogelio Cedeño Vázquez, la Dr. Birgit Schmook, la Dra. Sophie Calmé, la M. en C. Caroline Cloutier y a Nancy Vela Peláez por todo el trabajo y apoyo administrativo durante la maestría. Un agradecimiento al Lic. José Santos Gómez Morales por el servicio bibliotecario.

Agradezco a Nature Cantons-de-l'Est y al Dr. Patrice Bourgault por el apoyo y orientación durante la realización de la estancia profesional en Quebec. Agradezco también al Dr. Pedro Antonio Macario Mendoza por el apoyo, orientación y correcciones para el presente documento. Al igual, gracias al Dr. Jorge Omar López Martínez por haber realizado la evaluación de la misma. Gracias a Annie por la revisión del resumen en francés.

Agradezco a mis compañeros Janet, Jazmin, Carolina, Juan Pablo, Raúl y Arturo por las enseñanzas y experiencias compartidas. A Ivett, Adriana, Abdellah, Anderssen, Maitté, Majd y Dongwong por brindarme su amistad.

Por último, agradezco a mis padres, quienes siempre me han apoyado e impulsado para seguir mejorando y creciendo hasta el día de hoy. Agradezco a Dios por estos dos últimos años, por la vida, los amigos, la familia las tristezas y las alegrías.

Resumen y palabras clave

Las selvas tropicales húmedas son poco inflamables debido a su composición, estructura y condiciones de alta humedad ambiental. Los incendios naturales ocurren en situaciones de estrés hídrico. El presente trabajo tiene como objetivos describir el régimen de fuego de las selvas tropicales húmedas del sur de México; describir las principales adaptaciones de las especies arbóreas al fuego; describir los principales efectos del fuego sobre los atributos de las selvas; analizar las causas y factores sociales y naturales que intervienen en el inicio y propagación del fuego en las selvas; así como abordar algunas implicaciones para la restauración ecológica post fuego de las selvas tropicales húmedas.

El ser humano ha alterado el régimen natural del fuego de las selvas húmedas tropicales. En México, el 98% de los incendios forestales de las selvas húmedas se relacionan con las actividades humanas, sobre todo con las actividades agropecuarias. El fuego causa la degradación de la composición y estructura de las selvas, además de una serie de efectos en cascada que las convierten en comunidades más propensas al fuego. Sin embargo, el fuego no detiene la sucesión ecológica, por lo que la simple exclusión del fuego puede ser una estrategia efectiva de restauración. No obstante, después de un incendio forestal, el helecho *Pteridium aquilinum* puede llegar a formar densas comunidades monoespecíficas que no permiten la sucesión ecológica. Su control es entonces necesario y se realiza mediante el chapeo o la competencia con sombra. Las especies arbóreas que poseen características para sobrevivir al fuego (semillas resistentes, cortezas gruesas, capacidad de rebrote) son especies pioneras y típicas de sitios perturbados. Las especies tardías no poseen estas adaptaciones y pueden llegar a ser excluidas por incendios frecuentes e intensos, por lo que son necesarias plantaciones de enriquecimiento para mantener sus poblaciones

Palabras clave: incendio forestal, bosque tropical perennifolio, degradación, sucesión ecológica, disturbio.

Sommaire

Grâce à leur composition, à leur structure et à leurs conditions de haute humidité environnementale, les forêts tropicales humides sont peu inflammables. Les feux se déclarent donc lors de situations de stress hydrique. Les objectifs de ce travail sont de décrire le régime du feu dans les forêts tropicales humides du sud du Mexique et les principales stratégies d'adaptation aux feux des espèces arborées, ainsi que les principaux effets des feux sur les forêts humides. De plus, ce travail comprend une analyse des causes et des facteurs sociaux et environnementaux qui interviennent dans l'origine et la propagation du feu dans les forêts humides. Il aborde aussi quelques-unes implications pour la restauration écologique à la suite des feux dans les forêts humides.

L'être humain a altéré le régime naturel du feu des forêts tropicales humides. Au Mexique, 98% des incendies forestiers dans les forêts humides sont liés aux activités humaines, notamment l'agriculture et l'élevage. Les feux provoquent la dégradation de la composition et de la structure des forêts humides, en plus de produire une série d'effets en chaîne qui les transforment en communautés plus enclines aux feux. Cependant, le feu n'empêche pas la succession écologique, donc son exclusion peut donc constituer une stratégie effective de restauration. Néanmoins, la fougère *Pteridium aquilinum* peut former des communautés monospécifiques denses qui arrêtent la régénération forestière, ce qui rend nécessaire son contrôle par la coupe ou la concurrence avec l'ombre. Les espèces qui possèdent les caractéristiques nécessaires pour survivre aux feux (semis résistants, écorce épaisse et capacité de produire des rejets) sont typiques des sites perturbés et des phases intermédiaires de la succession. Les espèces tardives ne possèdent pas ces propriétés et peuvent être éliminées de façon définitive à la suite de feux récurrents et intenses; dans ce cas, des plantations d'enrichissement sont nécessaires pour éviter leur extinction locale.

Mots clé: incendie forestière, forêt tropicale sempervirente, dégradation, succession écologique, perturbation.

Índice

Agradecimientos.....	ii
Resumen y palabras clave	iii
Sommaire.....	iv
Índice	v
Lista de cuadros.....	viii
Lista de figuras.....	ix
Glosario.....	x
Lista de abreviaciones y acrónimos.....	xiv
Introducción.....	1
Capítulo I. Fuego y régimen de fuego.....	4
Incendios forestales y quemas agropecuarias	5
Clasificación de los incendios forestales	5
Incendios superficiales:	6
Incendios subterráneos	6
Incendios de copa o corona	7
Régimen del fuego.....	7
Capítulo II. Régimen de fuego de las selvas tropicales húmedas de México	8
Temporada de incendios	10
Fuentes de ignición.....	11
Frecuencia y tendencias del fuego en las selvas húmedas.....	12
Regionalización	14
Incendios por tipo de vegetación	15
Tipos de incendios.....	18
Capítulo III. Grupos funcionales y adaptaciones de las plantas al fuego	19
Rebrotadoras (R+)	19
No rebrotadoras (R-)	22
Propágulos resistentes al fuego (P+) o reclutadoras	23
Propágulos no resistentes al fuego (P-).....	25
Capítulo IV. Efectos del fuego sobre las selvas tropicales húmedas	28
Mortalidad.....	29
Fragmentación.....	30

Apertura del dosel.....	31
Disminución de la riqueza arbórea.....	31
Invasión de especies pirófilas: hierbas, lianas, bejucos y helechos.....	31
Helechos (<i>Pteridium spp.</i>)	32
Reclutamiento, bancos de semillas, plántulas y juveniles	33
Condiciones de germinación post fuego	34
Sucesión ecológica post fuego	34
Modelo ecológico del fuego para las selvas húmedas de El Ocote	37
Bucle de retroalimentación positiva.....	38
Capítulo V. Causas del fuego	40
Causas y factores antropogénicos	40
Caminos y asentamientos	41
Cambio de uso de suelo a través del fuego.....	42
Roza-tumba y quema	42
Ganadería	43
Tala.....	44
Configuración del paisaje	44
Contexto social.....	44
Factores naturales	45
Huracanes.....	46
El Niño (ENOS)	47
Cambio climático.....	49
Bucles de retroalimentación positiva.....	49
Capítulo VI. Restauración ecológica	51
Restauración ecológica.....	51
Restauración (actividad restaurativa)	52
Restauración pasiva y activa.....	53
Implicaciones para la restauración post fuego de las selvas húmedas del sur de México	55
1. Evaluación del sitio.....	55
Características del disturbio	56
Condiciones post disturbio	57
Paisaje	59
2. ¿Las especies pioneras reclutarán sin intervención?.....	60
A. Si, las especies pioneras reclutarán sin intervención.	60
B. No, ¿Las especies pioneras reclutarán si los tensionantes son removidos?	61

3. ¿Las especies tardías reclutarán sin intervención?	62
Conclusiones.....	64
Referencias	69
Anexos.....	89

Lista de cuadros

Cuadro 2.1. Características ecológicas y ambientales de los bosques tropicales húmedos <i>sensu</i> Rzedowski	8
Cuadro 2.2. Porcentaje de vegetación quemada según área (ha) y biomasa (Tm) en la Península de Yucatán para el año 2017	17
Cuadro 3.1. Grupos funcionales de acuerdo a la respuesta al fuego.....	19
Cuadro 3.2. Caracteres funcionales de especies reclutadoras.	25
Cuadro 3.3. Respuestas al fuego de algunas especies arbóreas de las selvas húmedas del sur de México	26
Cuadro 5.1. Causas de los incendios forestales para la temporada 2019	40
Cuadro 5.2. Situación de pobreza multidimensional de los estados de Chiapas, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo	45
Cuadro 6.1. Enfoques y actividades de restauración ecológica.	52
Cuadro 6.2. Propiedades emergentes y atributos de los ecosistemas relevantes para la restauración ecológica	54

Lista de figuras

Figura 1.1. Triángulo del fuego. Tomado de CONAFOR	4
Figura 2.1. Distribución potencial de los bosques tropicales húmedos en México <i>sensu</i> Rzedowski (1978).	9
Figura 2.2. Puntos de calor (CONABIO) según mes y estado para la Península de Yucatán.....	11
Figura 2.3. Número de incendios forestales (gris) y superficie quemada (rojo) en el período 1970-2018.	13
Figura 2.4. Puntos de calor por estado y año para la Península de Yucatán. Tomado de	13
Figura 2.5. Mapa de ocurrencia normalizada de fuego por nivel de biomasa en México (FOBN) para el período 2005-2015.....	15
Figura 2.6. Promedio de superficie (ha) por estrato afectada por incendios forestales	16
Figura 2.7. Superficie por estrato afectada (ha) por incendios forestales en los estados del sureste de México durante el 2019	16
Figura 4.1 Modelo ecológico del fuego para la Reserva de la Biósfera Selva el Ocote.....	38
Tomado de TNC y Camafu (2012).....	38
Figura 4.2. Efectos del fuego sobre las selvas tropicales húmedas y bucle de retroalimentación positiva del fuego.	39
Figura 5.2. Sinergias y ciclo de retroalimentación positiva de las causas del fuego.....	50
Figura 6.1. Proceso para la selección de la estrategia de restauración para bosques tropicales	56

Glosario

Ambiente de fuego	Características del tiempo atmosférico, topografía, cantidad, condición y distribución de la carga de combustibles que influyen en el comportamiento del fuego.
Banco de semillas	Semillas viables enterradas en el suelo forestal.
Barbecho	Período de descanso de un terreno agrícola.
Bejuco	Planta trepadora de tallo leñoso.
Bucle de retroalimentación positiva	Proceso circular de causa y efecto en el que se amplifican los efectos de un disturbio.
Cambium	Tejido de crecimiento de los árboles que produce otros tejidos secundarios para el transporte de agua y nutrientes.
Carga de combustibles	Peso seco del combustible existente en cierta superficie expresado en Mg/ha^{-1} .
Combustible	Materia orgánica que puede quemarse y cuyo arreglo espacial permite o no la expansión del fuego.
Composición	Conjunto de especies y grupos taxonómicos que conforman una comunidad.
Comportamiento del fuego	Variables básicas de un incendio como la velocidad de propagación, el calor por unidad de superficie, la intensidad y la longitud de llama.
Disturbio	Evento repentino que modifica los atributos bióticos y abióticos de un ecosistema.
Dispersión	Movimiento, propagación o transporte de semillas lejos de la planta madre.
Dispersor	Agente abiótico (aire, agua) o biótico (animales) que dispersan las semillas de las plantas.
Degradación	Condición y nivel de modificación de los atributos de un ecosistema después de un disturbio.
Dosel	Porción por encima del suelo de una comunidad vegetal conformada por las copas de las plantas individuales.

Efecto de borde	Cambios en las condiciones biológicas y físicas que ocurren en la zona de transición entre comunidades vegetales contiguas.
Especie exótica invasora	Especie originaria de otra región, país o continente, cuyo establecimiento y presencia en la nueva área de distribución ocasiona problemas económicos, sociales y ecológicos.
Estructura	Distribución espacial o poblacional de los individuos de un ecosistema.
Fragmentación	Proceso de reducción y división de un área extensa y continua de hábitat en dos o más fragmentos.
Frecuencia del fuego	Intervalo de tiempo entre la ocurrencia de uno y otro incendio.
Funciones o procesos ecológicos	Interacciones entre componentes bióticos y abióticos de un ecosistema. Incluyen el ciclo del agua, los ciclos biogeoquímicos, la cadena trófica, las interacciones biológicas, la sucesión ecológica y la productividad.
Grupo funcional	Conjunto de especies no emparentadas que desempeñan papeles ecológicos equivalentes y que poseen atributos morfológicos, fisiológicos, conductuales o de historia de vida semejantes.
Ignición	Inicio de una combustión.
Incendio forestal	Propagación libre, descontrolada y no programada del fuego en la vegetación natural, cuya quema no prevista obliga intentar su extinción.
Inflamable	Que se inflama o arde con facilidad
Intensidad del fuego	Cantidad de energía liberada durante un incendio forestal
Latencia	Período del ciclo biológico de la semilla en el cual el crecimiento, desarrollo y actividad física se suspenden temporalmente.
Liana	Planta trepadora, voluble y con tallos no leñosos.
Lluvia de semillas	Cantidad y diversidad de especies de semillas que caen por unidad de tiempo y superficie en un sitio.
Matriz	Componente (uso de suelo) más extenso y mejor conectado en el paisaje.

Pioneras	Grupo funcional de especies vegetales asociadas a las primeras etapas de la sucesión ecológica. Germinan en claros, tienen un crecimiento rápido y ciclos de vida cortos.
Pirófilo	Planta que arde de manera fácil, propaga y sobrevive al fuego.
Plántula	Etapas de crecimiento de una planta que abarca desde que germina la semilla hasta que se desarrollan las primeras hojas verdaderas.
Propágulo	Parte o estructura de un organismo que puede originar a un nuevo individuo.
Punto de calor	Anomalía térmica sobre el terreno que corresponde a incendios, quemas o puntos potenciales de fuego, detectada a través de imágenes satelitales.
Quemas agropecuarias	Fuego intencional para el desarrollo de prácticas forestales, agrícolas o ganaderas.
Rebrote	Capacidad de las plantas de generar estructuras como ramas, tallos y hojas a partir de yemas sobrevivientes después de un disturbio.
Reclutamiento	Capacidad de una especie de establecer nuevos individuos a partir de bancos de semilla.
Régimen del fuego	Características del fuego que forman un patrón natural de ocurrencia de incendios, así como los efectos del fuego en un ecosistema.
Restauración ecológica	Conjunto de actividades intencionales que buscan controlar, mitigar o revertir la degradación de un ecosistema que ha sido dañado o destruido.
Restauración (estrategia)	Estrategia de la restauración ecológica cuyo objetivo es la obtención de un ecosistema similar al que existía antes del disturbio.
Riesgo	Probabilidad de iniciación del fuego debido a la presencia y actividad de un agente causante.
Selva húmeda tropical	Vegetación dominada por árboles que forman un dosel cerrado y se distribuyen en las tierras bajas, cálidas y húmedas de los estados de Chiapas, Tabasco, Veracruz, Campeche y Quintana Roo; e incluyen las comunidades perennifolias (selvas altas) y subperennifolias (selvas medianas) y se excluyen las selvas tropicales secas o caducifolias.

Servicios ecosistémicos	Beneficios directos e indirectos, y productos que los ecosistemas aportan al ser humano.
Severidad del fuego	Medida cualitativa de los efectos directos e indirectos sobre los seres vivos y el ecosistema después de un incendio forestal.
Shock térmico	Incremento abrupto de la temperatura ocasionado por un incendio.
Sucesión ecológica	Secuencia de etapas con distinta estructura, composición y procesos ecológicos de un ecosistema a través del tiempo, después de un disturbio.
Tardías	Grupo funcional de especies asociadas a las etapas medias y finales de la sucesión ecológica. Germinan a la sombra de otras plantas, tienen un crecimiento lento y ciclos de vida largos.
Temporada de incendios forestales	Período del año en el que se presentan la mayoría de los incendios forestales de una región.
Tensionante	Factores que impiden o desvían la sucesión ecológica al limitar el establecimiento, sobrevivencia y crecimiento de plántulas.
Trayectoria de sucesión	Ruta de desarrollo de un ecosistema a través del tiempo después de un disturbio.
Vegetación secundaria	Vegetación que se desarrolla como resultado del proceso de sucesión ecológica después de un disturbio humano o natural.
Viabilidad	Capacidad de germinación de una semilla.
Vigor	Capacidad de crecimiento de una planta.
Yema	Órgano de las plantas con la capacidad de desarrollarse en otras estructuras como ramas, hojas o flores.

Lista de abreviaciones y acrónimos

ANP	Área Natural Protegida
CAMAFU	Comunidad de Aprendizaje de Manejo del Fuego
CENAPRED	Centro Nacional de Prevención de Desastres
CONABIO	Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad
CONAFOR	Comisión Nacional Forestal
CONANP	Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas
CONEVAL	Consejo Nacional de Evaluación de la Política de Desarrollo
DR	Fracción de biomasa muerta (<i>Dead ratio</i>)
ENOS	El Niño-Oscilación del Sur
FDI	Índice de densidad de incendios (<i>Fire density index</i>)
FOBN	Ocurrencia normalizada de fuego por nivel de biomasa (<i>Normalized fire occurrence by biomass</i>)
RTQ	Roza-tumba y quema
REBISE	Reserva de la Biósfera Selva el Ocote
SEMARNAT	Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales
STH	Selvas tropicales húmedas
TNC	The Nature Conservancy

Introducción

El fuego es un fenómeno natural, mundial, de baja frecuencia pero de alto impacto que desencadena la sucesión vegetal. El fuego actúa como una fuerza evolutiva que modifica y altera la composición, estructura y distribución de los ecosistemas (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Shlisky et al. 2007). Los ecosistemas están adaptados a una dinámica natural del fuego denominada régimen de fuego, y se describe en términos de la frecuencia, severidad, estacionalidad, duración, extensión, magnitud, e intensidad del fuego, así como en términos de su distribución espacial, fuente de ignición, tipo de combustión y principales efectos sobre dichos ecosistemas (Cochrane 2009; CONAFOR 2010).

Las selvas tropicales húmedas (STH) incluyen a las comunidades vegetales perennifolias o subperennifolias dominadas por árboles de entre 15-25 m de alto que forman un dosel cerrado, las cuales se desarrollan en las tierras bajas de climas cálidos y húmedos (períodos de sequía ausentes o muy cortos) en parte de los estados de Chiapas, Oaxaca, Veracruz, Tabasco, Campeche y Quintana Roo. En las STH el fuego es un evento natural poco frecuente que no forma parte esencial de su dinámica natural. La baja recurrencia natural del fuego en las STH se debe a que su composición, estructura y condiciones normales de humedad ambiental inhiben la ignición y propagación del fuego. Sin embargo, las STH sí experimentan incendios, sobre todo en situaciones de estrés hídrico provocado por períodos de sequía severa o después de que algún huracán haya incrementado su carga de combustibles (Cochrane 2003; Rodríguez 2008, Nájera 2013; CONAFOR 2018).

Las especies vegetales han desarrollado diversas estrategias para soportar el shock térmico del fuego y recuperar la biomasa perdida durante los incendios (Rodríguez-Trejo y Fulé 2003; Simões y Marques 2007; Nájera 2013). En las especies arbóreas de las STH del sur de México las principales adaptaciones al fuego son la presencia de cortezas gruesas aislantes y la capacidad de rebrote de hojas y ramas a partir de los meristemas sobrevivientes en la raíz o el tronco. Sin embargo, la presencia, frecuencia y abundancia de estas características varía de una comunidad vegetal a otra, de acuerdo a gradientes de humedad, al régimen local de disturbios naturales y antropogénicos, así

como a través de la sucesión ecológica (Tacher y Rivera 2000; Pausas et al. 2004; Maldonado et al. 2009; Román-Dañobeytia et al. 2014; Baptiste et al. 2019).

Además de la pérdida directa de individuos y cobertura forestal, el fuego produce en las STH una serie de efectos en cascada que incluyen la fragmentación, el incremento del efecto de borde, la apertura del dosel, el incremento de la temperatura, la disminución de la humedad ambiental, del suelo y de la carga de combustibles, así como la proliferación de especies pirófilas nativas y exóticas. Estos efectos actúan de manera sinérgica, degradando la estructura y composición de las STH, reduciendo su baja inflamabilidad natural, y crean bucles de retroalimentación positiva que transforman estos ecosistemas hacia comunidades más propensas al fuego (Cochrane y Schulze 1999; Neary et al. 2005; Myers 2006; Armenteras et al. 2020).

En México, el número de incendios al igual que la superficie forestal quemada han aumentado en las últimas cinco décadas, siendo la actividad humana el principal origen de los incendios forestales (Martínez y Rodríguez 2008; Vega-Nieva et al. 2017; CONAFOR 2020). La alteración del régimen de fuego de las STH se centra en el aumento de la frecuencia de incendios y en la reducción del período de retorno del fuego de 100 años o más, a unos pocos años, incrementando los efectos negativos del fuego sobre dichos ecosistemas (Cochrane 2003; Shlisky et al. 2007; Rodríguez 2014).

La reparación, mitigación, control o reversión de la degradación de los ecosistemas es el punto central de la disciplina de la ecología de la restauración, a través del proceso intencional y dirigido denominado restauración ecológica (Vargas 2007; Andel y Aronson 2012; Gann et al. 2019). La comprensión de las características de los procesos de degradación, como la intensidad, extensión, duración, frecuencia, y severidad del fuego en el caso de los incendios forestales en las STH; así como la comprensión de la alteración de los atributos y procesos naturales que el fuego modifica en las STH, son factores clave para desarrollar planes de restauración ecológica post fuego (Bradshaw 1983; Martínez-Ramos y García-Orth 2007; Fernández et al. 2010; Holla y Aide 2010; Román et al. 2013).

Por lo tanto, el presente trabajo tiene como objetivos establecer el panorama nacional del régimen de fuego de las STH del sur de México; describir las principales

adaptaciones, respuestas y mecanismos por los cuales algunas especies arbóreas de las STH sobreviven al fuego; describir los principales efectos del fuego sobre los atributos de las STH; analizar las causas sociales y naturales que favorecen la ocurrencia de incendios forestales; así como abordar algunas implicaciones para la restauración ecológica post fuego de las STH.

En el primer capítulo del presente trabajo se abordarán los conceptos relacionados con el fuego, el régimen de fuego, y los tipos de incendios forestales. En el segundo capítulo se hablará sobre el régimen de fuego en las STH del sur de México en términos de temporalidad, fuente de ignición, frecuencia, superficie, tipo de vegetación quemada y tipo de incendio. En el capítulo tercero se explicarán las respuestas y estrategias al fuego por parte de las especies arbóreas de las STH en grupos funcionales, así como su presencia, frecuencia y distribución a través de gradientes de humedad, disturbios naturales y antropogénicos y de sucesión ecológica. Por su parte en el capítulo cuatro se mencionarán los principales efectos y consecuencias del fuego sobre la cobertura, estructura y composición vegetal de las STH, al igual que de los bucles de retroalimentación positiva que resultan de tales efectos. En el capítulo cinco se abordarán los factores climáticos naturales indirectos que predisponen a las STH al fuego, así como las causas sociales directas y los factores socioeconómicos que favorecen el uso indiscriminado del fuego. Por último, en el capítulo seis se definirán conceptos básicos acerca de la restauración ecológica y se mencionarán algunas implicaciones para la restauración post fuego de las STH.

Capítulo I. Fuego y régimen de fuego

La combustión es el proceso rápido de oxidación que ocurre a altas temperaturas. El fuego es un tipo de combustión denominada llameante (*flaming*), en la cual se volatizan combustibles y se crea una masa de gas incandescente. Como resultado de este proceso se liberan moléculas de CO₂ y agua, así como luz y calor, proveniente de la energía almacenada en los combustibles. En general, se le llama fuego al calor y a la luz que son generados por la combustión llameante. Al contrario, si la combustión ocurre sólo en la superficie de los combustibles y sin flamas, el proceso se denomina combustión lenta (*smoldering*) (Cochrane 2009).

El fuego comienza con la combustión, la cual requiere la presencia de calor, combustibles y oxígeno en proporciones adecuadas. A esta combinación se le llama el triángulo del fuego (Figura 1.1.). Si la transferencia de calor es suficiente para oxidar de manera continua combustibles cercanos, ocurre la combustión. En el caso de un incendio forestal, los combustibles son carbohidratos (celulosa y hemicelulosa) derivados de la biomasa vegetativa (follaje, madera, humus) y la fuente de calor puede ser la radiación solar, un rayo o una ignición intencional (López 2009; Cochrane 2009, CONAFOR 2010). La combustión de combustibles forestales puede ser expresada en la siguiente fórmula:

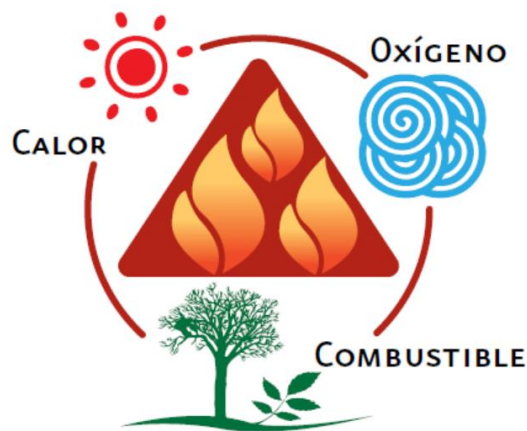
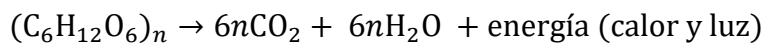


Figura 1.1. Triángulo del fuego. Tomado de CONAFOR (2010).

Incendios forestales y quemas agropecuarias

De acuerdo con Cochrane (2009), un incendio forestal o fuego no estructural hace referencia a los fuegos naturales, accidentales o intencionales en regiones con poco o ningún desarrollo urbano, y que no ocurren sobre construcciones habitacionales, comerciales o industriales. Pueden ser quemas prescritas o fuegos descontrolados. Sin embargo, para la CONAFOR (2010) y desde el punto de vista del manejo forestal, un incendio forestal se concibe como la propagación libre, descontrolada y no programada del fuego que afecta los combustibles vegetales naturales de bosques, selvas, pastizales y matorrales, cuya quema no prevista obliga intentar su extinción.

Por su parte, las quemas agropecuarias se refieren al fuego derivado de prácticas forestales, agrícolas o ganaderas que se realizan de manera controlada como parte del proceso de preparación de los terrenos, acahuales y potreros en que tendrán lugar la siembra y el pastoreo. El fuego se utiliza para la eliminación de malezas, rastrojos y desmontes; el combate de plagas; y la inducción de la regeneración o la formación de renuevos de pastizales en potreros (Jiménez y Virgen 2007; CONAFOR 2010).

En este trabajo se utilizará el término fuego como sinónimo de incendio forestal, haciendo referencia a la quema de combustibles de las selvas tropicales húmedas del sur de México.

Clasificación de los incendios forestales

El comportamiento de todo incendio forestal está gobernado por tres factores principales que varían a través del espacio y el tiempo: los combustibles forestales, la topografía y el tiempo atmosférico (CENAPRED y CONAFOR 2008). Los combustibles son la materia orgánica que puede quemarse y cuyo arreglo espacial permite o no la expansión del fuego ya sea en la superficie del suelo, por debajo de ella o sobre ella. La topografía es el relieve de la superficie terrestre en un sitio determinado. Por su parte el tiempo atmosférico es el estado momentáneo de la atmósfera en un lugar determinado, caracterizado por la temperatura, humedad relativa, velocidad y dirección de los vientos (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Cochrane 2009; CONAFOR 2018). De acuerdo al comportamiento del fuego se reconocen tres tipos de incendios forestales:

Incendios superficiales:

En los incendios superficiales el fuego se propaga en forma horizontal sobre la superficie del suelo, consumiendo combustibles vivos como hierbas, arbustos y árboles pequeños; así como los combustibles muertos sueltos sobre el suelo, como ramas, troncos y hojarasca. La intensidad y la velocidad de expansión son afectadas en gran manera por el viento y la humedad de los combustibles. Estos fuegos pueden tener combustión llameante o lenta (sin flamas) y son en general de menor intensidad calorífica que los incendios de copa (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; CENAPRED y CONAFOR 2008; Cochrane 2009; CONAFOR 2010).

Los fuegos de superficie ejercen un efecto selectivo, ya que pueden ser más dañinos para ciertos organismos que para otros, favoreciendo así la supervivencia de organismos con tolerancia al fuego. En este tipo de incendios la corteza de la base de los árboles es quemada, y el daño o muerte de los mismos dependerá del grosor de su corteza. El follaje y las yemas terminales del dosel pueden ser deshidratados o chamuscados por la convección del calor. Este tipo de incendio afecta la regeneración natural ya que las plántulas y juveniles son consumidos, mientras que las hierbas, arbustos e individuos arbóreos adultos suelen rebrotar a partir de órganos subterráneos (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; CENAPRED y CONAFOR 2008; Cochrane 2009).

Incendios subterráneos

Los incendios subterráneos ocurren cuando el fuego se propaga bajo el suelo, quemando la materia orgánica como raíces, rizomas, tubérculos, humus, así como las comunidades de organismos que forman la cadena simbiótica del piso forestal. Se inician por fuegos superficiales y pueden originar fuegos superficiales adicionales o futuros a medida que se expanden. No desarrollan llamas (combustión lenta), arden lentamente, emiten poco humo y no son afectados por el viento o las condiciones atmosféricas, por lo que pueden ser muy difíciles de extinguir y pueden durar semanas, meses (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Cochrane 2009; CONAFOR 2010). Cuando grandes depósitos de turba o carbón se queman, los incendios subterráneos pueden durar cientos o miles de años, como ocurre en la India, China y en el Monte Wingen en Nueva Gales del Sur, Australia, donde una veta de carbón lleva ardiendo al menos 5,500 años (Ellyett y Fleming 1974;

Gangopadhyay et al. 2005). Los incendios subterráneos son frecuentes en los trópicos y en las zonas de México donde se acumula materia orgánica en los intersticios de la roca. Se consideran muy severos y dañinos porque consumen las raíces de muchos árboles, incluso aquellos de gran porte, impidiendo el rebrote a partir de órganos subterráneos incluso si los troncos y las copas permanecen intactos (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Cochrane y Schulze 1999; Bauer et al. 2010; CONAFOR 2010).

Incendios de copa o corona

En este tipo de incendios, las llamas alcanzan el dosel del bosque y se desplazan a través de él, pasando de la corona de cada árbol a la siguiente, dejando la mayoría de los troncos y el suelo del bosque relativamente intactos. Se originan en tormentas eléctricas o en incendios superficiales en sitios con continuidad vertical de los combustibles. Estos fuegos se expanden muy rápido pero son de corta duración, descendiendo al sotobosque cuando las condiciones no permiten que el fuego continúe desplazándose a través del dosel (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; CENAPRED y CONAFOR 2008; Cochrane 2009; CONAFOR 2010). Incendios de corona intensos pueden consumir todo el follaje y los meristemas de la copa de un árbol por lo que reducen la superficie foliar. Esto reduce a su vez la tasa fotosintética, limitando el crecimiento o causando la muerte inmediata del árbol si éste no es capaz de rebrotar a partir de órganos resistentes al fuego (Bär et al. 2019).

Régimen del fuego

La combinación del clima, la topografía y la vegetación de un lugar crean un patrón específico del fuego por un largo período de tiempo. Esta dinámica natural del fuego en un ecosistema o sitio en particular se denomina régimen del fuego e incluye también los principales efectos del fuego sobre dicho ecosistema o lugar. El régimen del fuego se define de acuerdo con la frecuencia, severidad, estacionalidad, duración, extensión, magnitud, e intensidad del fuego, así como su distribución espacial, fuente de ignición y el tipo de combustión (Cochrane 2009; CONAFOR 2010; Fernández et al. 2010).

Capítulo II. Régimen de fuego de las selvas tropicales húmedas de México

Se denominará selvas tropicales húmedas (STH) o bosques tropicales húmedos a los tipos de vegetación terrestre dominados por árboles, de las zonas bajas, cálidas y húmedas (Cuadro 2.1.) del sur de México que se distribuyen en parte de los estados de Quintana Roo, Campeche, Tabasco, Chiapas, Veracruz y Oaxaca (Figura 2.1.). Las STH incluyen una serie de comunidades vegetales dominada por árboles de entre 15-25 m de altura que forman un dosel cerrado, en las que abundan las plantas trepadoras y epífitas como orquídeas y bromelias, mientras que en el sotobosque se pueden observar palmas (ej. *Chamaedorea spp.*). Se incluyen las variantes más húmedas y perennifolias con una corta estación seca así como las variantes un poco más secas en donde algunas especies pierden sus hojas durante la temporada de sequía. Comprenden los tipos de vegetación bosque tropical perennifolio de Rzedowski (1978); selva alta perennifolia y selva mediana subperennifolia de Miranda y Hernández-X. (1963); y *tropical rain forest* de Beard (1955).

Cuadro 2.1. Características ecológicas y ambientales de los bosques tropicales húmedos <i>sensu</i> Rzedowski (1978).	
Distribución altitudinal	< 1,000 msnm
Clima (Köppen)	Am, Af, Aw
Precipitación media anual	1,500-4,000 mm
Temperatura media anual	20°C-26°C
Meses con déficit hídrico	3-5

Se excluyen otros tipos de vegetación tropical húmeda arbórea como los manglares y la vegetación riparia; vegetación tropical seca como el bosque tropical caducifolio de Rzedowski (1978), la selva baja caducifolia de Miranda y Hernández-X. (1963), palmares y sabanas; vegetación tropical húmeda de zonas templadas montañosas como el bosque mesófilo de montaña de Rzedowski (1978) y el bosque caducifolio de Miranda y Hernández-X. (1963); y vegetación tropical húmeda no arbórea como tulares, popales y vegetación de dunas costeras.

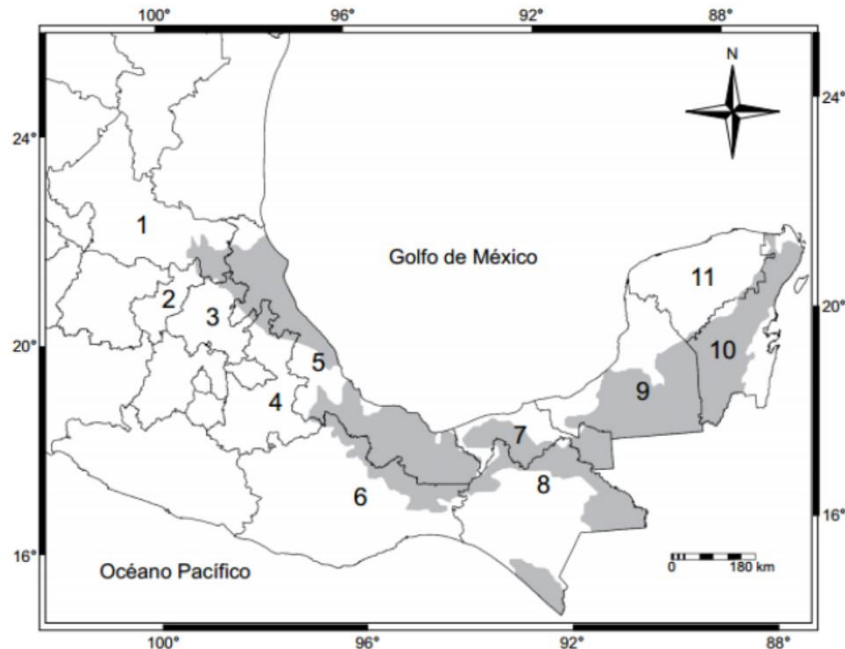


Figura 2.1. Distribución potencial de los bosques tropicales húmedos en México *sensu* Rzedowski (1978). Los números señalan los siguientes Estados: 1) San Luis Potosí, 2) Querétaro, 3) Hidalgo, 4) Puebla, 5) Veracruz, 6) Oaxaca, 7) Tabasco, 8) Chiapas, 9) Campeche, 10) Quintana Roo y 11) Yucatán. Tomado de Ibarra-Manríquez y Cornejo-Tenorio (2010).

Las STH se desarrollan en regiones de clima cálido y con lluvias moderadas o abundantes, lo que genera una alta humedad ambiental. Además, el agua transpirada debajo del dosel es retenida bajo el dosel cerrado que forman las copas de los árboles. Estas características climáticas y de la estructura de las STH ocasionan una baja inflamabilidad, ya que permiten que los combustibles permanezcan húmedos la mayor parte del tiempo, limitando la ignición, propagación y frecuencia del fuego (Cochrane 2003; Myers 2006; Rodríguez 2008; Vega-Nieva et al. 2017).

Sin embargo, a pesar de su baja inflamabilidad general, las STH sí experimentan incendios, en general uno cada siglo. La susceptibilidad al fuego de las STH ocurre debido al estrés hídrico durante los períodos de sequía severa (Manson et al. 2009; Rodríguez 2014). Esto se debe a que durante los períodos de estrés hídrico severo, los combustibles en general húmedos, se secan y se vuelven inflamables. Aunque las especies vegetales del sotobosque son escasas por la falta de luz en condiciones conservadas, y la hojarasca se descompone con rapidez, las elevadas tasas de

crecimiento y renovación de hojas favorecen la rápida acumulación de biomasa en el piso forestal. En caso de sequías y algún factor de ignición, el fuego puede propagarse por la selva consumiendo la totalidad de la hojarasca, ramas, troncos así como la capa de fermentación del suelo (Cochrane 2002; Rodríguez 2014).

De acuerdo con estas características de baja inflamabilidad, combustibles en general húmedos, pocas fuentes de ignición y condiciones ambientales normales que no favorecen la propagación del fuego en las STH, incendios asociados a sequías, así como de la abundancia de las adaptaciones de las especies al fuego y los efectos del fuego sobre el ecosistema en general, de los cuales se hablará en los siguientes capítulos, las STH se clasifican como “ecosistemas sensibles al fuego” de acuerdo con la clasificación realizada por The Nature Conservancy (TNC 2004) y Myers (2006), y retomada por la CONANP (2011) y la CONAFOR (2010).

Temporada de incendios

El clima predominante en las partes bajas del sur de México es el clima A (tropical) de acuerdo con la clasificación Köppen (1936). Sin embargo, aunque se puede observar una diversidad del régimen de lluvias en el sur del país, desde los sitios con lluvias todo el año (f); sitios con lluvias concentradas en el verano (m); y sin lluvias en invierno (w) (Vidal 2005), en general se observa un déficit hídrico durante los primeros meses del año.

Los incendios forestales pueden ocurrir en cualquier momento del año, sin embargo, la mayoría de los incendios se presentan durante la temporada seca, es decir, de enero (a veces noviembre) a mayo, antes de que las lluvias veraniegas reverdezcan la vegetación y aumenten la humedad los combustibles (Rodríguez-Trejo y Fulé 2003; Román-Cuesta et al. 2004; CENAPRED y CONAFOR 2008; CONAFOR 2010; Sánchez-Sánchez et al. 2015; Vega-Nieva et al. 2017; Rosales 2019).

De acuerdo con la CENAPRED y CONAFOR (2008) la temporada de incendios forestales en el sur de México inicia en febrero y acaba Mayo. Rosales (2019) reporta que el 45% de la superficie (ha) anual quemada en la península de Yucatán en 2017 ocurrió en el mes de marzo, mientras que en abril se quemó el 36% de la superficie anual; por último, en el mes de mayo se quemó solo el 9% de la superficie anual (Figura 2.2.).

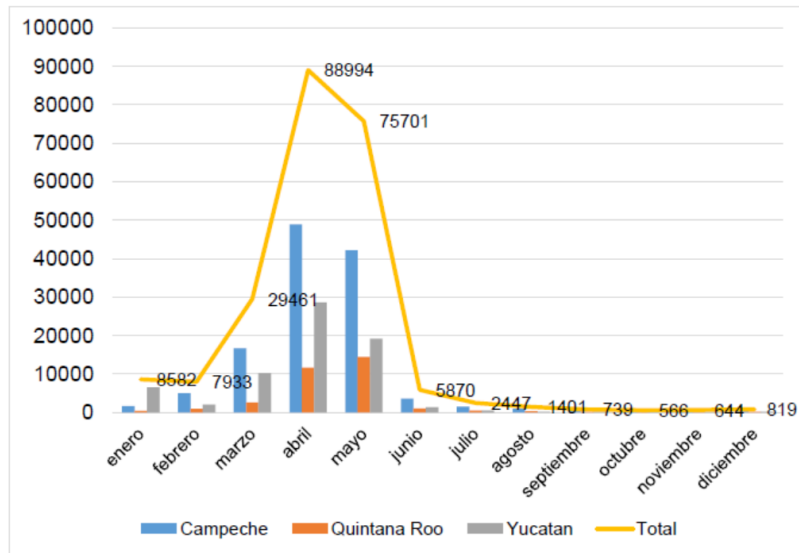


Figura 2.2. Puntos de calor (CONABIO) según mes y estado para la Península de Yucatán. Tomado de Rosales (2019).

Fuentes de ignición

La principal fuente de ignición natural en las selvas húmedas son los rayos. Las regiones tropicales tienen la densidad más alta de caída de rayos, sin embargo, la mayoría de estos eventos ocurren durante las lluvias, por lo que no inician un incendio o si lo hacen, son apagados casi de inmediato por la misma precipitación. Cuando coinciden rayos sin lluvia o rayos durante sequías, el fuego puede propagarse por las selvas húmedas, como sucede con regularidad en la Reserva de la Biósfera Selva el Ocote (REBISE), en Chiapas. Otras causas naturales como erupciones volcánicas son despreciables (Stott 2000; Cochrane 2003; Jiménez y Virgen 2007; CONAFOR, 2010; Rodríguez 2014).

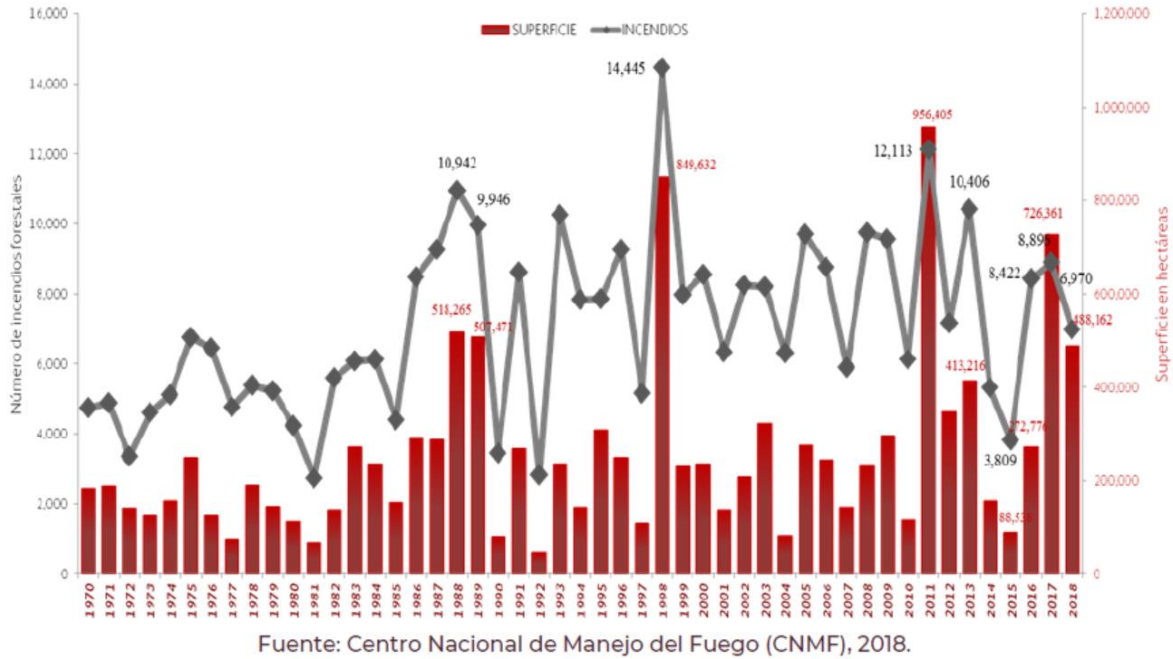
Sin embargo, el ser humano ha alterado el régimen de fuego de la mayoría de los bosques tropicales húmedos del mundo (Shlisky et al. 2007). A nivel mundial y en México la actividad humana es la principal causa de incendios en las STH (Rodríguez 2008; Cochrane 2009; Martínez y Rodríguez 2008; Vega-Nieva et al. 2017; CONAFOR 2018). Las causas antropogénicas directas, así como los factores sociales y climáticos que incrementan la intensidad y vulnerabilidad de las STH al fuego se tratarán en el capítulo V.

Frecuencia y tendencias del fuego en las STH del sur de México

El fuego de origen natural es un evento inusual en las STH sin intervención humana, con un período de retorno de siglos o milenios. En México, las selvas tropicales perennifolias y caducifolias han experimentado una baja frecuencia de incendios históricos. De acuerdo con la clasificación de regímenes de fuego para los ecosistemas de México de Rodríguez (2008) y Martínez y Rodríguez (2008) las STH corresponden al régimen de “Incendios de copa o subterráneos infrecuentes catastróficos de gran intensidad cada 100 años”. Sin embargo, la alteración del régimen de fuego de las STH de México se centra en el aumento de la frecuencia y en la reducción del período de retorno del fuego a unos pocos años (Cochrane 2003; Rodríguez 2008; Jardel et al. 2014).

En México, el número de incendios anuales es aleatorio y no existe una relación entre el número de incendios forestales anuales y factores como el número de incendios forestales del año previo (Zúñiga-Vásquez et al. 2017). Para el estado de Chiapas tampoco se han observado tendencias entre el número de incendios o el área forestal quemada en relación con la precipitación anual y la precipitación durante la estación seca (Román-Cuesta et al. 2004). Sin embargo, el número de incendios al igual que la superficie quemada a nivel nacional han aumentado en las últimas cinco décadas (1970-2018) (Figura 2.3.), siendo los años de 1998, 2011 y 2017 los más críticos en cuanto a la superficie afectada por el fuego. Durante este periodo se presentaron en promedio un total de 7,087 incendios por año con una media de 253,380 ha afectadas (CONAFOR 2018).

Esta tendencia también se observa para la ocurrencia del fuego en los estados de la península de Yucatán (Figura 2.4.), con un incremento en el número de puntos de calor, en especial de 2014 a 2017 (Rosales 2019).



Fuente: Centro Nacional de Manejo del Fuego (CNMF), 2018.

Figura 2.3. Número de incendios forestales (gris) y superficie quemada (rojo) en el período 1970-2018. Tomado de CONAFOR (2018).

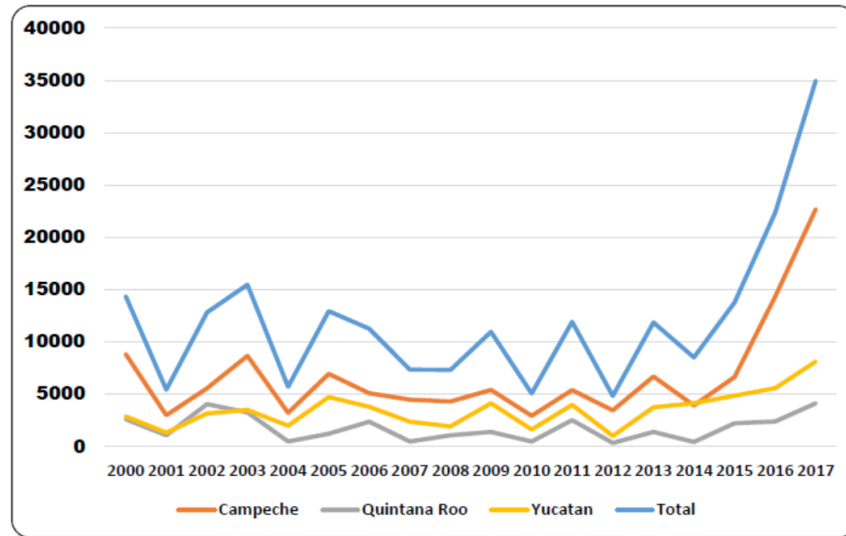


Figura 2.4. Puntos de calor por estado y año para la Península de Yucatán. Tomado de Rosales (2019).

Sin embargo, la estimación correcta del número de incendios es difícil debido a que los métodos de percepción remota, como los puntos de calor, pueden sobreestimar la ocurrencia del fuego, además de que es necesario descartar los puntos de calor que ocurren en zonas agrícolas y urbanas (Zúñiga-Vásquez et al. 2017). Por otra parte, el registro y la verificación de incendios en campo como los que realiza CONAFOR, tienden a subestimar la cantidad de incendios forestales. Zúñiga-Vásquez et al. (2017) y Rosales (2019) señalan que CONAFOR documenta solo el 10% de los incendios ocurridos en el país con base en la diferencia entre los incendios reportados por esta institución y estimaciones de puntos de calor basadas en imágenes satelitales.

Regionalización

A nivel nacional, la mayoría de los incendios se observan en la región norte (Figura 2.5.), en los estados de Coahuila, Chihuahua, Sonora, Durango y Zacatecas (Núñez et al. 2014). Zúñiga-Vásquez et al. 2017 observaron al igual que Velasco (2016) una gran incidencia del fuego en la Sierra Madre Occidental, que se encuentra de manera parcial la región norte del país, así como en la Sierra Madre Oriental, y en el Eje Neovolcánico. Tanto en el centro del país como en el norte, dominan los ecosistemas templados y áridos (bosques de pino, encino, matorrales y pastizales), la mayoría de ellos dependientes del fuego (Martínez y Rodríguez 2008; Rodríguez 2008).

Sin embargo, en el sureste del país (Figura 2.5.), en los estados de Chiapas, Oaxaca y Quintana Roo, Yucatán y Campeche los incendios forestales también tienen una gran incidencia (Román-Cuesta et al. 2004; Núñez et al. 2014; Zúñiga-Vásquez et al. 2017; Briones-Herrera et al. 2019; Rosales 2019). En tales estados se distribuye la mayoría de los bosques tropicales húmedos, ecosistemas sensibles al fuego (Martínez y Rodríguez 2008; Rodríguez 2008).

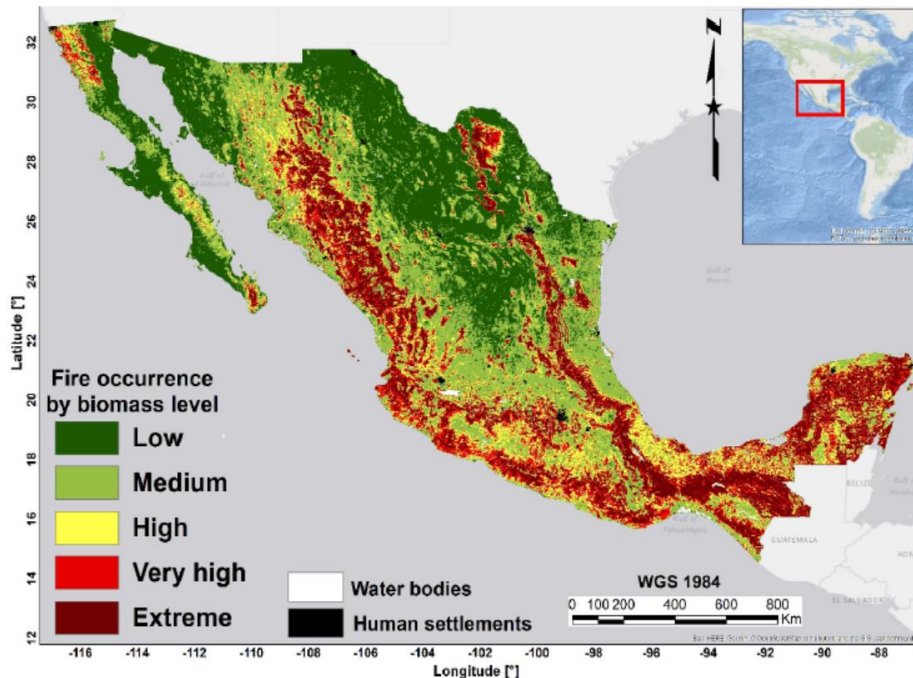


Figura 2.5. Mapa de ocurrencia normalizada de fuego por nivel de biomasa en México (FOBN) para el período 2005-2015. Bajo (*low*), mediano (*medium*), alto (*high*), muy alto (*very high*) y extremo (*extreme*) representan valores de FOBN de <1%, 1%–25%, 25%–50%, 50%–75% y >75% respectivamente. Tomado de Briones-Herrera et al. (2019).

Incendios por tipo de vegetación

De acuerdo con Zúñiga-Vásquez et al. (2017) solo el 21% de la superficie forestal nacional es afectada por incendios. En la figura 2.6. se puede observar que la mayoría de la superficie afectada por incendios en los estados del sur de México corresponde al estrato herbáceo y arbustivo (CONAFOR 2020). Para el período 1998-2018, en promedio, un poco más de la mitad de la superficie afectada por incendios corresponde al estrato herbáceo (55.64%), seguida del estrato arbustivo (34.56%) y en menor medida el estrato arbóreo (9.80%) (CONAFOR 2018).

En 2019, la superficie afectada correspondiente al estrato arbóreo equivale al 5% de la superficie afectada por incendios a nivel nacional (CONAFOR 2020). Para el mismo año, de los seis estados del sureste de México (Figura 2.7.), Chiapas es el que presenta la mayor superficie afectada por el fuego y en todos a excepción de Veracruz, la mayoría de la superficie afectada corresponde al estrato herbáceo.

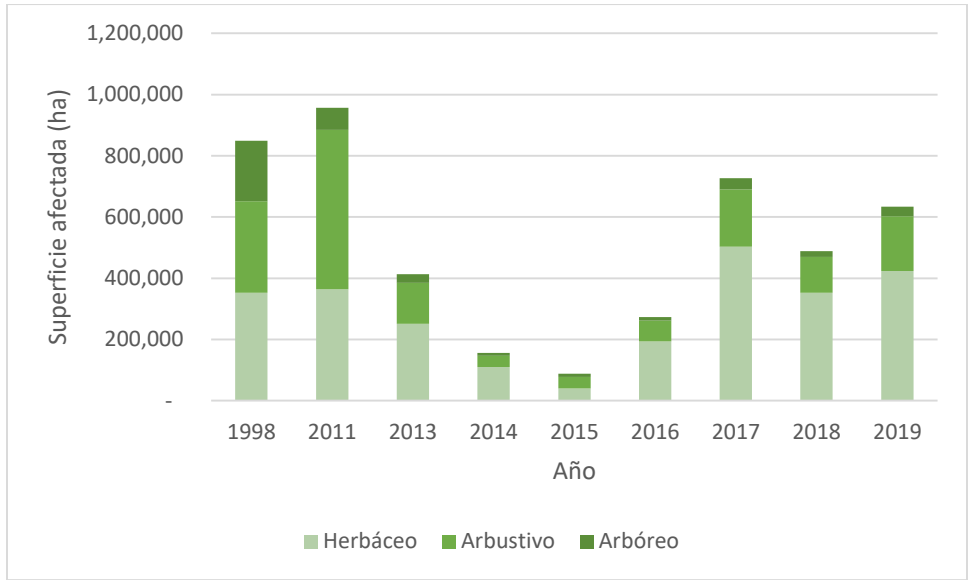


Figura 2.6. Promedio de superficie (ha) por estrato afectada por incendios forestales (CONAFOR 2020).

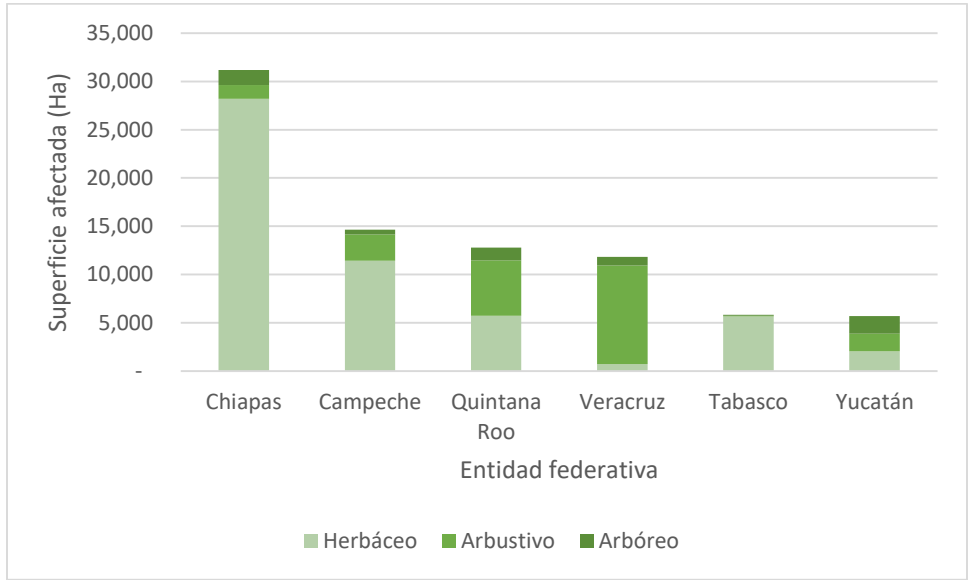


Figura 2.7. Superficie por estrato afectada (ha) por incendios forestales en los estados del sureste de México durante el 2019 (CONAFOR 2020).

Vega-Nieva et al. (2017) demostraron que para el período 2003-2014 a nivel nacional la vegetación secundaria tiene altos valores del índice densidad de incendios (FDI: *Fire density index*). La vegetación secundaria también es el tipo de vegetación con el mayor índice densidad de incendios (FDI) en la península de Yucatán y concuerda con lo reportado por Rosales (2019) para el año 2017. La vegetación secundaria es propensa a

quemarse debido a que se caracterizan por una alta densidad de árboles jóvenes con coronas bajas, así como una gran carga de combustibles superficiales (Carréon-Santos y Valdez-Hernández 2014; Román-Dañobeytia et al. 2014; Vega-Nieva et al. 2017). Además, se ha observado que los combustibles leñosos se reducen y la hojarasca y la capa de fermentación incrementan en las etapas sucesionales más avanzadas de las STH de Yucatán (Reyes y Coli 2009).

Rosales (2019) menciona que para el año 2017 en la Península de Yucatán (Cuadro 2.2.) el 39.7% de la superficie quemada (ha) y el 80.2% de la biomasa quemada corresponden a vegetación secundaria; seguida de los pastos con el 30.4% de la superficie y el 8% de la biomasa; y en tercer lugar se tienen las quemas agrícolas con el 25.8% de la superficie y el 6.2% de la biomasa quemada. Por su parte, los bosques y selvas suman el 1.8% de la superficie y el 5.5% de la biomasa (Rosales 2019).

Cuadro 2.2. Porcentaje de vegetación quemada según área (ha) y biomasa (Tm) en la Península de Yucatán para el año 2017.				
Tipo de vegetación	Área (ha)	%	Biomasa Quemada (Tm)	%
Agrícola	33,380	25.8	767,739	6.2
Bosque	386	0.3	146,853	1.2
Pasto	39,378	30.4	1,000,207	8.0
Sabana	3,053	2.4	21,678	0.2
Selva	1,996	1.5	532,424	4.3
Vegetación secundaria	51,378	39.7	9,973,453	80.2

Tm: Tonelada métrica. Tomado de Rosales (2019)

En el sur de México, y en especial en la península de Yucatán, las selvas tropicales estacionales y secas experimentan una mayor densidad y frecuencia de incendios forestales que las selvas tropicales húmedas perennifolias. Esto se debe a la diferencia en la estructura forestal, condiciones microclimáticas y las fuentes humanas de ignición; así como a una menor humedad de los combustibles en los bosques estacionales secos, demostrado por altos índices DR (*dead ratio*=fracción del combustible que es biomasa muerta) en los combustibles de estos ecosistemas (Vega-Nieva et al. 2017; Briones-Herrera et al. 2019). Además, en las regiones más secas o en ecotonos con sabana, los

árboles tiran parte de sus hojas para conservar la humedad durante períodos muy secos, favoreciendo la entrada de más radiación solar y viento, los cuales deshidratan los combustibles (Cochrane y Schulze 1999; Cochrane 2003; Rodríguez 2008; Juárez-Orozco et al. 2017).

Sin embargo, en Chiapas, ambos tipos de vegetación mostraron altos valores de densidad de incendios (FDI) a pesar de que los combustibles son más húmedos (valores DR más bajos) en las selvas perennifolias. La alta densidad de incendios en estos ecosistemas con elevada humedad son causados por las quemas agrícolas adyacentes que se escapan hacia las selvas (Román-Cuesta et al. 2004; Román-Cuesta y Martínez 2006).

Tipos de incendios

Los incendios más comunes en las STH a nivel mundial son superficiales y subterráneos (Cochrane 2003; Rodríguez 2014). En México alrededor del 97% de los incendios forestales son superficiales (CONAFOR 2018), sin embargo esta cifra es para el total nacional y no está desglosada por tipo de vegetación.

De acuerdo con Román-Cuesta et al. (2004) para el período 1993-1999 el 83% (+-10) de los incendios en el estado de Chiapas fueron de tipo superficial y afectaron el 62% (+-22) de la superficie total quemada. Durante el mismo período también se registraron fuegos mixtos (incendios superficiales con fuegos de corona) que representaron el 15% (+-7) de los incendios en Chiapas y el 31% (+-20) de la superficie total quemada. Estos autores también mencionan que para el mismo período los incendios mixtos afectaron el 55% del total del área quemada de bosques tropicales húmedos. Los fuegos de corona no son frecuentes en Chiapas, ocurren únicamente con períodos de severa sequía como los de las selvas de la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote (REBISE) en 1998 (Román-Cuesta et al. 2004). Sin embargo, Maldonado et al. (2009) mencionan que los incendios de 1998 en la misma reserva fueron subterráneos. Durante la temporada de incendios 2007 en la REBISE, se registraron cuatro incendios de tipo subterráneo y uno superficial (Jiménez y Virgen 2007).

Capítulo III. Grupos funcionales y adaptaciones de las plantas al fuego

Un grupo funcional es un conjunto de especies no emparentadas que poseen atributos morfológicos, fisiológicos, conductuales o de historia de vida semejantes, y que desempeñan papeles ecológicos equivalentes (Chapin III et al. 2002). Una forma de clasificar a las especies en grupos funcionales es por su respuesta a cambios en el ambiente, provocados por disturbios naturales o antropogénicos (Duckworth et al. 2000).

Pausas et al. (2004) propusieron grupos funcionales para árboles y su respuesta a incendios de corona en ecosistemas de Australia, California y el Mediterráneo. Posteriormente Clarke et al. (2015) retomaron esta clasificación para su análisis de los ecosistemas australianos, incluidas las STH con régimen de incendios superficiales. Estos grupos funcionales se basan en la combinación de dos características dicotómicas, si el individuo muere o sobrevive al incendio (por medio de rebrotes) y, si la especie sobrevive al fuego por medio de propágulos (frutos y semillas) (Cuadro 3.1.).

Cuadro 3.1. Grupos funcionales de acuerdo a la respuesta al fuego.		
	Propágulos resistentes al fuego (P+)	Propágulos no resistentes al fuego (P-)
Rebrotadora (R+)	Rebrotadoras facultativas R+P+	Rebrotadoras obligadas R+P-
No rebrotadora (R-)	Reclutadora obligada R-P+	Especie no resistente al fuego R-P-

Pausas et al. 2004.

Rebrotadoras (R+)

Las especies rebrotadoras (R+) son aquellas cuyos individuos sobreviven al fuego mediante dos estrategias, la primera es la prevención del daño producido por el fuego; y la segunda es la recuperación del daño después del incendio a través de la capacidad de rebrotar a partir de rizomas o yemas en las raíces o el tronco (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Pausas et al. 2004).

Entre las adaptaciones que les permiten a ciertas especies vegetales prevenir el daño ocasionado por el fuego están: un rápido crecimiento juvenil; la protección de yemas laterales y terminales; el desarrollo de yemas latentes bajo tierra; la capacidad de

autopodamiento; los hábitos de crecimiento abierto; la formación de un dosel elevado y copas separadas; el follaje vivo resistente a los incendios y una rápida descomposición del mismo; y el desarrollo de cortezas gruesas, que protegen y aíslan al cambium vascular ante los incendios (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Rodríguez-Trejo y Fulé 2003; CONAFOR 2010; Nájera 2013).

En las STH se pueden observar árboles con cortezas lo suficientemente gruesas para proteger al cambium de las temperaturas (Cochrane 2009). Sin embargo, esta característica parece estar más relacionada con la edad del árbol, que ser el resultado de una adaptación evolutiva al fuego (Maldonado et al. 2009). La caoba (*Swietenia macrophylla*), el chechen (*Metopium brownei*) y el maculí (*Tabebuia rosea*) son especies arbóreas de las STH que sobreviven al fuego gracias al grosor de su corteza (Villa et al. 1990; Snook 2000).

Una planta puede ser resistente al paso del fuego, pero necesita recuperar la biomasa perdida para poder continuar con sus procesos vitales. La recuperación del daño se pueden lograr a través del desarrollo de sistemas radicales profundos y extensos que permiten la absorción de agua y recursos; de la presencia de estructuras de almacenamiento de nutrientes y energía (ej. rizomas); y del desarrollo de nuevos brotes a partir de las yemas sobrevivientes en diversas porciones de la planta (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Rodríguez-Trejo y Fulé 2003; Simões y Marques 2007).

El desarrollo de nuevos brotes de hojas y ramas (rebrote) después de un disturbio es una característica que se observa en las especies arbóreas de bosques tropicales, y podría ser un rasgo ancestral de las eudicotiledóneas (Simões y Marques 2007; Pausas y Keeley 2014; Clarke et al. 2015). El rebrote otorga a las STH una gran resiliencia a disturbios naturales como huracanes e incendios, ya que posibilita el crecimiento de individuos de gran tamaño, a partir de las raíces y en períodos cortos de tiempo, por lo que la regeneración de estos bosques es rápida (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985; Tacher y Rivera 2000; Calderón-Aguilera et al. 2012).

El rebrote una respuesta funcional en ambientes con una alta frecuencia de disturbios (Pausas et al. 2004). La península de Yucatán ha sido sometida a un alto régimen de disturbios conformado por huracanes, sequías y fuegos asociados (López-

Portillo et al. 1990; Sánchez e Islebe 1999; Manson et al. 2009; Sánchez-Sánchez et al. 2015); así como por el aprovechamiento forestal y agrícola a través de la milpa o sistema de tumba-roza y quema (RTQ) desde los mayas hasta la actualidad (Navarro-Martínez et al. 2012; Koyoc et al. 2015). Estos disturbios han ejercido una fuerte presión selectiva sobre las especies de la selva, favoreciendo la permanencia de aquellas capaces de soportar daños mecánicos como la pérdida total o parcial de ramas y troncos, así como de aquellas con la capacidad de rebrotar desde el tocón o raíz (Tacher y Rivera 2000; Rodríguez 2014; Haas-Ek et al. 2019). Por ejemplo, en la Reserva de la Biósfera Calakmul, Campeche, el porcentaje de especies con la capacidad de rebrotar ha sido estimado en 99.4% (Haas-Ek et al. 2019). Además, Tacher y Rivera (2000) mencionan que otro factor clave en la recurrencia de la capacidad de rebrote de árboles en la Península de Yucatán es su subsuelo calcáreo. Debido al interperismo y disolución, existen cavidades en la roca, en las cuales crecen las raíces y partes basales de los árboles, que los protegen tanto del fuego como del corte para establecer el sistema RTQ.

El rebrote se considera el mecanismo principal de la recuperación de la vegetación después de un incendio (Rodríguez 2014; Clarke et al. 2015; Juárez-Orozco et al. 2017). Como se acaba de mencionar en el párrafo anterior, muchas especies de las STH tienen la capacidad de rebrotar, y se ha registrado un buen vigor de rebrote después del paso del fuego para algunas especies pertenecientes a los géneros *Manilkara*, *Pouteria*, *Sideroxylon* y *Chrysophyllum*, de la familia Sapotaceae; en algunas palmas de los géneros *Sabal* y *Thrinax*; así como en otros elementos frecuentes de las STH del sur de México como como *Cedrela* y *Brosimum* (García et al. 2009; Maldonado 2009; Rodríguez-Franco et al. 1989).

Sin embargo, es necesario señalar que la capacidad de rebrote es característica de especies de sitios perturbados o secundarios y las pertenecientes al grupo funcional sucesional de especies persistentes, y que la mayoría de las especies asociadas a las etapas tardías de la sucesión no poseen esta capacidad y se reproducen principalmente por semilla (Tacher y Rivera 2000; Román-Dañobeytia et al. 2014; Baptiste et al. 2019). Además, el rebrote es más común en los bosques tropicales secos (selvas bajas caducifolias, bosque tropical caducifolio), y en las comunidades más estacionales de las

selvas húmedas (selvas medianas subperennifolias) que en las comunidades más húmedas de las selvas (selvas altas perennifolias). Esto se debe a que en ambientes secos hay una gran probabilidad de que la semilla no encuentre las condiciones ideales, por lo que el rebrote resulta una mejor estrategia de reproducción. En cambio, en las selvas húmedas, las semillas no tienen tantas limitantes para la germinación y las condiciones de humedad favorecen la pudrición de los tocones (Ewel 1980; López-Portillo et al. 1990; Gerhard y Hytteborn 1992).

Si bien el rebrote es una respuesta a los disturbios, esta capacidad puede verse limitada si el fuego es recurrente y excesivo (Tacher y Rivera 2000; Juárez-Orozco et al. 2017). En comparación con los huracanes, los incendios pueden ser eventos más severos los cuales dañan a los árboles de tal manera que el rebrote es escaso y no garantiza la supervivencia del individuo. Además, las especies pueden ser incapaces de establecer nuevos individuos a partir de semillas después de fuegos intensos por lo que sus poblaciones pueden declinar y la recuperación de la selva puede ser más lenta, si la extensión o frecuencia del fuego incrementa (Calderón-Aguilera et al. 2012; Rodríguez 2014; Clarke et al. 2015). García et al. (2009) reportan que en Quintana Roo, sólo el 13% de los árboles residuales emitió rebrotes dos años después de incendios intensos, mientras que el 68% de los árboles emitió rebrotes cuando los incendios fueron moderados. El vigor de rebrote está relacionado con la tasa de crecimiento de la especie, el nivel de reservas y la edad de la planta así como las condiciones ambientales después del fuego (Lawes et al. 2016).

No rebrotadoras (R-)

Las especies no rebrotadoras son aquellas que no tienen la capacidad de soportar el incendio, mueren y no persisten después del mismo (Pausas et al. 2004). Debido a la baja frecuencia natural del fuego en las STH, éste no ha sido una fuerza evolutiva importante para la mayoría de las especies, por lo que estos ecosistemas están conformados principalmente por especies e individuos con cortezas delgadas, que no las protegen contra el fuego (Nepstad et al. 1999; Cochrane 2009; Pivello 2011). La mortalidad del fuego sobre las especies arbóreas se tratará a detalle en el capítulo IV.

Propágulos resistentes al fuego (P+) o reclutadoras

Las especies con propágulos resistentes al fuego (P+), también llamadas reclutadoras, son aquellas especies cuya población local sobrevive al incendio a través de propágulos (semillas y frutos) y se regenera o repuebla el sitio quemado (Rodríguez-Trejo y Fulé 2003; Nájera 2013). Las especies reclutadoras poseen semillas resistentes al shock térmico y viables por varios años. Las acumulan en bancos en el suelo o bancos aéreos en las copas de los árboles (conos serótinicos). El shock térmico puede romper la latencia física de semillas con cubiertas duras; estimular la apertura de las escamas de los conos y liberar las semillas; estimular la germinación a través de la eliminación de inhibidores termolábiles o el depósito de productos químicos resultantes de la combustión; o promover el reclutamiento al eliminar especies competidoras (Pausas et al. 2004; Clarke et al. 2015; Gómez-González et al. 2017).

El máximo grado de adaptación de una especie al fuego se expresa a través de la dependencia del fuego para la producción de flores, la liberación y germinación de semillas, y se observa en ecosistemas como pinares, sabanas y matorrales (Myers 2006; Nájera 2013). En las STH del sur de México las especies cuyas semillas, y cuya germinación y reclutamiento son favorecidas en el ambiente post fuego pertenecen en su mayoría a especies pioneras o secundarias (Rodríguez 2014). Este grupo de especies se caracteriza por tener semillas ortodoxas, capaces de mantener su viabilidad aun perdiendo la humedad, y que permanecen latentes en el suelo por tiempos prolongados (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993; Quintana-Ascencio et al. 1996).

Las especies estimuladas por el fuego pertenecen o están relacionadas a las familias Cistaceae, Fabaceae, Malvaceae, Proteaceae y Ramnaceae (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Montenegro et al. 2004). Las fabáceas y malváceas son elementos importantes de los STH primarios y secundarios del sur de México (Ramírez-Barajas et al. 2012; Islebe et al. 2015; Baptiste et al. 2019; Haas-Ek et al. 2019)

Especies secundarias con semillas resistentes a las temperaturas, cuya latencia física es terminada y su germinación es favorecida por el fuego pertenecientes a Malvaceae son el árbol balsa (*Ochroma pyramidale*), la majagua (*Heliocarpus donnell-smithii*) y el corcho colorado (*Trichospermum mexicanum*). Las fabáceas predominan al

tratar muestras de suelo de selvas con calentamiento similar al que puede ocurrir durante un incendio forestal; y las plántulas de los géneros *Acacia*, *Bauhinia*, *Caesalpinia*, *Lysiloma*, *Lonchocarpus* y *Piscidia* se encuentran entre las más comunes y abundantes en sitios post fuego (Gómez y Vázquez 1985; García et al. 2009; Maldonado et al. 2009; Escobar 2013).

El incremento de la radiación solar y temperatura debido a la eliminación de la cubierta forestal, estimula el crecimiento y la supervivencia de plántulas de especies pioneras, algunas de las cuales llegan al sitio incendiado gracias a sus semillas algodonosas y pequeñas (Nicotra et al. 1999; Montgomery y Chazdon 2002). Las especies de guarumbo (*Cecropia obtusifolia* y *C. peltata*) son pioneras, típicas de vegetación secundaria de bosques tropicales, incluidas las que se originan en áreas quemadas, cuyas pequeñas semillas son dispersadas a los sitios quemados (García et al. 2009; Rodríguez 2014).

Cabe mencionar que la regeneración de la caoba (*Swietenia macrophylla*) se ve beneficiada por el fuego y en menor medida por los huracanes. Las plántulas de caoba no se establecen ni sobreviven en el sotobosque, ya que poseen una baja capacidad de competencia con individuos establecidos. Después de un incendio, las semillas aladas de la caoba son dispersadas por el viento hasta los sitios en donde pueden germinar y establecerse ya que la mayoría de las plántulas y árboles adultos de las otras especies han sido eliminados (Snook 2000). Además de reclutar después del fuego, la caoba también tiene la capacidad de sobrevivir a los incendios, gracias a su corteza, por lo que es una de las pocas especies arbóreas tardías de las STH del sur de México de las cuales se tiene registro con estas dos características (R+P+). La caobilla (*Swietenia humilis*) y el cedro (*Cedrela odorata*) son especies cuya regeneración que también se ve favorecidas por el fuego y que también pertenecen a la familia Meliaceae (Otterstrom et al. 2006; Maldonado et al. 2009).

En el cuadro 3.2. se resumen los caracteres funcionales de las especies con propágulos resistentes al fuego o reclutadoras. La mayoría de estos caracteres son los mismos que aquellos de las especies pioneras de claros ocasionados por la caída de árboles en las selvas húmedas tropicales (Martínez 2008).

Cuadro 3.2. Caracteres funcionales de especies reclutadoras.	
Carácter funcional	Descripción
Persistencia	Poblacional
Longevidad	Corta
Edad de maduración	Temprana
Tasa de crecimiento	Rápida
Inflamabilidad	Elevada
Relación biomasa radical/biomasa aérea	Baja
Sistema radical	Superficiales y ramificadas
Tamaño y tipo de diáspora	Pequeño y seco
Vector de dispersión de las semillas	Anemocoria y zoocoria
Distancia de dispersión	Corta
Vector de dispersión de las semillas	Anemocoria y zoocoria
Longevidad banco de semillas	>1 año
Germinación estimulada por fuego	Calor/humo
Momento de germinación	Primera estación de crecimiento post fuego
Producción de semillas	Elevada
Fecundidad	Elevada
Tolerancia a la sombra	Baja
Respuesta a la sequía	Tolerancia
Eficiencia en el uso del agua	Elevada
Solapamiento entre generaciones	Baja

Tomado de Ocampo-Zuleta y Bravo (2019)

Propágulos no resistentes al fuego (P-)

Las especies con propágulos no resistentes al fuego (P-) son aquellas especies cuyas semillas y frutos no sobreviven al incendio. Después del incendio, los propágulos solo estarán presentes por medio de la dispersión de otros sitios (Pausas et al. 2004).

En las selvas húmedas, durante un incendio se pierden individuos arbóreos adultos y por tanto, fuentes locales de propágulos de especie tardías (Cochrane et al. 1999). Además, se reduce el número de especies y semillas viables en el banco de semillas (Ewel et al. 1981; Baskin y Baskin 2001; Juárez-Orozco et al. 2017). Esto probablemente se debe a que la mayoría de las especies tardías tiene semillas

recalcitrantes, las cuales requieren mantener niveles altos de agua para permanecer viables (Martínez-Ramos et al. 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993), por lo que no sobreviven al fuego. Una vez que las especies pioneras se hayan establecido y si ocurre la dispersión de semillas de especies tardías a estos sitios, las especies removidas por el fuego podrán volver a establecerse en los sitios perturbados (Gómez y Vázquez 1985; Martínez 2008; Omeja et al. 2011; Rodríguez 2014).

En el cuadro 3.3. se enlistan algunas especies arbóreas y arborescentes de las selvas húmedas del sur de México cuya respuesta al fuego ha sido descrita en la literatura.

Cuadro 3.3. Respuestas al fuego de algunas especies arbóreas de las selvas húmedas del sur de México.						
Especie	Familia	R+	R-	P+	P-	Ref.
<i>Astronium graveolens</i>	Anacardiaceae	x				1
<i>Metopium brownei</i>	Anacardiaceae	x		x		2, 3
<i>Mosannonna depressa</i>	Annonaceae			x		2, 9
<i>Cascabela gaumerii</i>	Apocynaceae			x		2
<i>Dendropanax arboreus</i>	Araliaceae	x				2, 3, 9
<i>Coccothrinax readii</i>	Arecaceae			x		10
<i>Sabal yapa</i>	Arecaceae	x		x		2, 10
<i>Thrinax parviflora</i>	Arecaceae	x		x		2, 10
<i>Thrinax radiata</i>	Arecaceae			x		2
<i>Tabebuia rosea</i>	Bignoniaceae	x				1, 3, 5
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae	x		x		1
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	x		x		1, 2, 9
<i>Hippocratea celastroides</i>	Celastraceae	x				2
<i>Couepia poliandra</i>	Chrysobalanaceae			x		4
<i>Diospyros verae-crucis</i>	Ebenaceae	x				2
<i>Croton draco</i>	Euphorbiaceae	x				2
<i>Croton reflexiflorus</i>	Euphorbiaceae			x		3
<i>Gymnanthes lucida</i>	Euphorbiaceae	x				2
<i>Jatropha gaumeri</i>	Euphorbiaceae			x		4
<i>Acacia cornígera</i>	Fabaceae			x		4, 6
<i>Acacia milleriana</i>	Fabaceae			x		1
<i>Bauhinia sp.</i>	Fabaceae			x		4
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	Fabaceae	x		x		2, 3
<i>Loncochorpis rugosus</i>	Fabaceae	x				2, 9
<i>Lysiloma acapulcensis</i>	Fabaceae			x		1, 6
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	Fabaceae			x		3

Cuadro 3.3. Respuestas al fuego de algunas especies arbóreas de las selvas húmedas del sur de México (continuación).

Especie	Familia	R+	R-	P+	P-	Ref.
<i>Piscidia carthagenensis</i>	Fabaceae	x				2
<i>Piscidia piscipula</i>	Fabaceae			x		1, 9
<i>Pithecellobium leucospermum</i>	Fabaceae			x		3
<i>Nectandra salicifolia</i>	Lauraceae			x		2
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Malpighiaceae			x		1, 4
<i>Hampea trilobata</i>	Malvaceae	x				9
<i>Heliocarpus donell-smithii</i>	Malvaceae			x		1, 6
<i>Ochroma pyramidale</i>	Malvaceae			x		6
<i>Trichospermum mexicanum</i>	Malvaceae			x		1
<i>Cedrella odorata</i>	Meliaceae	x				1
<i>Swietenia humilis</i>	Meliaceae			x		7
<i>Swietenia macrophylla</i>	Meliaceae	x		x		8
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	x				1, 2
<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	Moraceae	x				2
<i>Ficus máxima</i>	Moraceae			x		2
<i>Psidium sartorianum</i>	Myrtaceae	x		x		2, 3, 4
<i>Picramnia sp.</i>	Picramniaceae			x		2
<i>Coccoloba acapulcensis</i>	Polygonaceae			x		2, 3
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	Polygonaceae			x		2
<i>Coccoloba spicata</i>	Polygonaceae	x		x		3, 9
<i>Guettarda combsii</i>	Rubiaceae	x		x		2, 9
<i>Zuelania guidonia</i>	Salicaceae	x		x		1, 2, 3
<i>Talisia floresii</i>	Sapindaceae			x		2
<i>Talisia olivaeiformis</i>	Sapindaceae			x		3
<i>Manilkara zapota</i>	Sapotaceae	x				1, 3, 5
<i>Pouteria campechiana</i>	Sapotaceae	x				2, 3, 9
<i>Sideroxylon gaumeri</i>	Sapotaceae	x				2
<i>Simarouba glauca</i>	Simaroubaceae	x				3, 9
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Urticaceae			x		1
<i>Cecropia peltata</i>	Urticaceae			x		2
<i>Vitex gaumeri</i>	Verbenaceae	x				2

R+: Rebrotadora; R-: No rebrotadora; P+: Propágulos resistentes al fuego; P-: Propágulos no resistentes al fuego; 1. Maldonado 2009; 2. García et al. 2009; 3. Rodríguez-Franco et al. 1989; 4; Escobar 2013; 5. Villa et al. 1990; 6. Gómez y Vázquez 1985; 7. Otterstrom et al. 2006; 8. Gould et al. 2002; 9. Baptiste et al. 2019. 10. Sánchez-Sánchez et al. 2015.

Capítulo IV. Efectos del fuego sobre las selvas tropicales húmedas

El fuego es un disturbio, el cual se define como un evento repentino que modifica los atributos bióticos y los componentes abióticos de los ecosistemas (Rowe 1981; Pickett y White 1985). El tiempo atmosférico, la topografía y la cantidad, condición y distribución de la carga de combustibles se denominan ambiente de fuego, y determinan la intensidad, extensión y duración de un incendio (Cochrane 2009). El ambiente del fuego, junto con los mecanismos de transferencia de calor, las características biológicas y el grado de adaptación de las especies, el período del año (estación), y la frecuencia de incendios determinan los efectos del fuego sobre el ecosistema (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Robichaud et al. 2000). El fuego actúa como una fuerza selectiva de manera individual sobre los organismos, y sus efectos pueden ser benéficos, dañinos o neutros para los mismos. Por su parte, el efecto sobre la comunidad es resultado de la suma de la afectación de sus componentes bióticos individuales (Cochrane 2009).

La severidad del fuego es una medida cualitativa de los efectos directos e indirectos, así como el grado de modificación sobre los seres vivos y el ecosistema (Chuvienco et al. 2008; Keeley 2009). Los efectos directos son aquellos que alteran la capacidad de los organismos para continuar con los procesos de su ciclo de vida; mientras que los efectos indirectos son aquellos que alteran las condiciones de su hábitat (Noble y Slatyer 1980; Rowe 1981). Pocas especies de las STH poseen las adaptaciones evolutivas necesarias para sobrevivir al fuego debido a su baja frecuencia natural, por lo que aunque la mayoría de los incendios de las STH son de baja o mediana intensidad, se consideran severos, letales o catastróficos (Myers 2006; Shlisky et al. 2007; Cochrane 2009).

Los incendios en las STH producen una serie de efectos en cascada que incluyen la muerte o el daño parcial de individuos, la fragmentación de las selvas, la alteración y degradación la estructura, diversidad, composición y regeneración del bosque, y la alteración de las condiciones ambientales, los cuales actúan de manera sinérgica para incrementar la inflamabilidad y vulnerabilidad de las STH (Cochrane y Schulze 1999; Neary et al. 2005; Shlisky et al. 2007; Bowman et al. 2009; Rodríguez 2014).

Mortalidad

El principal efecto sobre un ecosistema es la pérdida de biomasa e individuos de forma repentina y eventual, a través de la conversión de materia orgánica en cenizas inorgánicas y productos de la combustión (Rowe 1981; Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Juárez-Orozco et al. 2017).

El desarrollo de cortezas gruesas, las cuales protegen al cambium de las altas temperaturas durante un incendio, es una de las estrategias de las especies arbóreas adaptadas al fuego (Rodríguez-Trejo y Fulé 2003; Rodríguez 2014). Sin embargo, las STH están conformadas principalmente por especies e individuos con cortezas delgadas. Sólo los árboles más grandes tienen cortezas lo suficientemente gruesas para soportar el fuego. Los incendios subterráneos resultan letales para el sistema radical, mientras que los incendios superficiales que rodean la base de un árbol, matarán el tallo sobre el suelo (Nepstad et al. 1999; Cochrane 2009; Pivello 2011).

La mortalidad del arbolado después de un incendio en STH ha sido estimada en 23.3% para la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote (REBISE), Chiapas (Maldonado et al. 2009); de 40% a 50% en Brasil (Cochrane y Schulze 1999; Cochrane et al. 1999; Barlow et al. 2012); y en 74% en Quintana Roo (Rodríguez et al. 1989). Sin embargo, la mortalidad después de incendios puede ser aún mayor en sitios que han sido afectados de manera previa por huracanes. Por ejemplo, en incendios después del paso del huracán Gilberto (1988) en Quintana Roo, se observó una mortalidad de entre 66.5% y 94% (Rodríguez et al. 1989; López-Portillo et al. 1990; Villa et al. 1990; Whigham et al. 1991).

La mortalidad continúa incrementando en los años posteriores al incendio (Nepstad et al. 1999; Rodríguez 2014). Los árboles grandes que sobrevivieron al incendio inicial pueden verse afectados si los fuegos son recurrentes (Cochrane et al. 1999; Biggs et al. 2003). En la REBISE, se observó una mortalidad de 63.5% en sitios que se quemaron en 1998 y 2003, casi tres veces más que la mortalidad de los sitios que sólo se quemaron en 1998 (Maldonado et al. 2009). Cochrane et al. (1999) reportan un 40% de mortalidad adicional si un área se quema de nuevo.

Aunque algunos árboles sobreviven al fuego, debido a la naturaleza estocástica o aleatoria de la variación de los combustibles locales (Cochrane 2009); el daño del fuego puede ser tal, que su crecimiento y productividad se ven afectados (Rodríguez 2014). En Quintana Roo, en las áreas afectadas por incendios moderados el 53% del arbolado residual presentó daños; por su parte en los sitios de incendios intensos, 87% del arbolado remanente presentó vigor pobre; y en los sitios afectados por el huracán Gilberto e incendios posteriores entre 82% y 86% de los árboles residuales exhibieron vigor pobre (Rodríguez et al. 1989, Whigham et al. 1991).

La pérdida de biomasa e individuos de manera parcial o completa resulta en la acumulación de troncos, ramas, y hojarasca que incrementan la carga de combustibles y por tanto, la propensión de la selva a quemarse (Biggs et al. 2003; Cochrane 2009; García et al. 2009; Pivello 2011; Rodríguez 2014).

Fragmentación

La fragmentación es el proceso de reducción de un área extensa y continua de hábitat y de su división en dos o más fragmentos (Fahring 2003). La muerte de individuos arbóreos por el fuego reduce la superficie forestal; también aumenta el número de fragmentos y el aislamiento entre ellos mientras que disminuye el tamaño de los mismos; incrementa el efecto de borde ya que se disminuye la distancia del centro del fragmento al borde; por último, aumenta la heterogeneidad temporal y espacial de las selvas tropicales (Cochrane y Schulze 1999; Rodríguez 2008; Bowman et al. 2009; Fernández et al. 2010).

Los incendios forestales en las STH no ocurren de manera aleatoria respecto a su ubicación, ya que la mayoría de ellos sucede en los bordes del bosque. Esto se debe a que los bordes del bosque están más expuestos al viento y a la luz solar, y por tanto, se desecan más rápido, pierden biomasa viva y se incrementa el combustible leñoso debido al aumento de la mortalidad de ramas y arbolado. Esto ocasiona un aumento de la propensión al fuego (Cochrane y Laurance 2002; Rodríguez 2014; Farfán et al. 2018; Vargas-Sanabria y Campos-Vargas 2018; Armenteras et al. 2020).

Apertura del dosel

La pérdida de biomasa en forma de follaje, ramas e individuos también ocasiona la apertura del dosel. Esto conlleva la acumulación e incremento de la carga de combustibles y permite la incidencia de radiación solar directa al nivel del suelo; lo que a su vez reduce la humedad de los combustibles del sotobosque e incrementa la vulnerabilidad de las selvas al fuego (Cochrane y Schulze 1999; Cochrane 2003; Rodríguez 2008; Juárez-Orozco et al. 2017).

Disminución de la riqueza arbórea

La pérdida de individuos por el fuego también disminuye la riqueza de especies arbóreas de las STH (Rodríguez 2008; Maldonado et al. 2009; Vargas-Sanabria y Campos-Vargas 2018). Las especies arbóreas más comunes tienen la mayor tasa de mortalidad de arbolado, sin embargo, las especies raras y las especies tardías tendrán un mayor riesgo de extinguirse a nivel local (Cochrane 2003; Juárez-Orozco et al. 2017).

En la REBISE, Chiapas, se encontraron 45 especies arbóreas en total y 13.8 especies en promedio por unidad de muestreo en áreas no quemadas; mientras que se encontraron 27 especies en total y 6.5 especies en promedio por unidad de muestreo en áreas afectadas por los incendios del Niño en 1998; por último, se registraron 13 especies en total y 2.5 especies en promedio por unidad de muestreo en las áreas afectadas dos veces por incendios, en 1988 y 2003 (Maldonado et al. 2009). Por su parte en la Península de Yucatán, los sitios que experimentaron incendios después del paso del huracán Gilberto registraron 50% menos de especies que aquellos sitios afectados únicamente por el huracán (López-Portillo et al. 1990). También en la Península de Yucatán, Sánchez-Sánchez et al. (2007) encontraron 40 especies arbóreas 13 años después de la ocurrencia de un incendio extenso; mientras que en una selva madura (>70 años) sin perturbación aparente encontraron 72 especies arbóreas.

Invasión de especies pirófilas: hierbas, lianas, bejucos y helechos

Si bien existe una disminución de especies arbóreas de las selvas después de un incendio, la riqueza y diversidad de plantas puede incrementar debido a un cambio en la composición de especies y un incremento de herbáceas, lianas, bejucos y helechos

(Randrianarison et al. 2015). El paso del fuego en las selvas húmedas del sur de México, como en la REBISE y la Reserva de la Biósfera Calakmul, ha favorecido el incremento de la cobertura y abundancia de plantas herbáceas, arbustivas, lianas y bejucos (Maldonado et al. 2009; Rodríguez 2014). En este grupo de plantas se incluyen especies nativas, ruderales y exóticas pirófilas, las cuales retardan la regeneración e incrementan la inflamabilidad del bosque (Cochrane et al. 1999; Rodríguez 2008; Tabarelli et al. 2012; Juárez-Orozco et al. 2017).

Helechos (*Pteridium spp.*)

Destaca por su inflamabilidad el helecho *Pteridium*, el cual invade, domina y forma extensos parches monoespecíficos llamados “helechales” en sitios post fuego, los cuales detienen la sucesión e incrementan la frecuencia del fuego en regiones tropicales cálidas y templadas (Ramírez et al. 2007; Macario 2011; Armenteras et al. 2020). Los helechos del género *Pteridium* tienen una amplia distribución mundial (Rodríguez 2014), y en México se tiene registro de 4 especies (*Pteridium aquilinum*, *P. arachnoideum*, *P. caudatum* y *P. feei*) de acuerdo con la base de datos del jardín botánico y herbario de Missouri W3TROPICOS (www.Tropicos.org). Las primeras tres especies tienen una amplia distribución nacional y de acuerdo con Ramírez et al. (2007) sus poblaciones van en aumento. El helecho *Pteridium aquilinum* es un problema en el estado de Chiapas, en la selva Lacandona y REBISE; en la Península de Yucatán, en Calakmul y en el sur de Quintana Roo, donde es la principal causa de incendios en el estado (Macario 2011; Douterlungne y Ferguson 2012; Rodríguez 2014; Levy et al. 2016).

El helecho *Pteridium aquilinum* tiene una gran capacidad de reproducción sexual, ya que produce cientos de millones de esporas, cuya germinación se ve favorecida por el sustrato alcalino y expuesto que produce el fuego, así como por las lluvias posteriores a las quemadas. También tiene una gran capacidad de reproducción asexual, ya que se puede extender de manera vegetativa a localidades alteradas vecinas. Esto lo logra gracias a una extensa y longeva red de rizomas, de hasta 50 cm de profundidad que cuenta con abundantes reservas de carbohidratos que abastecen las numerosas yemas y que permiten el rebrote abundante después de la poda o quema (Ramírez et al. 2007; Rodríguez 2014; Fernández-Méndez et al. 2016).

Esta especie desarrolla frondas amplias de 1.5 a 3 m de altura, las cuales cubren el suelo y aventajan a otras plantas; además los peciolos son lignificados y las frondas se renuevan cada 60-90 días, por lo que se acumulan como material combustible. Es una especie altamente inflamable y pirófila que favorece la recurrencia de incendios intensos, creando una dinámica cíclica de fuego en la que esta especie tiene altos valores de dominancia, abundancia y frecuencia por al menos 50 años, tiempo durante el cual impide y dificulta la regeneración natural de los árboles nativos (Ramírez et al. 2007; Macario 2011; Fernández-Méndez et al. 2016; Baptiste et al. 2019).

Es una especie muy difícil de controlar, ya que es muy resistente a los herbicidas; produce sustancias alelopáticas y antidepredadores como ecdisonas, sesquiterpenos, taninos, glucósidos cianogénicos, flavonoides y tiaminasa; tampoco puede ser utilizado como forraje para el ganado, ya que provoca problemas de salud como el cáncer. Además, dichos compuestos químicos se bioacumulan en la leche de vaca y pueden afectar a las personas si la consumen (Ramírez et al. 2007; Rodríguez 2014).

Reclutamiento, bancos de semillas, plántulas y juveniles

Los árboles tienen ciclos de vida y procesos reproductivos largos, los cuales son alterados por el fuego (Cochrane 2009). El fuego daña o consume flores o frutos; además afecta la producción de semillas y frutos viables de los árboles sobrevivientes por la falta de polinizadores, el bajo vigor del árbol y un mayor estrés hídrico post incendio (Van Nieuwstadt et al. 2001; Parra-Lara y Bernal-Toro 2010; Rodríguez 2014).

El reclutamiento se define como la capacidad de una especie de establecer nuevos individuos a partir de bancos de semilla (Ocampo-Zuleta y Bravo 2019). Sin embargo, la pérdida de individuos adultos por el fuego ocasiona la desaparición de fuentes locales de semillas. Debido a que los individuos más pequeños (diámetro <30 cm) son los más vulnerables, las plántulas y juveniles se pierden, afectando la regeneración del bosque (Cochrane y Schulze 1999; García et al. 2009; Maldonado et al. 2009; Juárez-Orozco et al. 2017; Vargas-Sanabria y Campos-Vargas 2018).

Además, los incendios afectan el banco de semillas del suelo, disminuyendo el número de semillas viables y especies potenciales (Gómez y Vázquez 1985; Juárez-

Orozco et al. 2017). En Costa Rica, la aplicación de fuego, como parte de la aplicación del sistema RTQ, mató el 52% de las semillas del suelo, y eliminó el 27% de las especies del banco de semillas (Ewel et al. 1981). Sin embargo, se ha observado una estratificación en el efecto del fuego sobre el banco de semillas. El fuego afecta en mayor medida las semillas que se encuentran en la hojarasca y en los primeros centímetros del suelo (Baskin y Baskin 2001; Rodríguez 2014). En Indonesia, después de un incendio severo, se perdieron el 85% de las semillas en la hojarasca, y un 60% de las semillas que están en los primeros 1.5 cm (Van Nieuwstadt et al. 2001).

Condiciones de germinación post fuego

Los cambios en la estructura horizontal y vertical ocasionados por la pérdida de individuos y la apertura del dosel, promueven el cambio en las condiciones microclimáticas del sotobosque, como el incremento de la temperatura y radiación solar y la disminución de la humedad ambiental y del suelo (Cochrane y Schulze 1999; Cochrane 2003; Rodríguez 2014; Juárez-Orozco et al. 2017).

El grado de alteración de las propiedades del suelo por parte del fuego depende de la intensidad del incendio y la cantidad de materia orgánica consumida (Granados-Sanchez y López-Ríos 1998). El fuego causará un gran efecto si toda la vegetación y la comunidad microbiana del suelo son destruidas, debido a que la pérdida de sombra, presión de raíz y evapotranspiración provoca cambios negativos en las propiedades físicas y químicas del suelo (Certini 2005; Rodríguez 2014). Dentro de los cambios en las propiedades físicas están el aumento de la temperatura, la disminución de la estabilidad, la degradación las propiedades relacionadas con el régimen hídrico (retención del agua e hidrofobicidad o impermeabilidad) y el aumento de la erosión; mientras que en las propiedades químicas se encuentra la pérdida de minerales y nutrientes, guardados en el follaje (Neary et al. 2005; Shakesby y Doerr 2006; Peterson et al. 2007; Fernández et al. 2010).

Sucesión ecológica post fuego

La sucesión ecológica o regeneración natural es un proceso evolutivo natural de recolonización o “cicatrización” conformado por una serie de etapas graduales,

ordenadas, predecibles pero de naturaleza estocástica, que ocurren después de que las condiciones físicas y bióticas de un ecosistema han sido modificadas por un disturbio. Este proceso se manifiesta por cambios y modificaciones de la estructura, distribución, abundancia y composición de especies, al igual que de las funciones ecosistémicas y condiciones microclimáticas a través del tiempo (Gómez-Pompa 1971; Pickett y White 1985; Begon et al. 1986; Chazdon 2008; Martínez 2008).

La sucesión es un proceso complejo que depende de múltiples factores que incluyen la composición de la comunidad previa al disturbio, el régimen de disturbios, la presencia y cantidad de vegetación remanente y fauna dispersora, la disponibilidad de propágulos, las propiedades fisicoquímicas del suelo y condiciones ambientales post disturbio, la presencia de especies exóticas invasoras, la configuración del paisaje y usos del suelo en áreas circundantes (Martínez-Ramos y García-Orth 2007; Fernández et al. 2010; Holla 2012; Román et al. 2013; Vanegas 2016). Estos factores se describen en los diferentes capítulos del presente trabajo y se retoman de manera breve en el capítulo VI en la sección de implicaciones para la restauración post fuego de las STH del sur de México.

Sin embargo, aunque la sucesión ecológica es altamente variables y dependientes de múltiples factores, se ha descrito la trayectoria general de sucesión de las STH después de algún disturbio. De acuerdo con Chazdon (2008), existen tres fases en la sucesión de los bosques tropicales perturbados.

La primera fase denominada fase de iniciación del rodal abarca hasta los primeros 10 años después del disturbio y se caracteriza por el establecimiento de especies arbóreas pioneras. Las especies pioneras producen frutos y semillas pequeñas y secas (<0.5 cm de largo), por lo que pueden ser dispersadas de manera fácil por el viento hasta el sitio post disturbio. Sus semillas son ortodoxas y se mantienen viables por largos periodos de tiempo formando bancos en el suelo. Algunas especies tienen semillas resistentes al fuego y su germinación se ve favorecida por el shock térmico de los incendios forestales (P+). Las especies pioneras están adaptadas para germinar y crecer en condiciones de altas temperaturas y radiación solar y baja humedad ambiental, condiciones típicas de los claros y áreas degradadas. Crecen rápido en altura y diámetro

pero tienen ciclos de vida cortos. Incluyen a la mayoría de las especies típicas de sitios perturbados y algunas poseen la capacidad de rebrote (R+). (Estrada et al. 1984; Martínez-Ramos 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993; Quintana-Ascencio et al. 1996). En esta fase también se observa el rebrote a partir de raíces y troncos de especies rebrotadoras (R+) y el crecimiento de plántulas y juveniles sobrevivientes al disturbio (Chazdon 2008). Sin embargo, en el caso de los incendios, las plántulas y los juveniles son consumidos por el fuego (Maldonado et al. 2009; Juárez-Orozco et al. 2017; Vargas-Sanabria y Campos-Vargas 2018).

Las primeras fases de la sucesión son las más vulnerables a la invasión de especies exóticas, las cuales pueden formar rodales extensos y monoespecíficos (Fine 2002; Holla 2012). Este es el caso del helecho (*Pteridium aquilinum*) como se mencionó de manera previa. Además, si la selva continúa quemándose cada pocos años, se mantendrá como vegetación secundaria. Debido a que la vegetación secundaria está conformada por árboles jóvenes de clases diamétricas pequeñas y a que existe una gran carga de combustibles superficiales, representa un alto riesgo de incendios intensos potenciales (Omeja et al. 2011; Rodríguez 2014; Vega-Nieva et al. 2017). Mientras más frecuentes e intensos sean los fuegos, más significantes y evidentes serán los cambios en la diversidad, composición y estructura de la selva (Xaud et al. 2013). En la medida en que las STH están más perturbadas, ocurre un cambio de un bosque cerrado hacia una comunidad más abierta y arbustiva en un proceso llamado sabanización. Sólo las especies más tolerantes y propensas al fuego sobrevivirán, convirtiendo a las STH poco inflamables en sabanas abiertas con incendios recurrentes, acompañadas de pastos y otras especies exóticas inflamables (Román-Cuesta et al. 2004; Myers 2006; Rodríguez 2008; Cochrane 2009).

En la ausencia de más incendios u otros disturbios, podrá ocurrir la segunda fase de la sucesión ecológica denominada fase de exclusión, la cual abarca de los 10 a los 25 años después del disturbio y se caracteriza por el cierre del dosel por las especies arbóreas pioneras y el establecimiento de las especies tardías (Chazdon 2008). La mayoría de las especies tardías producen frutos carnosos con semillas grandes (>1cm); por lo que dependen de animales (aves, murciélagos y mamíferos) para la dispersión de

las semillas. Sin embargo, los animales dispersores no suelen desplazarse en sitios abiertos y degradados alejados de los bosques (Cardoso da Silva et al. 1996; Medellín et al. 2000). La formación del dosel provee protección y alimento para los animales dispersores, y genera las condiciones de sombra y humedad necesarias para la germinación de las semillas de especies tardías. Esto se debe a que estas especies producen semillas recalcitrantes que requieren mantener altos niveles de humedad para permanecer viables, por lo que su viabilidad se pierde con el tiempo y no son resistentes al fuego (P-). Crecen de manera lenta y tienen ciclos de vida largos. Incluye a la mayoría de las especies de las selvas húmedas y la muchas de ellas no poseen la capacidad de rebrotar (R-) (Popma y Bongers 1988; Martínez-Ramos et al. 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993; Román et al. 2013). Además, las condiciones de sombra en esta fase impiden el establecimiento de más individuos de especies pioneras, e inhibe el crecimiento de arbustos, lianas y árboles pioneros ya existentes (Chazdon 2008).

La tercera y última fase se llama reiniciación del sotobosque y comienza a partir de los 25 años y dura hasta los 200 años después del disturbio. Se caracteriza por el reemplazo gradual en la composición de las especies del dosel, por la muerte de los individuos pioneros, la formación de claros, y por la existencia en el dosel de individuos de especies tardías de diferentes edades y que no estaban presentes al inicio de la sucesión (Chazdon 2008).

Modelo ecológico del fuego para las selvas húmedas de El Ocote

Los modelos ecológicos son representaciones descriptivas y simplificadas de la realidad, en los cuales se emplea el lenguaje matemático o gráfico, que apuntan a ayudar a la comprensión de los sistemas ecológicos (Maynard 1978 en Fernández et al. 2010).

The Nature Conservancy y la Comunidad de Aprendizaje de Manejo del Fuego (CAMAFU) desarrollaron en 2012 un modelo ecológico del fuego para las STH de la REBISE (Figura 4.1.) que ilustra los procesos descritos en párrafos anteriores, y en donde se observan las comunidades potenciales derivadas de una selva húmeda de acuerdo a la actividad humana y a la frecuencia del fuego.

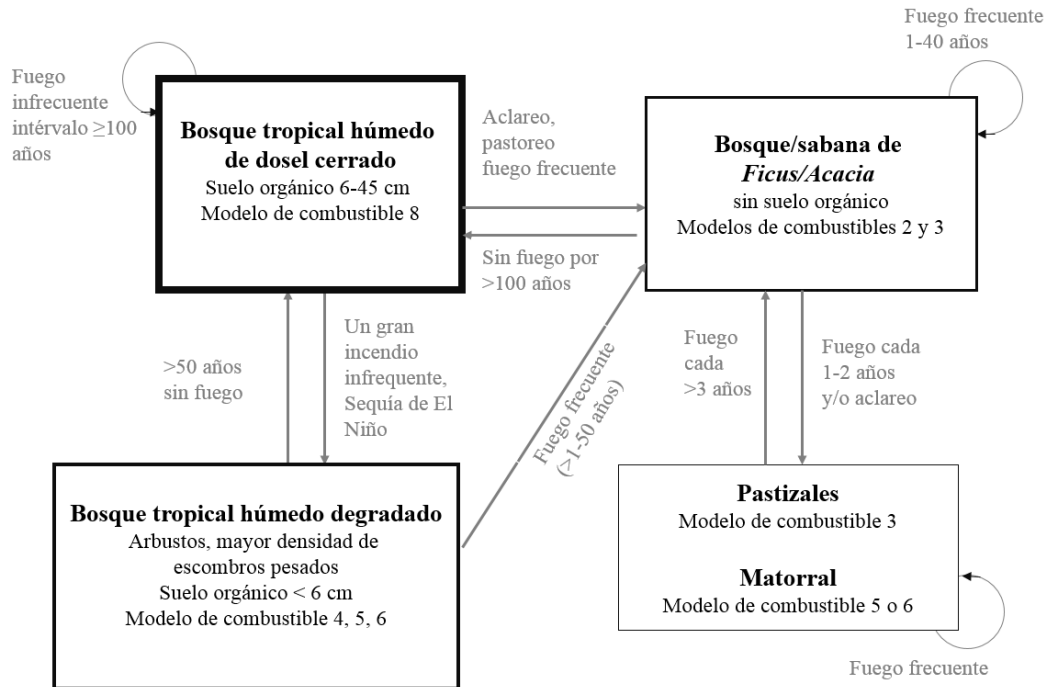


Figura 4.1 Modelo ecológico del fuego para la Reserva de la Biósfera Selva el Ocote.

Tomado de TNC y Camafu (2012). Los modelos de combustible corresponden al modelo de Rothermel (1976).

Bucle de retroalimentación positiva

Los efectos del fuego en las selvas tropicales descritos en este capítulo crean bucles de retroalimentación positiva que transforman las STH poco inflamables en comunidades más propensas y vulnerables al fuego (Cochrane 2003; Myers 2006; Farfán et al. 2018; Armenteras et al. 2020). Las STH tienen una susceptibilidad del 5% de incendiarse debido a la apertura de claros en el dosel; sin embargo, esta cifra aumenta al 50% para las selvas que se han quemado una vez y hasta al 90% para las selvas que se han quemado dos veces (Cochrane y Schulze 1999). La carga de combustibles también puede aumentar después de un incendio. En las STH de Quintana Roo la carga de combustibles aumentó de 9 ton/ha a 23 ton/ha después del paso del fuego (Xelhuantzi et al. 2011). Los fuegos posteriores son más intensos, frecuentes, severos y además, la variabilidad del comportamiento del fuego es mayor (Cochrane 2003). Este proceso se resume en la figura 4.2. y se describe a continuación:

La falta de adaptaciones de las especies de las STH al fuego ocasiona una alta mortalidad del arbolado (b). La muerte de los árboles provoca el incremento de la carga de combustibles (1), la pérdida de propágulos (semillas, plántulas y rebrotes) de especies de sucesión tardía (2), así como la fragmentación (c) y la apertura del dosel (d). Estos cambios de la estructura de la selva promueven el incremento del efecto de borde (3), el incremento de la temperatura y radiación solar así como la disminución de la humedad (e); los cuales favorecen la mortalidad del arbolado (4), e incrementan aún más la carga de combustibles (1). Los cambios en las condiciones ambientales (humedad, luz y temperatura) favorecen el establecimiento e invasión de especies pirófilas como el helecho *Pteridium aquilinum*, zacates exóticos y lianas y bejuocos nativos (f). Las especies que son capaces de colonizar el sitio perturbado o cuyas semillas logran sobrevivir al shock térmico del incendio son en su pioneras o tolerantes al fuego. La comunidad resultante es más propensa al fuego (f) ya que está conformada por individuos arbustivos, árboles pequeños y especies pirófilas. Si la degradación por incendios continua (5), la selva puede degradarse en sabanas (6) helechales (7).

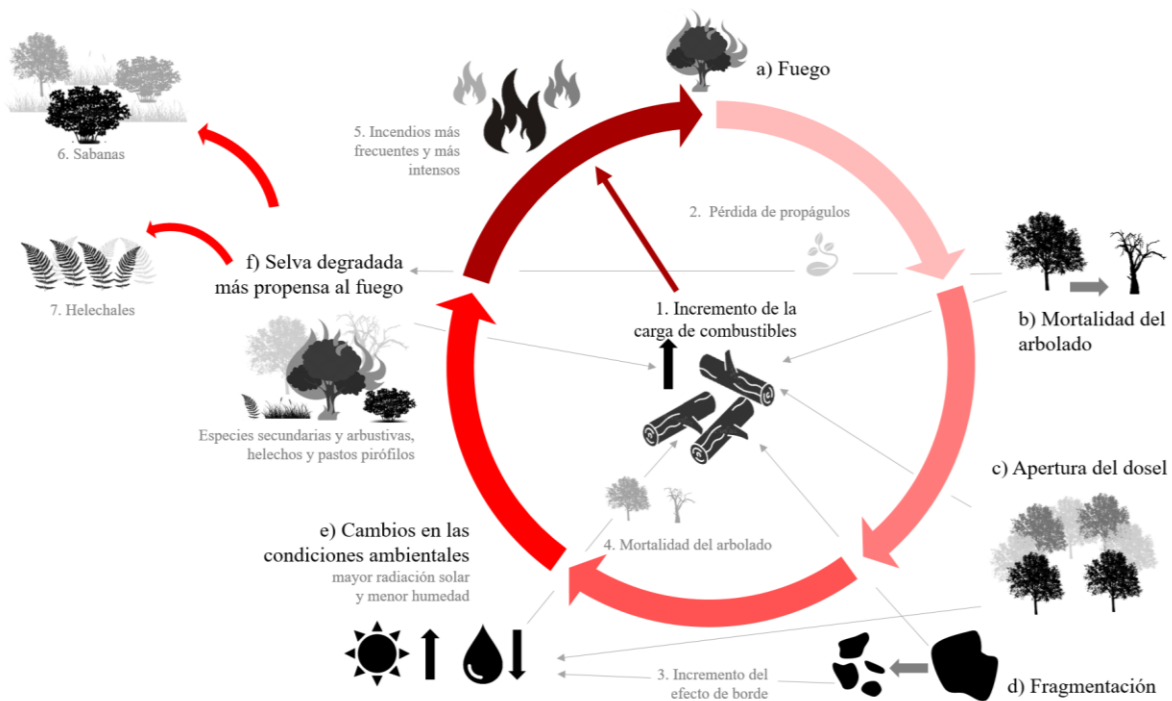


Figura 4.2. Efectos del fuego sobre las selvas tropicales húmedas y bucle de retroalimentación positiva del fuego.

Capítulo V. Causas del fuego

Como se mencionó en el capítulo II el fuego de origen natural en las selvas húmedas tropicales es un evento raro, asociado a la caída de rayos (Cochrane 2003). El régimen natural del fuego en las selvas húmedas ha sido alterado por la actividad humana, con un incremento del número de incendios debido a las actividades productivas que utilizan el fuego y que representan la principal fuente de ignición intencional de incendios forestales (Rodríguez 2008; Martínez y Rodríguez 2008; Vega-Nieva et al. 2017; CONAFOR 2018). Las causas antropogénicas directas e indirectas del fuego interactúan de manera compleja y sinérgica con los factores climáticos que incrementan la vulnerabilidad de las selvas al fuego; además crean bucles de retroalimentación positiva, en donde los incendios son más frecuentes y más intensos, y sus impactos sociales y económicos son mayores (Román-Cuesta et al. 2004; Cochrane 2009; Juárez-Orozco et al. 2017; Farfán et al. 2018).

Causas y factores antropogénicos

Los factores involucrados en la alteración del régimen de fuego por origen humano son similares a nivel mundial (Shlisky et al. 2007). En México, el 98% de los incendios forestales se atribuyen a la actividad humana (Cuadro 5.1., CONAFOR 2020). Dentro de las áreas naturales protegidas federales las causas principales reportadas son las prácticas agrícolas (58%) y la limpia de carreteras (42%) (CONANP 2011).

Cuadro 5.1. Causas de los incendios forestales para la temporada 2019.

Origen de causa	Tipo de causa	Porcentaje por tipo de causa
Antropogénica (98%)	Intencional	30%
	Actividades Agrícolas	22%
	Fogatas	12%
	Desconocidas	11%
	Actividades Pecuarias	9%
	Fumadores	6%
	Cazadores	3%
	Otras actividades productivas	2%
Natural (2%)	Rayos	2%

CONAFOR 2020

La razón de la predominancia de fuegos de origen antropogénico se debe a factores históricos y presentes (Rodríguez-Trejo y Fulé 2003), y se relacionan con el desarrollo, en áreas forestales, el cual siempre ha sido sinónimo de degradación ambiental (Cochrane 2003). El proceso de creación, establecimiento y crecimiento de poblaciones humanas favorece el inicio y ocurrencia de incendios forestales y se describe a continuación:

Caminos y asentamientos

La creación de vías de comunicación (caminos y carreteras) en áreas boscosas, antes inaccesibles, es el primer paso en la degradación de las STH (Ressler et al. 2009; CONAFOR 2010; Briones-Herrera et al. 2019). Los caminos ocasionan la fragmentación de grandes extensiones de vegetación, incrementan el efecto de borde y permiten la acumulación de material combustible, lo que predispone a los fragmentos a la ocurrencia del fuego (Armenteras et al. 2017; Vargas-Sanabria y Campos-Vargas 2018).

Se ha observado una relación positiva entre el número de incendios forestales y la superficie afectada con la densidad de la red de caminos (Rodríguez 2008; Armenteras et al. 2017). Esta relación se puede observar en México en lugares como la Reserva de la Biósfera Santuario Mariposa Monarca (Farfán et al. 2018); en la Reserva de la Biósfera Calakmul en la Península de Yucatán (Vega-Neva et al. 2017); así como en varias ANPs en Chiapas (Román-Cuesta y Martínez 2006; Ressler et al. 2009).

Además, la construcción de caminos y carreteras promueve la migración, la creación y crecimiento no controlado de asentamientos rurales y urbanos ("fraccionamientos ecológicos") (Rodríguez 2008; Cochrane 2009; CONAFOR 2018). El fuego se utiliza para convertir las áreas boscosas en dichos asentamientos, en donde se desarrollarán actividades agropecuarias ligadas al fuego y que aumentan la probabilidad de un incendio forestal (Jiménez y Virgen 2007; Shlisky et al. 2007; Cochrane 2009; Núñez et al. 2014). Sin embargo, cuando los asentamientos pasan cierto umbral de crecimiento, el aumento de la densidad poblacional ya no ocasiona la pérdida del área forestal ni el aumento de la frecuencia del fuego, debido a cambios socioeconómicos hacia otro tipo de actividades económicas (Farfán et al. 2018).

Cambio de uso de suelo a través del fuego

En las regiones tropicales del mundo y en México, el fuego ha sido y es utilizado como la herramienta predilecta para la conversión de áreas boscosas a algún otro uso de suelo, en especial para la creación, mantenimiento y preparación de tierras agrícolas y pastizales. El amplio uso del fuego se debe a que es una herramienta de bajo costo que permite reducir de manera efectiva y rápida la biomasa vegetal original o proveniente de desechos agrícolas; la ceniza rica en nutrientes fertiliza las siguientes cosechas; y además evita la regeneración del bosque en zonas agropecuarias (Cochrane 2003; CENAPRED y CONAFOR 2008; CONANP 2011; Rodríguez 2014; CONAFOR 2018).

En México, la ley forestal nacional prohíbe el cambio de uso de suelo en áreas que están cubiertas por bosques maduros, sin embargo, la gente local suele eliminar el bosque mediante “fuegos accidentales” para poder tener acceso a la tierra (Cochrane 2009). Esto es notable en el sur de México, en los estados de Oaxaca, Chiapas y en la Península de Yucatán (Núñez et al. 2014; Rosales 2019).

Roza-tumba y quema

Al igual que en otras partes del mundo, el uso del fuego en México para fines agrícolas tiene raíces históricas. Hace 3,000 años los primeros pobladores de lo que ahora es México, los Olmecas y Mayas, idearon un sistema agroforestal nómada para las áreas tropicales con suelos pedregosos y poco profundos, denominado tumba-roza y quema (RTQ) (Pyne 1997; Martínez y Rodríguez 2008).

Este método se basa en remover la vegetación arbórea de una superficie pequeña de la selva, quemar los residuos vegetales y sembrar especies anuales, por hasta 5 ciclos anuales. Posteriormente se suspenden las actividades de corta y siembra y se deja que la selva se recupere y ocurra la sucesión ecológica por un lapso de hasta 70-80 años, tiempo durante el cual se obtienen bienes como productos de construcción, textiles, frutos, medicinas y lugares para la caza; antes de regresar y volver a iniciar el proceso (Rodríguez 2014; Van Marle et al. 2017). Con la implementación del RTQ el régimen natural del fuego fue alterado, ya que se incrementó la frecuencia e intensidad del fuego sobre las selvas y bosques a medida que la población creció (Pyne 1997). Sin embargo,

la alteración fue baja, hasta 1750 cuando se observó un incremento exponencial, debido a los cambios del suelo forestal a uso agrícola en una mayor escala (Martínez y Rodríguez 2008).

En la actualidad, el sistema RTQ es predominante en países tropicales en vías de desarrollo, como México, en donde forma parte vital del modo de vida de una población rural creciente (Tacher y Rivera 2000; Román-Dañobeytia et al. 2014; Sánchez-Sánchez et al. 2015; Haas-Ek et al. 2019). La agricultura nómada tradicional es una práctica sustentable a baja escala, cuyos principales efectos en el suelo consisten en el incremento del pH y la reducción de los contenidos de nitrógeno y carbono. Además, sus efectos negativos se consideran mucho menores que aquellos de los sistemas modernos de agricultura (Ribeiro et al. 2015). Sin embargo, el aumento de la población, la disminución del período de descanso o barbecho de varias décadas a dos o tres años, así como el incremento de la degradación y agotamiento de la tierra, obligan a los campesinos a una mayor movilidad territorial. Por lo tanto, este sistema agroforestal se ha convertido en un factor importante de deforestación y que permite el origen de incendios forestales accidentales o intencionales en las STH del trópico mexicano (SEMARNAT 2001; Román-Cuesta et al. 2004; Jiménez y Virgen 2007; Rodríguez 2014).

Ganadería

Con la conquista de México, se introdujo el pastoreo y el uso extendido del fuego como una herramienta para la modificación del paisaje a gran escala. La subsecuente deforestación en algunas partes de México fue una repetición de lo que había pasado en España (Pyne 1997; Martínez y Rodríguez 2008).

Hoy en día, amplias áreas tropicales se convierten en pastizales inducidos con especies exóticas en donde se realiza la ganadería extensiva con éxito regular. Los pastos se queman de manera intencional cada año durante la temporada de secas para promover el rebrote del forraje, mejorar sus niveles de contenido nutricional y palatabilidad, así como controlar ectoparásitos del ganado. La mayoría de estas quemaduras se realizan sin precaución por lo que se convierten en incendios forestales en la

vegetación adyacente, y además facilitan la propagación de los pastos pirófilos (SEMARNAT 2001; Jiménez y Virgen 2007; Rodríguez 2008; CONAFOR 2018).

Tala

La tala es una actividad que degrada la estructura de los bosques, modifica las condiciones microclimáticas al permitir mayor radiación, disminuye la humedad, altera la composición del bosque, e incrementa la carga de combustibles que favorecen e incrementan el número de incendios forestales (Shlisky et al. 2007; Rodríguez 2014; Juárez-Orozco et al. 2017).

Configuración del paisaje

Los paisajes tropicales se caracterizan por la presencia de fragmentos de selva vulnerables al fuego, embebidos en una matriz de diferentes usos de suelo dependientes del fuego, como pastizales inducidos, milpas, campos agrícolas y bosques secundarios (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Las quemadas agropecuarias suelen realizarse durante la temporada de secas y por tanto de incendios forestales, antes de la temporada de siembra que suele ser entre febrero y mayo (CENAPRED y CONAFOR 2008; Sánchez-Sánchez et al. 2015; Rosales 2019). La configuración espacial y temporal de los sitios agropecuarios dependientes del fuego, en la cual el uso del fuego se realiza durante la temporada del año en la que las STH contiguas son más vulnerables vuelven a los incendios forestales fenómenos casi inevitables (Román-Cuesta et al. 2004; Shlisky et al. 2007; Rodríguez 2014; Farfán et al. 2018).

Contexto social

En las regiones tropicales, una parte considerable de la población es rural y tiene una gran dependencia económica a la tierra, debido a que su sustento y subsistencia están ligados a las actividades agropecuarias y forestales (Martínez y Rodríguez 2008; CONAFOR 2018; Barlow et al. 2019). Esto se combina con una compleja situación socioeconómica, caracterizada por un alto crecimiento poblacional no controlado; una alta marginación social, educativa y sanitaria; conflictos de la pertenencia y acceso a la tierra; un mercado con estrategias agresivas de desarrollo; la falta de alternativas

productivas; así como la ausencia de cultura forestal y manejo integral del fuego y poco o nulo cumplimiento de la ley (Román-Cuesta et al. 2004; Rodríguez 2008; Rosales 2019).

En México, esto es más evidente en el sur del país (cuadro 5.2.), donde la pobreza multidimensional, aquella que mide aparte de los ingresos económicos, los derechos sociales (acceso a educación, servicios de salud, calidad y servicios de vivienda) y el grado de cohesión social, es más alta (CONEVAL 2019).

Cuadro 5.2. Situación de pobreza multidimensional de los estados de Chiapas, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo.

Estado	Porcentaje (%) de la población estatal en situación de pobreza multidimensional	Miles de personas	Posición nacional
Chiapas	76.4	4,174,596	1
Tabasco	53.6	1,320,172	6
Campeche	46.2	440,423	10
Yucatán	40.8	900,476	16
Quintana Roo	27.6	474,833	26

CONEVAL 2019

Factores naturales

Los factores o causas indirectas y naturales que aumentan la probabilidad, intensidad o vulnerabilidad al fuego se relacionan con el clima y las condiciones atmosféricas, ya que estos modifican la humedad e inflamabilidad de los combustibles (Cochrane 2009); así como con el aumento de la inflamabilidad de las STH por la serie de cambios que ocurren en su estructura y composición después de un incendio, los cuales se abordan en el capítulo IV.

Los rayos son causas directas de incendios forestales, mientras que los huracanes, el fenómeno del Niño y el cambio climático modifican aumentan la vulnerabilidad de las selvas al disminuir la precipitación y aumentar la temperatura (López-Portillo et al. 1990; Shlisky et al. 2007; Rodríguez 2008; CONAFOR 2010; Manson et al. 2009).

Huracanes

México es uno de los países más afectados por huracanes o ciclones tropicales, debido a su ubicación intertropical y a su configuración geográfica caracterizada por una línea de costa extensa y masas continentales estrechas rodeadas por océanos (Manson et al. 2009). La temporada de ciclones tropicales en México comienza el 15 de mayo en el océano Pacífico y el 1° de junio en el océano Atlántico; y termina el 30 de noviembre en ambos océanos (CENAPRED 2014). El sur de México es una de las regiones más afectadas por estos eventos meteorológicos (Figura 5.1.), y la Península de Yucatán es especialmente susceptible ya que la ausencia de montañas favorece el avance de las tormentas y huracanes sobre tierra firme (Villa et al. 1990; Snook 2000; Sánchez-Sánchez et al. 2015; Haas-Ek et al. 2019).

Los huracanes causan modificaciones inmediatas y a mediano plazo en los ecosistemas (Sánchez-Sánchez et al. 2015). De manera inmediata, defolian, dañan y derriban ramas y árboles en extensiones variables, cuya acumulación incrementa la carga de combustibles superficiales forestales (López-Portillo et al. 1990; Villa et al. 1990; Islebe et al. 2009). En Quintana Roo, después del paso del huracán Wilma (1985) se observó el incremento de la carga de combustible de 40 hasta 179 t/ha (SEMARNAT 2005); y después del huracán Dean (2007) se observó un incremento de 26 hasta 172 t/ha (UACH-CONAFOR 2008; Rodríguez 2008).

A mediano plazo, los huracanes incrementan el peligro e intensidad de los incendios forestales, si son seguidos por una temporada de sequía marcada (Cochrane 2003; Rodríguez 2014; Haas-Ek et al. 2019). Aunque los huracanes no provocan el fuego por sí mismos, las quemas agrícolas no controladas proveen las fuentes de ignición para incendios que afectan las selvas perturbadas y con cargas de combustibles incrementadas (Sánchez-Sánchez et al. 2015). Incendios forestales tuvieron lugar después de los huracanes Janet (1955), Carmen (1975), Gilberto (1988) y Dean (2007) (Miranda 1958; Járuegui et al. 1980; UACH-CONAFOR 2008; Rodríguez 2008). En la Península de Yucatán el Huracán Carmen (1975) afectó 97,655 ha de selvas; mientras que en 1989, un año después del huracán Gilberto, el fuego afectó entre 119, 233 y 135,000 ha de selvas (Villa et al. 1990; López-Portillo et al. 1990). De acuerdo con la

CONAFOR (2005, en Sánchez-Sánchez et al. 2015) para el período de 1993 a 2004 en la Península de Yucatán los incendios forestales que ocurrieron después del paso de huracanes afectaron 97,560 ha de selva, en comparación con las 8,132 ha de selvas que fueron afectadas por incendios no relacionados con huracanes.

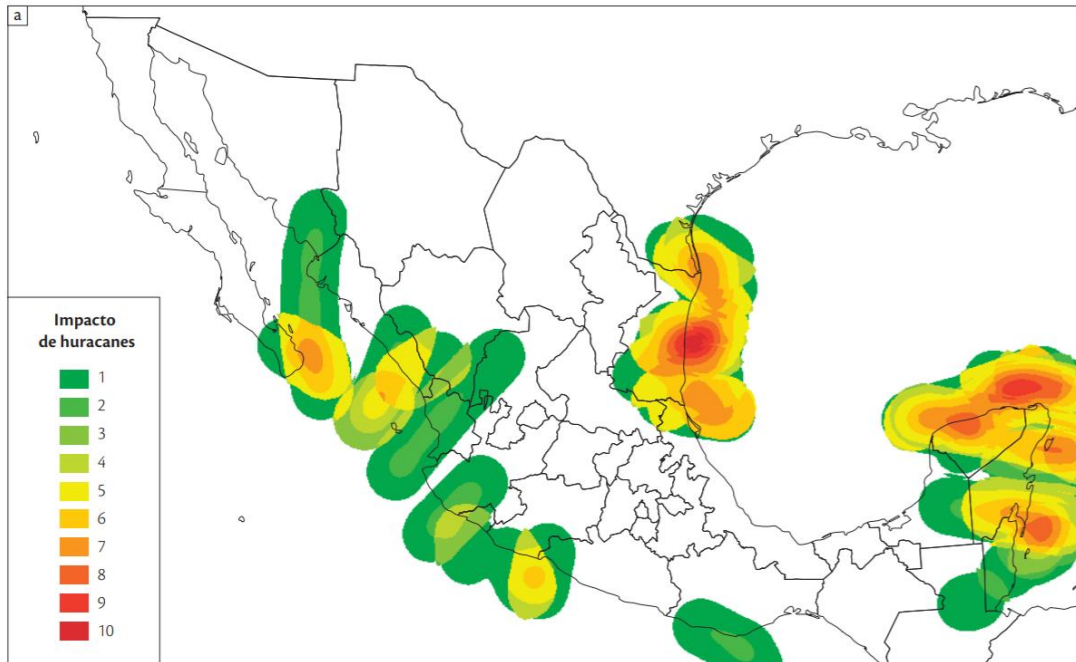


Figura 5.1. Zonas de México más afectadas (rojo más oscuro) por los 29 huracanes que alcanzaron niveles 3 a 5 en la escala Saffir-Simpson registrados de 1950 a 2004. Tomado de Manson et al. (2009)

El Niño (ENOS)

El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) es un evento climático natural que ocurre en el océano Pacífico ecuatorial central, en el cual la temperatura superficial del mar puede encontrarse por arriba (fase cálida) o por debajo (fase fría) de sus valores normales. Durante la fase cálida del ENOS, llamada El Niño, se observa una disminución de los vientos alisios en el lado este del océano Pacífico, lo que ocasiona fuertes precipitaciones y cambios notables en el clima en los países del Pacífico sudoriental y en otras partes del mundo. La fase inversa o fría de ENOS (La Niña) se caracteriza por la intensificación de los vientos alisios y períodos de sequía en el este del océano Pacífico (Maturana et al. 2004).

Debido a que los eventos ENOS alteran los patrones de precipitación, tienen una gran influencia en el régimen hídrico de las STH de ambos lados del pacífico (Román-Cuesta et al. 2004; Cochrane 2009; Taufik et al. 2017). Los eventos ENOS pueden crear condiciones de sequía extrema que aumentan la probabilidad de ignición, la intensidad del fuego y la superficie forestal afectada (Núñez et al. 2014).

El fenómeno de la Niña 1998-1999 se considera el evento más severo y extremo del siglo, así como una de las peores temporadas de incendios para México (Maturana et al. 2004; Román-Cuesta et al. 2004; Núñez et al. 2014). Patrones de alta presión dominaron el clima de México y América Central, disminuyendo de forma marcada las lluvias. La precipitación durante la estación de secas de 1998 fue la mínima registrada durante los 70 años previos. La precipitación fue menos del 25% de lo normal, por lo que la humedad de los bosques tropicales descendió hasta un 10% de lo normal. A su vez, se registraron temperaturas superiores a 35°C, las cuales empeoraron los efectos de la sequía extrema (SEMARNAT 2001; Cochrane 2009).

Bajo estas condiciones atmosféricas inusuales, los combustibles forestales típicamente húmedos se secaron tanto, que los bosques húmedos que normalmente actuaban como “brechas cortafuego” se convirtieron en avenidas por donde el fuego, asociado al sistema RTQ podía expandirse. El fuego consumió la mayor parte de los combustibles superficiales y subterráneos en las áreas afectadas. Se presentaron fuegos en casi todos los estados de México, pero fueron más severos en el sur, en general más húmedos, afectando principalmente los bosques tropicales húmedos de Chiapas y Oaxaca (SEMARNAT 2001; Cochrane 2009; Román-Cuesta et al. 2003; Myers et al. 2006; Núñez et al. 2014). En Chiapas, se afectaron las selvas tropicales de las Reservas de la Biósfera Montes Azules y Lacan-tún en la Selva Lacandona y la Reserva de la Biósfera Selva El Ocote (REBISE). En esta última, el fenómeno causó una mortalidad del arbolado total o muy alta en la mayor parte de las áreas siniestradas (SEMARNAT 2000; SEMARNAT 2001; CONANP 2011).

Se estima que se presentaron un poco más de 14,000 incendios en México, los cuales quemaron una superficie de más de 850,000 ha (Jardel et al. 2001 en Méndez y Ramírez 2006; Cochrane 2009). En la REBISE se afectaron cerca de 23,000 ha de selvas

durante 1998 (Rodríguez 2008; Maldonado et al. 2009; Rodríguez 2014). Para esta misma reserva durante el período 1980-1997 se habían registrado solo 3 incendios y durante 1997 se registró únicamente 1 incendio, el cual afectó solo 10 ha de selva (SEMARNAT 2001).

Después de una gran cantidad de esfuerzos de supresión, la llegada de las lluvias permitió extinguir los incendios (Myers et al. 2006). Estos eventos llevaron el tema de los incendios forestales al debate sobre la conservación y manejo de los ecosistemas forestales (Méndez y Ramírez 2006). La mortalidad después de los incendios favorecidos por el Niño, ocasionaron incendios en los años siguientes (Williamson et al. 2000; Román-Cuesta et al. 2004). En 2003 y 2007 algunas áreas afectadas de la REBISE en 1998 se volvieron a quemar. A partir de entonces, el fuego se considera una de las principales amenazas para esta reserva (Jiménez y Virgen 2007; Maldonado et al. 2009).

Cambio climático

El cambio climático ya está alterando los regímenes de fuego, incrementando la frecuencia, magnitud y extensión del fuego al alterar factores como el viento, la temperatura y la precipitación (Shlisky et al. 2007; Rodríguez 2008; CONAFOR 2018). El cambio climático ha generado sequías más intensas en los trópicos, al disminuir la precipitación y aumentar estacionalidad de las lluvias, y al incrementar la temperatura (Thonicke et al. 2001; Taufik et al. 2017; Armenteras et al. 2020). Esto disminuye la humedad ambiental, de la hojarasca y del suelo. Tales condiciones propician el incremento de la carga de combustibles y el aumento de la inflamabilidad de la vegetación. Además, cuando el fuego ocurre, ocurre con una mayor frecuencia, severidad y extensión (Rodríguez 2014).

Bucles de retroalimentación positiva

Las principales causas del fuego, ya sean directas, indirectas, de origen antropogénico o natural, así como sus interacciones y el bucle de retroalimentación positiva que pueden originar se ilustran en la figura 5.2. y se resumen a continuación.

La apertura de caminos (a) permite el acceso a las selvas (b) y la colonización (c) de áreas antes inaccesibles. El fuego es utilizado (4) para crear nuevas tierras agrícolas

y ganaderas, las cuales dependen del fuego (d) para la renovación de los pastizales introducidos (3) y la remoción de los desechos agrícolas. Los caminos, la tala y las actividades agropecuarias favorecen la fragmentación de la selva (1), el incremento del efecto de borde (2), y la expansión de especies exóticas (3). En conjunto, estos factores incrementan la carga de combustibles en las selvas, y favorecen incendios forestales accidentales o intencionales. El paso de huracanes (f) genera mortalidad del arbolado (5) y la acumulación de ramas y hojas que incrementan la carga de combustibles (4). Fenómenos como el cambio climático (g) y El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, h) pueden crear condiciones de sequía extrema (6) que aumentan la inflamabilidad de los combustibles y exacerbaban los efectos de los huracanes y las quemas agropecuarias. Las STH se convierten en comunidades propensas al fuego (figura 4.2.), en donde los incendios son más frecuentes, intensos y extensos (7).

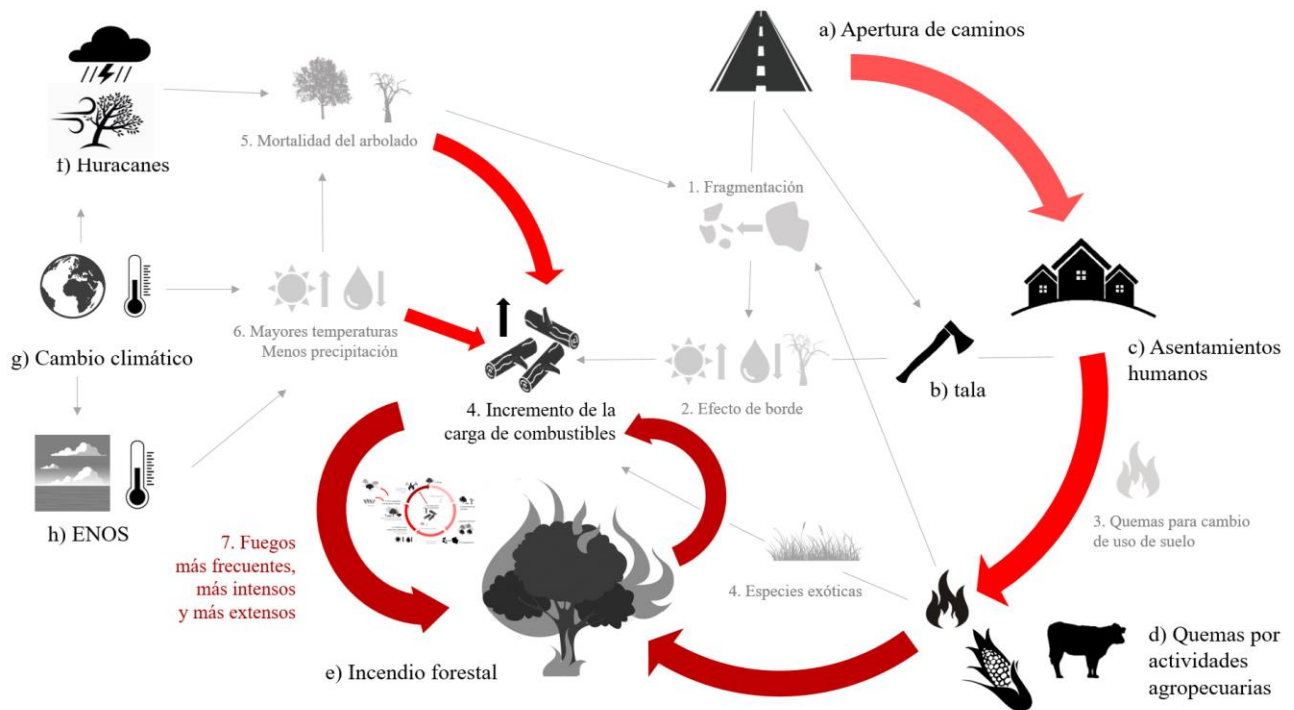


Figura 5.2. Sinergias y ciclo de retroalimentación positiva de las causas del fuego.

Capítulo VI. Restauración ecológica

El fuego es un disturbio, el cual se define como un evento repentino que modifica los atributos bióticos y los componentes abióticos de los ecosistemas. Por su parte, el nivel de modificación de los atributos después de un disturbio se denomina degradación (Pickett y White 1985). La reparación de la degradación de los ecosistemas es el punto central de la restauración ecológica (Gann et al. 2019).

En este capítulo se establecerán los conceptos de restauración ecológica y algunas implicaciones técnicas y prácticas relevantes para la restauración ecológica post fuego de las STH del sur de México, con el objetivo de recuperar los atributos y procesos ecológicos previos.

Restauración ecológica

La restauración ecológica, en su concepción más amplia y general, denomina al proceso intencional y dirigido conformado por una serie de actividades prácticas que requieren un esfuerzo social y económico a través del tiempo; y que busca controlar, mitigar o revertir en cierto grado la degradación de un ecosistema que ha sido perturbado, dañado o destruido (Vargas 2007; Gann et al. 2019).

Se puede hablar de diferentes posturas o enfoques de la restauración ecológica dependiendo del nivel de semejanza que se quiere alcanzar entre los atributos y condiciones del ecosistema degradado en relación con los atributos y condiciones del ecosistema no degradado (Vázquez et al. 1999; Jérez et al. 2011). Existen diferentes estrategias o técnicas de restauración ecológica, también llamadas actividades restaurativas, y se diferencian de acuerdo al o los atributos prioritarios que se quieren recuperar, así como por el uso o no de especies exóticas en el proceso (Bradshaw 1983; SER 2004; Vargas 2007; Fernández et al. 2010; Levy et al. 2016; Sanchún et al. 2016). Estos enfoques y estrategias se resumen en el cuadro 6.1. Este capítulo se centrará en la restauración como actividad restaurativa desde la visión fundamentalista de la restauración ecológica.

Enfoque		Actividad restaurativa	Características
Fundamentalista Retorno a condiciones similares		Restauración	Retorno a condiciones similares a las previas al disturbio (estructura, composición, funciones y SE); sólo EN; sin manejo; conservación.
No fundamentalista Obtención de un sistema diferente al original	Práctico Retorno parcial a condiciones similares; actividades productivas; EN y EE	Rehabilitación	Aumento de la productividad y capacidad de aprovechamiento; EN y EE; recuperación parcial de estructura, SE y funciones originales.
	Restauración del paisaje Obtención de un paisaje atractivo y saludable; sólo EE	Recubrimiento vegetal (o revegetación)	Obtención de cualquier cobertura vegetal (EN o EE) Retorno al estado original opcional.
		Recuperación, (reclamación o saneamiento)	Aumento de la productividad y utilidad; sólo EE; recuperación opcional de SE y funciones básicas.
		Reemplazo	Obtención de una comunidad diferente de la original; sólo EE.

SE: Servicios ecosistémicos; EN: Especies nativas; EE: Especies exóticas. Bradshaw 1983; SER 2004; Vargas 2007; Fernández et al. 2010; Levy et al. 2016; Sanchún et al. 2016.

Restauración (actividad restaurativa)

El objetivo de la restauración es el retorno a condiciones semejantes a las que existían antes de la degradación del ecosistema (Vázquez et al. 1999; Jérez et al. 2011). Sin embargo, se reconoce que los ecosistemas son sistemas dinámicos y complejos, por lo que es difícil replicar de manera exacta las condiciones pre disturbio (Balaguer 2002; Jackson y Hobbs 2009). Por eso, lo que se busca recuperar son componentes básicos de la estructura y composición, así como algunas funciones ecosistémicas que permitan crear las condiciones para que ocurra la sucesión ecológica y, con esto, volver a una de los estados o trayectorias de sucesión posibles, dentro del rango histórico y natural de variabilidad del ecosistema (Bradshaw 1983; CONAFOR 2009; Douterlungne y Ferguson 2012; Sanchún et al. 2016).

El conocimiento y entendimiento de los atributos y procesos naturales de los ecosistemas es un factor clave para poder mejorarlos y reproducirlos (Bradshaw 1983; Meli et al. 2015). El mejoramiento de los atributos de un ecosistema degradado incrementa su salud e integridad, lo que permiten su persistencia, autosuficiencia y evolución (Vargas 2007; CONAFOR 2009). Los atributos y propiedades emergentes de los ecosistemas relevantes para la restauración se resumen en el cuadro 6.2.

El proceso de restauración está conformado por una serie de actividades que incluyen la interrupción de los procesos que originan la degradación; la eliminación de las barreras bióticas y abióticas que impiden la sucesión ecológica o la regeneración natural; el restablecimiento de una cobertura vegetal a través de la incorporación natural o artificial de propágulos, lo que facilita procesos como la formación de hojarasca, el enriquecimiento del suelo, la prevención de la erosión y la atracción de fauna dispersora de semillas (SER 2004; Vargas 2007; CONAFOR 2009; Douterlungne y Ferguson 2012; Román et al. 2013; Vanegas 2016). Existen dos estrategias de restauración, la pasiva y la activa.

Restauración pasiva y activa

La restauración pasiva, también llamada regeneración natural, espontánea o no asistida se utiliza en sitios poco perturbados, localizados cerca de bordes o remanentes de vegetación, donde el suelo está poco degradado y donde existen procesos de regeneración como el rebrote, bancos y lluvia de semillas para permitir la sucesión ecológica. Consiste en eliminar las causas de disturbio y de ser necesario, los factores que impiden la regeneración natural. No requiere una alta inversión económica, por lo que puede ser aplicable a gran escala. Además, permite la obtención de una estructura, riqueza y diversidad similar a la del ecosistema original, aunque la comunidad post disturbio es vulnerable al establecimiento de especies exóticas invasivas, y su composición puede estar reducida, ya que es dependiente de las condiciones del sitio y el paisaje (Aide et al. 2000; SER 2004; Vargas 2011; Fernández et al. 2010; Holla 2012).

Cuadro 6.2. Propiedades emergentes y atributos de los ecosistemas relevantes para la restauración ecológica.

Propiedad emergente		Atributo	Descripción			
Salud ecosistémica ¹	Integridad ecológica ²	Biodiversidad	Riqueza	Número de especies presentes.		
			Diversidad	Variedad de taxones, grupos funcionales, formas de vida o variación genética.		
			Composición	Taxones presentes en una comunidad.		
	Estabilidad ³	Resistencia ⁴	Resiliencia ⁵	Funciones y procesos ⁶	Estructura	Arreglo espacial o por grupos de edad de los componentes bióticos de la comunidad (fisionomía, estratificación, distribución demográfica).
					Ciclo del agua	Circulación del agua en sus diferentes estados en el ecosistema.
					Ciclos biogeoquímicos	Circulación de elementos químicos (C, O, N, H, K, Ca, P, S) entre los componentes bióticos y abióticos del ecosistema.
					Cadena trófica	Transferencia de energía y materia entre los componentes del ecosistema.
					Interacciones biológicas	Relaciones benéficas, neutras o dañinas entre organismos.
					Sucesión ecológica	Proceso secuencial de reemplazo o desarrollo de la estructura, composición y funciones a través del tiempo después de un disturbio.
					Productividad	Tasa de generación de biomasa por el crecimiento y reproducción de seres vivos.
	Ambiente físico			Condiciones climáticas, físicas y químicas y necesarias para soportar el ecosistema.		
	Amenazas (disturbios)			Causas externas directas de perturbación (fuego, actividades productivas).		
	Servicios ecosistémicos			Contribuciones directas o indirectas al bienestar humano.		

¹Salud ecosistémica. Condición en la que los atributos están dentro de un rango “normal” de acuerdo a su desarrollo ecológico. ²Integridad ecológica: Capacidad de soportar y mantener la biodiversidad, estructura y funciones ecológicas dentro de parámetros “normales”. ³Estabilidad: Capacidad de mantener cierto estado de desarrollo a pesar de un disturbio. ⁴Resistencia: Capacidad de mantener las características estructurales y funcionales a pesar de un disturbio. ⁵Resiliencia: Grado y velocidad de retorno a las condiciones estructurales y funcionales previas al disturbio. ⁶Funciones y procesos: interacciones entre componentes bióticos y abióticos del sistema. SER 2004; Andel y Aronson 2012; Gann et al. 2019.

Por su parte la restauración activa, también llamada sucesión o regeneración asistida o dirigida, se utiliza en sitios muy degradados, donde existe erosión del suelo y donde la sucesión ecológica es muy lenta o está detenida por alguna limitante o barrera. Consiste en la eliminación de las causas de disturbio y los factores que impiden la regeneración natural, así como en la reintroducción de plantas para formar una cobertura vegetal o el enriquecimiento de especies, y en caso de ser necesario, actividades para el mejoramiento del suelo y la conectividad de los fragmentos del ecosistema. Esto acelera y garantiza la reactivación de los procesos de sucesión ecológica y permite recuperar especies que de otra forma no colonizarían el sitio perturbado. Sin embargo, requiere una alta inversión económica y bastante mano de obra durante los primeros años, además de que su planeación y ejecución son a mediano y largo plazo (Martínez-Ramos y García-Orth 2007; Holla y Aide 2010; Vargas et al. 2012; Meli et al. 2015; Sanchún et al. 2016).

Implicaciones para la restauración post fuego de las selvas húmedas del sur de México

Holla (2012) propuso un proceso para la selección de las estrategias de restauración para bosques tropicales, en el cual se evalúan diferentes factores para determinar el tipo y extensión de intervención necesaria. Este proceso de selección se modificó, se ilustra en la figura 6.1. y se describe a continuación, junto con algunas implicaciones para la restauración post fuego de las STH del sur de México.

1. Evaluación del sitio

Las características (ej. extensión, intensidad, frecuencia y severidad) del disturbio influyen en el proceso de sucesión, y por tanto en las acciones de restauración. El disturbio determina la cantidad de vegetación remanente y el grado de alteración de las condiciones actuales del ecosistema, el cual se mide a través de la calidad del sitio y la disponibilidad de propágulos (Pickett y White 1985; Martínez-Ramos y García-Orth 2007; Holla y Aide 2010). La evaluación de estos parámetros, junto con la evaluación del paisaje permite desarrollar un plan específico para tal sitio, que incluye las estrategias, el tipo de actividades a realizar y el nivel de intervención necesaria (Vargas 2007; Fernández et al. 2010; Meli y Carrasco-Carballido 2011).

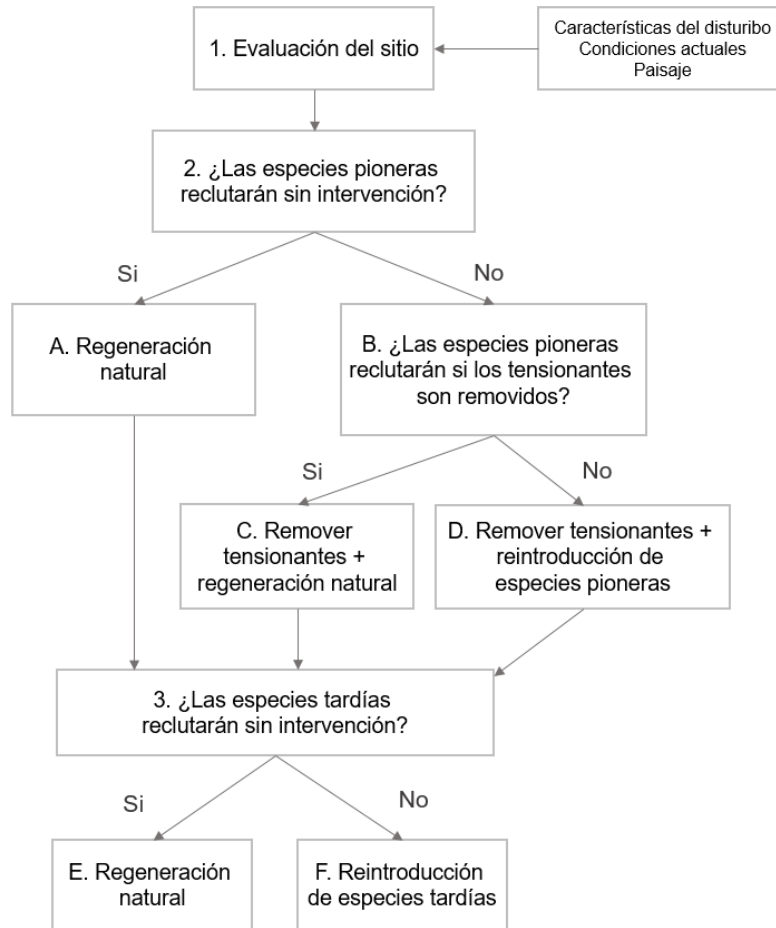


Figura 6.1. Proceso para la selección de la estrategia de restauración para bosques tropicales, modificado de Holla (2012).

Características del disturbio

Régimen de disturbios: Las características (intensidad, extensión, duración, frecuencia y severidad) de los procesos de degradación determinan la presencia y cantidad de vegetación remanente y fauna dispersora, afectan la disponibilidad de propágulos y el grado de degradación del suelo, y por tanto, afectan la velocidad de regeneración, la composición, estructura y trayectoria de la sucesión de la comunidad (Fernández et al. 2010; Holla y Aide 2010; Román et al. 2013; Vanegas 2016).

Los diferentes tipos de incendios afectan de diferente manera a las STH. Aunque durante los incendios superficiales la regeneración avanzada se pierde, algunos árboles adultos pueden sobrevivir. En cambio los incendios subterráneos, que pueden durar semanas o meses, consumen raíces y pueden matar incluso hasta los árboles de gran

tamaño, por lo que se consideran más desastrosos (Granados-Sánchez y López-Ríos 1998; Bauer et al. 2010; CONAFOR 2010). Además, las sequías marcadas, el paso previo de huracanes y eventos de El Niño extremos pueden aumentar la intensidad del fuego, y por tanto, los daños y la intervención necesaria (Villa et al. 1990; Maturana et al. 2004; Román-Cuesta et al. 2004; Rodríguez 2008).

Condiciones post disturbio

Calidad del sitio: La evaluación de la calidad y disponibilidad de micrositios incluye el análisis de variables del suelo que afectan la germinación de las semillas y el crecimiento y supervivencia de las plántula tales como la compactación, fertilidad y el contenido de materia orgánica y nutrientes; al igual que las condiciones del microclima, como la humedad relativa, temperatura ambiental y radiación (Meli 2003; Martínez-Ramos y García-Orth 2007; Fernández et al. 2010; Holla 2012).

Aunque el fuego altera las concentraciones de nutrientes, las propiedades fisicoquímicas del suelo y los parámetros de temperatura y humedad del micrositio, las especies pioneras están adaptadas para germinar en tales condiciones, por lo que la sucesión ecológica no se detiene por la modificación de estos factores (Cochrane et al. 1999; Neary et al. 2005; Rodríguez 2014).

Disponibilidad de propágulos: En los bosques tropicales perturbados la regeneración de la vegetación se da a partir de las siguientes fuentes de propágulos: el banco de semillas y lluvia de semillas; el rebrote de los meristemos en troncos, ramas, tocones y raíces sobrevivientes; y el banco de plántulas y juveniles. La disponibilidad de propágulos de cada fuente dependerá de la intensidad y extensión del disturbio (Martínez-Garza y Howe 2003; Sánchez-Sánchez et al. 2007; Vargas 2011; Holla 2012)

Banco de semillas: Los incendios afectan el banco de semillas del suelo, ya que el fuego consume las semillas que se encuentran en la hojarasca y en las capas superiores del suelo, lo que ocasiona la reducción del número de especies potenciales como del número de semillas viables (Ewel et al. 1981; Baskin y Baskin 2001; Juárez-Orozco et al. 2017). El banco de semillas post fuego se encuentra conformado por especies reclutadoras (P+) con propágulos resistentes al fuego y cuya latencia física es terminada por el mismo, así

como por semillas de especies pioneras dispersadas al sitio post fuego (Nicotra et al. 1999; Montgomery y Chazdon 2002; Rodríguez-Trejo y Fulé 2003; Pausas et al. 2004).

Lluvia de semillas: La lluvia de semillas hace referencia a la cantidad y diversidad de especies de semillas que caen por unidad de tiempo y superficie en una localidad determinada (Cubiña y Aide 2001; Martínez-Ramos y García-Orth 2007). El fuego mata árboles adultos, daña o consume flores o frutos; afecta la producción de semillas y frutos viables de los árboles sobrevivientes debido a la falta de polinizadores, el bajo vigor del árbol y un mayor estrés hídrico; lo que ocasiona la disminución de fuentes locales de semillas (Cochrane et al. 1999; Parra-Lara y Bernal-Toro 2010). Debido a que pocos animales se desplazan por lugares abiertos y perturbados, la mayoría de las semillas de esos sitios corresponde a semillas pequeñas de especies pioneras dispersadas de manera fácil por el viento (Estrada et al. 1984; Martínez-Ramos 1985).

Rebrotes: Las especies rebrotadoras (R+) son aquellas cuyos individuos sobreviven al fuego y pueden rebrotar a partir de rizomas o yemas en las raíces o el tronco (Pausas et al. 2004). El rebrote es una característica común de las especies arbóreas de bosques tropicales, sin embargo esta capacidad es variable, dependiente de la intensidad y recurrencia del fuego y otros disturbios, de las condiciones del individuo y de las condiciones ambientales, por lo que a veces no garantiza la supervivencia del árbol y el reclutamiento de más individuos (Lawes et al. 2016; Simões y Marques 2007; Maldonado 2009). Además, la proporción de especies rebrotadoras y reclutadoras varían a lo largo de gradientes ambientales y de disturbios (Bond y Midgley 2003, Clarke et al. 2015). El rebrote se observa de manera más frecuente en los bosques más secos en comparación con los bosques más húmedos; y es muy frecuente en regiones como la Península de Yucatán (Tacher y Rivera 2000; Román-Dañobeytia et al. 2014; Haas-Ek et al. 2019).

Banco de plántulas: Las especies tardías, aquellas asociadas a las etapas medias y avanzadas de la sucesión, están adaptadas a germinar y formar poblaciones agrupadas de plántulas y formas juveniles bajo la sombra (Martínez-Ramos 1985; Popma y Bongers 1988). Sin embargo, durante los incendios en los bosques tropicales, las plántulas y los individuos arbóreos juveniles son consumidos por el fuego (Maldonado et al. 2009; Juárez-Orozco et al. 2017; Vargas-Sanabria y Campos-Vargas 2018).

Tensionantes: Son los factores que impiden o desvían la sucesión ecológica al limitar el establecimiento, sobrevivencia y crecimiento de plántulas; y que una vez removidos, permiten que la regeneración natural tenga lugar (SER 2004; Vargas et al. 2007; Holla y Aide 2010). En los sitios tropicales post fuego los tensionantes más importantes son la presencia de especies invasoras agresivas (helecho *Pteridium aquilinum*), la competencia con lianas y bejucos, y la recurrencia de incendios por quemas agropecuarias (Jiménez y Virgen 2007; Martínez y Rodríguez 2008; Douterlungne y Ferguson 2012; Levy et al. 2016; Juárez-Orozco et al. 2017).

Especies invasoras: Las especies exóticas invasoras compiten directamente con las plantas nativas por recursos como nutrientes, luz, agua y espacio, por lo que su remoción facilita el establecimiento de especies arbóreas y aumenta las probabilidades de éxito de las actividades de restauración (Martínez-Ramos y García-Orth 2007; Meli y Carrasco-Carballido 2011; Vanegas 2016). Este es el caso del helecho *Pteridium aquilinum*, el cual invade los sitios recién quemados, incrementa la probabilidad de incendios y retarda la regeneración natural (Ramírez et al. 2007; Rodríguez 2014; Fernández-Méndez et al. 2016).

Lianas y bejucos: El fuego favorece el incremento de la cobertura y abundancia de lianas y bejucos, los cuales al crecer e incrementar su cobertura foliar sobre las especies arbóreas pioneras, retardan la regeneración e incrementan la inflamabilidad del bosque (Cochrane et al. 1999; Rodríguez 2008; Tabarelli et al. 2012; Juárez-Orozco et al. 2017).

Paisaje

Además de las condiciones intrínsecas del sitio, las características del paisaje y su conectividad con el sitio afectan su restauración, ya que los fragmentos de vegetación cercanos pueden actuar como una fuente potencial de propágulos mientras que las actividades que se desarrollan alrededor pueden originar más disturbios (Cochrane y Schulze 1999; Holla y Aide 2010; Sanchún et al. 2016). Las quemas agropecuarias son las principales causas y amenazas para las STH (Jiménez y Virgen 2007; Rodríguez 2008; CONAFOR 2018), y por tanto para las actividades de restauración de las mismas.

2. ¿Las especies pioneras reclutarán sin intervención?

A. Si, las especies pioneras reclutarán sin intervención.

Como se menciona en los capítulos III y IV, y de manera breve en la sección anterior, los árboles sobrevivientes, el banco de semillas resistente y estimulado por el shock térmico, los rebrotes de troncos y raíces junto con las semillas de especies pioneras de fácil dispersión conforman el bosque secundario en una proporción variable (A, figura 6.1.). Esto se debe a que a pesar de las modificaciones y alteraciones de los atributos biológicos y los parámetros ambientales, el fuego por sí mismo no detiene la sucesión ecológica.

Sin embargo, la sucesión ecológica puede detenerse después de un disturbio (Martínez-Ramos y García-Orth 2007; Meli et al. 2015; Levy et al. 2016; Sanchún et al. 2016). Si los factores de perturbación y limitantes de la regeneración persisten, las posibilidades de la regeneración de una cubierta forestal son bajas, por tanto éstas deben reducirse o ser removidas (B, figura 6.1.) (Holla y Aide 2010; Vargas 2011; Vanegas 2016). Como se mencionó, los tensionantes más comunes en los sitios post fuego son las especies exóticas, el crecimiento de lianas y bejucos y la recurrencia de incendios.

Remoción de especies exóticas: Las técnicas de remoción varían de acuerdo al tipo de especie que se desee erradicar y suele necesitarse una combinación de métodos para asegurar la eliminación o control. Se prefieren los métodos de arranque manual, sofocación con distintos materiales artificiales o biológicos y la competencia con sombra; evitando el uso de herbicidas y fuego, ya que éstos pueden tener consecuencias negativas (Fernández et al. 2010; Meli y Carrasco-Carballido 2011; Vargas 2011).

Para el caso del helecho (*Pteridium aquilinum*) se han desarrollado dos métodos para su control. El primero consiste en la supresión del helecho mediante la sombra proporcionada por plantaciones del árbol de balsa (*Ochroma pyramidale*), desarrollado a partir de técnicas tradicionales de los campesinos en la Selva Lacandona, Chiapas (Douterlunge et al. 2010, 2013; Levy et al. 2016). El segundo método fue desarrollado en el sur de la Península de Yucatán y consiste en el chapeo constante del helecho a un intervalo que disminuye conforme pasa el tiempo (cada 10 días durante los primeros dos

meses; cada 15 días durante el tercer y cuarto mes; cada 30 días del quinto al doceavo mes; y cada dos meses durante el segundo año) (Macario 2011).

Liberación: Se remueven las lianas, bejucos, hierbas que crecen alrededor o sobre los árboles sobrevivientes, juveniles y plantas existentes para permitir un mejor crecimiento y desarrollo (Meli y Carrasco-Carballido 2011).

Exclusión del fuego: La simple supresión del fuego en el sitio y la protección del sitio mediante brechas cortafuego son estrategias de restauración efectivas, ya que permiten a las especies pioneras y establecerse, crecer y competir con los pastos y helechos, comenzando el proceso de sucesión ecológica (Aide et al. 2000; Omeja et al. 2011; Macario 2011). Las quemas prescritas no son efectivas ni útiles para el manejo de combustibles en las STH. Aunque el fuego favorece el establecimiento de algunas especies maderables y reduce temporalmente el crecimiento de lianas y bejucos, crean más combustibles de los que consumen y los daños colaterales sobrepasan los beneficios (Cochrane et al. 1999; Gerwing 2001).

B. No, ¿Las especies pioneras reclutarán si los tensionantes son removidos?

En algunos casos, la remoción de los tensionantes será suficiente para que ocurra la sucesión natural (C, figura 6.1.). Sin embargo en otras ocasiones será necesaria la reintroducción artificial de especies pioneras (D, figura 6.1.). La reintroducción de árboles y la posterior formación de un dosel y hojarasca mejora el microclima, al reducir la variación térmica, incrementar la sombra y la humedad relativa; mejora la calidad de los micrositios, al incrementar los niveles de materia orgánica y nutrientes así como de la retención de agua; por último, ayuda a controlar y disminuir la densidad de pastos y otras especies invasoras. Estos cambios desencadenan, estimulan y aceleran el proceso de sucesión ecológica en las áreas degradadas; ya que se facilita el establecimiento de otras especies que no pueden establecerse en sitios abiertos y las especies introducidas son utilizadas como perchas, refugio, nidos o fuente de alimento para animales dispersores de semillas, lo que a su vez aumenta la cantidad y diversidad de propágulos (Aide et al. 2000; Martínez-Garza y Howe 2003; Román et al. 2007; Meli et al. 2015).

De las formas de propagación de plantas para restauración, la más frecuente es la reproducción por semillas en viveros locales ya que se favorece la diversidad genética, se obtiene un alto número de plántulas de buena calidad, adaptadas a las condiciones locales y resistentes a enfermedades. Además tienen un alto porcentaje de supervivencia en el sitio lo que garantiza la formación del dosel. Sin embargo, se requiere una alta inversión económica para la construcción y mantenimiento del vivero, así como para la colecta y germinación de las semillas. La propagación y siembra directa por semillas o esquejes aunque son más económicas, suelen tener mayores índices de herbivoría y mortalidad así como una formación pobre y lenta del dosel (Fernández et al. 2010; Douterlungne y Ferguson 2012; Holla 2012; Vargas et al. 2012)

3. ¿Las especies tardías reclutarán sin intervención?

Una vez que las especies pioneras se han establecido de manera natural o artificial, comienzan a existir las condiciones de sombra y humedad que permiten el establecimiento de las especies tardías (Popma y Bongers 1988; Martínez-Garza y Howe 2003; Holla y Aide 2010; Román et al. 2013)

Sin embargo, la mayoría de especies tardías no poseen la capacidad de rebrotar y sus propágulos no son resistentes al fuego (R-P-) (Martínez-Ramos et al. 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993), por lo que solo estarán presentes en la comunidad post incendio si individuos adultos sobrevivieron y lograron producir frutos y semillas, o si sus semillas son dispersadas desde otros sitios (Martínez-Garza y Howe 2003; Meli 2003; Pausas et al. 2004; Martínez 2008; Omeja et al. 2011; Holla 2012). Esto se debe a una baja capacidad propia de dispersión por el tamaño de las semillas (>1cm) y a la ausencia de animales dispersores en los sitios degradados de los cuales dependen las especies tardías (Martínez-Ramos et al. 1989; Cardoso da Silva et al. 1996; Medellín et al. 2000). Esta capacidad limitada de dispersión se acentúa conforme se incrementa la distancia al fragmento de la vegetación original (Cubiña y Aide 2001; Martínez-Ramos y García-Orth 2007; Omeja et al. 2011).

Las especies tardías comienzan a colonizar de manera natural los bosques secundarios a partir de los 15 o 30 años, aunque también puede suceder hasta 50 o 60

años después del disturbio (E, figura 6.1.). Por lo tanto, se recomiendan plantaciones de enriquecimiento de especies tardías así como para las especies raras (en términos de abundancia), ya que estas son más susceptibles a extinguirse de manera local y no se recuperan con las acciones básicas de restauración pasiva o activa. Con esto se obtiene un mayor número de especies y una composición similar a la comunidad pre disturbio, además de que se acelera el proceso de colonización, saltándose años o incluso décadas. Una vez establecidas las especies tardías atraerán dispersores que acelerarán aún más el proceso de sucesión y recuperación de especies (Aide et al. 2000; Martínez-Garza y Howe 2003; Holla 2012; Román-Dañobeytia et al. 2014).

Conclusiones

El ser humano ha alterado el régimen natural del fuego de las STH del sur de México al incrementar la frecuencia e intensidad del fuego y reducir el período de retorno del fuego de >100 años a un par de años. En México, el 98% de los incendios forestales en las selvas húmedas tienen un origen antropogénico, y se relacionan con el cambio de uso de suelo y las actividades agropecuarias. El fuego es una herramienta económica y efectiva para la eliminación de desechos agrícolas y la renovación de pastos; la cual se utiliza en los primeros meses del año, durante el período de menor precipitación anual y por tanto mayor estrés hídrico y vulnerabilidad de las STH. Debido a que las regiones tropicales se caracterizan por un mosaico de tierras de cultivo, potreros, fragmentos de bosques y vegetación secundaria es casi imposible evitar el inicio de incendios accidentales por las actividades agropecuarias. El uso correcto y responsable del fuego durante las actividades agropecuarias así como la construcción de brechas cortafuego entre los sitios agropecuarios y los fragmentos de selvas húmedas podría ayudar a disminuir el número de incendios forestales de origen agropecuario.

El uso extendido del fuego en México como una herramienta para el manejo y modificación del paisaje tiene razones históricas y actuales. El fuego como parte esencial en las actividades agrícolas se relaciona con el sistema agroforestal RTQ. Este sistema tiene raíces prehispánicas y su aplicación a baja escala se considera sustentable. Por su parte, el pastoreo fue introducido en México durante la conquista y a partir de entonces, tanto la agricultura y la ganadería se han realizado de manera masiva, extensiva y durante largos períodos de tiempo, lo que resulta en una baja productividad y una alta movilidad espacial.

El fuego y las actividades agropecuarias están estrechamente relacionadas con el desarrollo socioeconómico de las comunidades humanas. En el sur del país se observa una alta prevalencia de comunidades rurales con un alto nivel de marginación, pobreza multidimensional y dependencia a la tierra. Este proceso comienza con la creación de caminos que facilitan el acceso al bosque para la tala y la colonización de áreas antes inaccesibles. El crecimiento no controlado de los asentamientos conlleva la apertura de áreas agropecuarias dependientes del fuego, las cuales proporcionan fuentes de ignición

para incendios forestales. La mejora de las condiciones de vida, los precios justos para los productos agrícolas y ganaderos, la regulación del crecimiento poblacional y la gestión inclusiva y adecuada del territorio podrían disminuir la presión sobre el acceso a la tierra a través de la conversión de selvas en zonas de cultivo y pastoreo.

Además, eventos climáticos como los huracanes, el fenómeno El Niño y sequías provocadas por el cambio climático incrementan la vulnerabilidad y la propensión de las selvas húmedas ante los incendios forestales. Los huracanes derriban ramas, troncos y árboles por lo que incrementan la carga de combustibles. Por su parte los fenómenos de El Niño y el cambio climático pueden crear condiciones de mayor temperatura y menor precipitación las cuales incrementan la intensidad y severidad de los incendios forestales. En el contexto de cambio climático se pueden esperar eventos climáticos más extremos, los cuales requerirán la coordinación gubernamental y ciudadana para la prevención y erradicación de posibles incendios forestales después de huracanes o sequías marcadas.

Debido a la baja frecuencia del fuego como un evento natural la mayoría de las especies arbóreas de las STH no tienen adaptaciones que les permitan sobrevivir los incendios forestales. Sin embargo, se pueden observar especies e individuos arbóreos con cortezas gruesas que las protegen del fuego, con la capacidad de rebrotar a partir de las raíces o el tronco o con semillas resistentes al fuego. Es importante señalar que la mayoría de estas especies son características de sitios perturbados y de las etapas medias de la sucesión. Además, la capacidad de rebrote se ve reducida por la intensidad y frecuencia del fuego, hasta el punto en el que el rebrote es escaso y no garantiza la supervivencia del individuo. Pocas especies tardías de las selvas húmedas tienen la capacidad de rebrote o propágulos resistentes al fuego por lo que fuegos frecuentes e intensos pueden eliminar de manera local las especies tardías.

La frecuencia y abundancia de especies con la capacidad de rebrote varían a través de un gradiente de humedad y perturbación. Una alta frecuencia de disturbios como huracanes y el sistema agrícola RTQ favorece la abundancia de especies con capacidad de rebrote. Además, esta característica es más frecuente y abundante en las selvas secas y en las comunidades más estacionales de las selvas húmedas que en las comunidades selvas húmedas más perennifolias. El rebrote ha sido ampliamente

documentado en la Península de Yucatán, una región con un alto régimen de disturbios naturales (huracanes) y humanos (RTQ) y con una estacionalidad marcada de la precipitación anual. Regiones no afectadas por huracanes y con menor estrés hídrico a lo largo del año, como la Selva Lacandona en Chiapas, podrían presentar una menor frecuencia y abundancia de especies rebrotadoras. Por lo tanto, aunque se determinaron los patrones generales de respuesta al fuego dentro de las STH, el sur de México es una región vasta y heterogénea con diferentes historias de uso y ocupación así como un gradiente de humedad y de perturbación con diferentes comunidades vegetales, por lo que la localización geográfica y las características intrínsecas del sitio deben ser el punto de partida para la elaboración de planes de restauración.

Los tipos de incendios más comunes en las selvas húmedas tropicales son los superficiales y subterráneos, y se diferencian por que los segundos provocan más daños debido a que consumen más combustibles (incluyendo raíces), son más difíciles de controlar y pueden durar más tiempo. Independientemente del tipo de incendio, el fuego ocasiona la pérdida de plántulas y juveniles, y en un grado variable, el daño o muerte de individuos arbóreos adultos. El fuego también reduce la abundancia y diversidad de semillas en el suelo al consumir las semillas de las primeras capas del suelo y al dañar las semillas de especies tardías. La evaluación de la disponibilidad de propágulos post fuego (banco de semillas y lluvia de semillas; rebrotes de los meristemas en troncos, ramas, tocones y raíces sobrevivientes; y el banco de plántulas y juveniles) es un factor clave que determinará el nivel y el tipo de intervención necesaria para la restauración de sitios incendiados.

Además, los incendios forestales producen una serie de efectos en cascada que degradan la estructura, composición, reducen la baja inflamabilidad de las STH y aumentan su vulnerabilidad ante el fuego. La muerte o daño parcial de individuos ocasiona la fragmentación de las selvas, la reducción de la cobertura forestal, la apertura del dosel y la acumulación de combustibles en forma de hojas, ramas y troncos. El incremento la radiación solar y temperatura, y la disminución de la humedad a nivel del sotobosque ocasionados por el efecto de borde y la apertura del dosel desecan los combustibles forestales, inhiben la germinación de las especies tardías y favorecen la

germinación, establecimiento y abundancia de especies arbóreas pioneras, lianas, bejucos, pastos y helechos pirófilos. Todos estos cambios hacen que las STH poco inflamables se conviertan en comunidades en donde el fuego es un fenómeno más frecuente. Si el fuego no es excluido se pueden originar comunidades como helechales o sabanas las cuales se queman de manera frecuente y en las cuales las especies arbóreas menos tolerantes al fuego son excluidas.

Aunque el fuego altera las condiciones climáticas y propiedades fisicoquímicas del suelo (calidad del sitio), las semillas de especies pioneras de fácil dispersión y las semillas resistentes al fuego de especies pioneras tienen la capacidad para germinar en las condiciones post fuego e incluso se ven favorecidas por el incremento de temperatura y radiación solar. Por lo tanto, el fuego no detiene la sucesión ecológica por sí mismo. Esto disminuye el nivel de intervención necesaria, ya que la simple exclusión del fuego y la construcción de brechas cortafuegos pueden ser estrategias suficientes y efectivas para la recuperación de atributos como la estructura y la diversidad de las selvas húmedas

Sin embargo, en las comunidades post fuego las especies tardías suelen estar ausentes, debido a que la mayoría de ellas no poseen capacidad de rebrotar, sus propágulos no son resistentes al fuego, tienen una baja capacidad propia de dispersión por el tamaño de sus semillas y los animales de los que dependen para la dispersión no frecuentan sitios degradados y abiertos. Dado que las especies tardías comienzan a colonizar de manera natural los bosques secundarios a partir de los 15 o 30 años, o hasta los 50 o 60 años después del disturbio, se recomiendan plantaciones de enriquecimiento de especies tardías ya que son las más vulnerables a la extinción local.

No obstante, sí existen factores en los sitios tropicales incendiados que pueden detener la sucesión. Entre ellos están la presencia de especies invasoras agresivas, en especial el helecho *Pteridium aquilinum*, la competencia con lianas y bejucos, y la recurrencia del fuego. En estos sitios serán necesarias actividades de restauración tales como la remoción de lianas y bejucos, el control del helecho por competencia de sombra de árboles pioneros introducidos o el chapeo frecuente, y la exclusión del fuego.

Mientras mayor sea la degradación post fuego mayor será el grado de intervención necesaria. Actividades como el chapeo del helecho *Pteridium aquilinum*, la construcción

y mantenimiento de brechas cortafuego así como la vigilancia de incendios son necesarias por al menos 10 años y tienen un costo equivalentes a 400 salarios mínimos (Macario 2011). El salario mínimo en México a partir del 1° de enero del 2020 es de 123.22 MXN (STPS 2019), lo que da un costo total de 49,288 MXN por hectárea restaurada. Por su parte, la construcción y operación de un vivero, la obtención, procesado y germinado de semillas, así como el transporte, la realización de hoyos y la siembra de las plantas, el mantenimiento dos años después de la siembra y el cercado del sitio tenía un costo de 23,360 MXN para el año 2012 (Douterlungne y Ferguson 2012). La restauración es una actividad costosa que se realiza a mediano y largo plazo, por lo que el acceso y la disponibilidad de los recursos económicos pueden ser limitantes para los proyectos de restauración. Los altos costos de la restauración y el tiempo que se requiere son razones para fomentar la prevención y combate de incendios forestales.

Además del aspecto económico, la restauración debe de tomar en cuenta los aspectos sociales, políticos y legales. Por lo que se debe recordar que la ecología de la restauración es una disciplina inter y transdisciplinaria en la cual participan múltiples actores de diversos sectores.

Dado que los programas de restauración ecológica son dependientes de múltiples factores que incluyen las características del sitio antes y después del disturbio; las características propias del disturbio, como la intensidad, duración y severidad del incendio; y las condiciones sociales y económicas donde los proyectos se desarrollan, es difícil dar “recetas universales” para la restauración ecológica. En México la investigación sobre la sucesión vegetal en sitios perturbados, así como las guías y manuales acerca de la restauración ecológica de tales sitios se ha concentrado en los campos de cultivo y potreros abandonados, los cuales se caracterizan por la presencia de pastos exóticos y una baja disponibilidad de propágulos *in situ*. Sin embargo, los principios (sucesión ecológica) y las técnicas (control de especies invasoras, propagación de plantas nativas, plantaciones de enriquecimiento) de la restauración son los mismos y se pueden aplicar en los sitios post fuego en la medida en que sean necesarias.

Referencias

- Aide TM, Zimmerman JK, Pascarella JB, Rivera L, Marcano-Vega H. (2000) Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pasture: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8, 328–338
- Andel J, Aronson J. (2012). Restoration ecology. The new frontier. 2a ed. Blackwell Publishing Ltd. Reino Unido. 359 pp.
- Armenteras D, Barreto JS, Tabor K, Molowny-Horas R, Retana J. (2017). Changing patterns of fire occurrence in proximity to forest edges, roads and rivers between NW Amazonian countries. *Biogeosciences*, 14(11), 2755–2765. doi: [org/10.5194/bg-14-2755-2017](https://doi.org/10.5194/bg-14-2755-2017).
- Armenteras D, González TM, Vargas Ríos O, Meza Elizalde MC, Oliveras I. (2020). Incendios en ecosistemas del norte de Suramérica: avances en la ecología del fuego tropical en Colombia, Ecuador y Perú. *Caldasia* 42(1):1–16. doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v42n1.77353>.
- Balaguer L. (2002). Las limitaciones de la restauración de la cubierta vegetal. Ecosistemas año. XI. N°1.
- Baptiste JA, Macario PA, Islebe GA, Vargas-Larreta B, Pool L, Valdez-Hernández M, López-Martínez JO. (2019). Secondary Succession under invasive species (*Pteridium aquilinum*) conditions in a seasonal dry tropical forest in southeastern Mexico. *PeerJ* 7:e6974 <http://doi.org/10.7717/peerj.6974>
- Barlow J, Berenguer E, Carmenta R, França F. (2019). Clarifying Amazonia's burning crisis. *Global Change Biology*, 26(2), 319-321 doi:10.1111/gcb.14872
- Barlow J, Parry L, Gardner TA, Ferreira J, Aragão LEOC, Carmenta R, Berenguer E, Vieira ICG, Souza C, Cochrane MA. (2012). The critical importance of considering fire in REDD+ programs. *Biological Conservation*, 154, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.034>
- Baskin CC, Baskin JM. (2001). Seeds. Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. Academic Press. San Diego. 666 pp.

- Bauer G, Speck T, Blömer J, Bertling J, Speck O. (2010). Insulation capability of the bark of trees with different fire adaptation. *Journal of Materials Science* 45(21), 5950-5959.
- Bär A, Michaletz ST, Mayr S. (2019). Fire effects on tree physiology. *New Phytologist*, 223(4), 1728-1741.
- Beard JS. (1955). The classification of tropical American vegetation-types. *Ecology* 36(1), 89-100.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR. (1986). *Ecology: Individuals, populations, and communities*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Biggs R, Biggs HC, Dunne TT, Govender N, Potgieter ALF. (2003). Experimental burn plot trial in the Kruger National Park: history, experimental design and suggestions for data analysis. *Koedoe* 46, 1-15.
- Bond W, Midgley J. (2003). The Evolutionary Ecology of Sprouting in Woody Plants. *International Journal of Plant Sciences* 164(3), 103-114.
- Bowman DMJS, Balch JK, Artaxo P, Bond WJ, Carlson JM, Cochrane MA, Pyne SJ. (2009). Fire in the earth system. *Science*, 324 (5926), 481–484. doi:10.1126/science.1163886
- Bradshaw AD. (1983). The reconstruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 20, 1-17.
- Briones-Herrera CI, Vega-Nieva DJ, Monjarás-Vega NA, Flores-Medina F, Lopez-Serrano PM, Corral-Rivas JJ, Carrillo-Parra A, Pulgarin-Gámiz MA, Alvarado-Celestino E, González-Cabán A, Arellano-Pérez S, Álvarez-González JG, Ruiz-González AD, Jolly WM. (2019). Modeling and Mapping Forest Fire Occurrence from Aboveground Carbon Density in Mexico. *Forests*, 10, 402; doi:10.3390/f10050402
- Calderon-Aguilera LE, Rivera-Monroy VH, Porter-Bolland L, Martínez-Yrizar A, Ladah LB, Martínez-Ramos M, Alcocer J, Santiago-Pérez AL, Hernández-Arana HA, Reyes-Gómez VM, Pérez-Salicrup DR, Díaz-Nuñez V, Sosa-Ramírez J, Herrera-Silveira J, Búrquez A. (2012). An assessment of natural and human disturbance effects on

- Mexican ecosystems: current trends and research gaps. *Biodiversity and Conservation*, 21(3), 589-617.
- Cardoso da Silva JM, Uhl C, Murray CG. (1996). Plant successional, landscape management and the ecology of frugivorous birds and abandoned Amazonian pastures. *Conservation biology*, 10(2), 491-503.
- Carreón-Santos RJ, Valdez-Hernández JI. (2014). Estructura y diversidad arbórea de vegetación secundaria derivada de una selva mediana subperennifolia en Quintana Roo. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 20(1), 119-130.
- [CENAPRED] Centro Nacional de Prevención de Desastres. (2008). Series fascículos. Incendios forestales. Secretaría de gobernación. México. 44 pp. Pdf.
- [CENAPRED] Centro Nacional de Prevención de Desastres. (2014). Atlas climatológico de ciclones tropicales en México. Pdf.
- Certini G. (2005). Effects of fire on properties of forest soils: A review. *Oecologia*, 143, 1–10.
- Chapin III FS, Matson PA, Mooney H. (2002). Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer-Verlag, Nueva York.
- Chazdon RL. (2008). Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. 384-408. En: (eds). Carson, W. P. y Schitzer S. A. Tropical forest community ecology
- Chuvieco E, Giclio L, Justice C. (2008). Global characterization of FIRE activity: toward defining fire regimes from Herat observation data. *Global Change Biology*, 14, 1-15.
- Clarke PJ, Lawes MJ, Murphy BP, Russell-Smith J, Nano CEM, Bradstock R, Gunton RM. (2015). A synthesis of postfire recovery traits of woody plants in Australian ecosystems. *Science of the Total Environment*, 534, 31–42.
- Cochrane MA. (2003), Fire science for rainforests. *Nature*, 421(6926), 913–919, doi:10.1038/nature01437.

- Cochrane MA. (2002). Spreading Like Wildfire—Tropical Forest Fires in Latin America and the Caribbean: Prevention, Assessment and Early Warning (United Nations Environment Programme (UNEP), Mexico City, 2002);
- Cochrane MA. (2009). Tropical fire ecology. Climate change, land use and ecosystem dynamics. Praxis publishing Ltd, Chichester, UK. 695 pp.
- Cochrane MA, Schulze MD. (1999). Fire as a recurrent event in tropical forests of the Eastern Amazon: effects on forest structure, biomass and species composition. *Biotropica*, 31, 2–16.
- Cochrane MA, Alencar A, Schulze MD, Souza CM, Nepstad DC, Lefebvre P, Davidson, EA. (1999). Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science*, 284(5421), 1832-1835.
- Cochrane MA, Laurance WF. (2002). Fire as a large-scale edge effect in Amazonian forests. *J. Trop. Ecol.* 18, 311–325.
- [CONAFOR] Comisión Nacional Forestal. (2009). Restauración de ecosistemas forestales. Guía básica para comunicadores. Comisión Nacional Forestal. 63 pp. Pdf.
- [CONAFOR] Comisión Nacional Forestal. (2010). Incendios forestales. Guía práctica para comunicadores. 56 pp. Pdf.
- [CONAFOR] Comisión Nacional Forestal. (2018). Programa de manejo del fuego 2019. Gerencia de manejo de fuego. 63 pp. Pdf.
- [CONAFOR] Comisión Nacional Forestal. (2020). Informe de cierre de temporada 2019. Programa de manejo del fuego. Centro nacional de manejo de manejo.
- [CONANP] Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. (2011). Estrategia y lineamientos de manejo de fuego en áreas naturales protegidas. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2ª ed. Pdf. 35 pp.
- [CONEVAL] Consejo Nacional de Evaluación de la Política de Desarrollo Social. (2019). Diez años de medición de pobreza multidimensional en México: avances y

- desafíos en política social Medición de la pobreza serie 2008-2018. Resumen ejecutivo. Pdf. <https://www.coneval.org.mx/Medicion/Paginas/PobrezaInicio.aspx>
- Cubiña A., Aide TM. (2001). The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33, 260-267.
- Douterlungne D, Ferguson BC. (2012). Manual de Restauración Ecológica Campesina para la Selva Lacandona. El Colegio de la Frontera Sur. México. 94 pp.
- Douterlungne DS, Levy-Tacher SI, Golicher DJ, Román F. (2010). Applying indigenous knowledge to the restoration of degraded tropical rain forest dominated by bracken. *Restoration Ecology*, 18(3), 322-329.
- Douterlungne D, Thomas E, Levy-Tacher S. (2013). Fast-growing pioneer tree stands as rapid and effective strategy for bracken elimination in the neotropics. *Journal of Applied Ecology*, 50(5), 1257-1265.
- Duckworth JC, Kent M, Ramsay PM. (2000). Plant functional types: An alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography* 24, 515-542.
- Ellyett CD, Fleming AW. (1974). Thermal infrared imagery of the burning mountain coalfire. *Rem. Sens. Environ.* 3, 79–86
- Escobar GJA. (2013). Monitoreo de los efectos del fuego y la regeneración natural de la vegetación en la Reserva de la Biósfera de Sian ka'an. Proyecto de estancia pre-profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 58 pp. (inédito). Citado en Rodríguez (2014).
- Estrada A, Coates-Estrada R. (1984). Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6, 77-91.
- Ewel JJ, Berish C, Brown B, Price N, Raich J. (1981). Slash and burn impacts on a Costa Rican wet forest site. *Ecology* 62, 816-829.
- Ewel J. (1980). Tropical succession: manifold routes of maturity. *Biotropica*.12:2-7.

- Farfán GM, Pérez-Salicrup D, Flamenco-Sandoval A, Nicasio-Arzeta S, Mas J, Ramírez I. (2018). Modeling anthropic factors as drivers of wildfire occurrence at the Monarch Butterfly Biosphere. *Madera y Bosques*, 24(3), e2431591
- Fahring L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487-515.
- Fernández I, Morales N, Olivares L, Salvatierra J, Gómez M, Montenegro G. (2010). Restauración ecológica para ecosistemas nativos afectados por incendios forestales. Pontificia Universidad de Católica de Chile. Gobierno de Chile. Corporación forestal nacional.
- Fernández-Méndez F, Velasco-Salcedo VM, Guerrero-Contecha J, Galvis-Rueda M, Viana NA. (2016). Recuperación ecológica de áreas afectadas por un incendio forestal en la microcuenca tintales (Boyacá, Colombia). *Colomb. For.* 19(2), 143–160. doi: <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2016.2.a02>.
- Fine PVA. (2002) The invisibility of tropical forests by exotic plants. *Journal of Tropical Ecology* 18, 687–705
- Gangopadhyay PK, Lahiri-Dutt K, Saha K. (2006). Application of remote sensing to identify coalfires in the Raniganj Coalbelt, India. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 8(3), 188-195.
- Gann GD, McDonald T, Walder B, Aronson J, Nelson CR, Jonson J, Hallett JG, Eisenberg C, Guariguata MR, Liu J, Hua F, Echeverría C, Gonzales E, Shaw N, Decler K, Dixon KW. (2019). International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restoration Ecology* 27(S1): S1–S46.
- García CX, Rodríguez SB, Chavelas PJ. (2009). Regeneración natural en sitios afectados por incendios forestales en un ecosistema tropical. En: Flores GJG (ed). Impacto ambiental de los incendios forestales. MundiPrensa-Instituto Nacional de Investigaciones Forestales-Colegio de Posgraduados. México DF. 153-164.
- Gerhard K, Hytteborn H. (1992). Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forest. *J. Veg. Sci.*, 3, 361-364.

- Gerwing JJ. (2001). Testing liana cutting and controlled burning as silvicultural treatments for a logged forest in the eastern Amazon. *J. Appl. Ecol*, 38, 1264-1276.
- Gómez PA, Vázquez YC. (1985). Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálido-húmedas de México. En: Gómez PA, Del Amo S (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Alhambra Mexicana, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Vol 2. 1-25.
- Gómez-González S, Paula S, Cavieres L, Pausas J. (2017). Postfire responses of the woody flora of Central Chile: Insights from a germination experiment. *PLOS ONE* 12(7):e0180661
- Gómez-Pompa A. (1971). Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica*, 3, 125-135.
- Gómez-Pompa A, Vázquez-Yanes C. (1985). Estudios sobre la regeneración de selvas en regiones cálidohúmedas de México. En: Gómez-Pompa A, Del Amo RS. (eds.), Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México (pp. 1-25). Xalapa, Veracruz: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- Gould KA, Fredericksen TS, Morales F, Kennard D, Putz FE, Mostacedo B, Toledo M. (2002). Post-fire tree regeneration in lowland Bolivia: implications for fire management. *Forest ecology and management*, 165(1-3), 225-234.
- Granados-Sánchez D, López-Ríos GF. (1998). Ecología del fuego. *Revista Chapingo Sene Ciencias Forestales y del Ambiente*, 4(1), 193-206.
- Haas-Ek MA, González-Valdivia NA, De Jong BHJ, Ochoa-Gaona S, Aryal DR. (2019). Rebrote arbóreo en la regeneración del bosque tropical de Calakmul, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*, 67(1), 164-181
- Holla KD. (2012). Restoration of tropical forests. 103-114. En: Andel J, Aronson J (eds.). Restoration ecology. The new frontier. 2a ed. Blackwell Publishing Ltd. Reino Unido. 359 pp.

- Holla KD, Aide TM. (2010). When and where to actively restore ecosystems? *Forest Ecology and Management*, 261(10), 1558-1563. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.004>
- Ibarra-Manríquez G, Cornejo-Toledo G. (2010). Diversidad de frutos de los árboles del bosque tropical perennifolio de México. *Acta Botanica Mexicana* 90:51-104.
- Islebe GA, Torrescano-Valle N, Valdez-Hernández M, Tuz-Novelo M, Weissenberger H. (2009). Efectos del impacto del huracán Dean en la vegetación del sureste de Quintana Roo, México. *Foresta Veracruzana* 11, 1405-7247.
- Islebe GA, Sánchez-Sánchez O, Valdéz-Hernández M, Weissenberger H. (2015). Distribution of vegetation types. En: Islebe GA, Calmé S, León-Cortes JL, Schmook B. (eds.). *Biodiversity and conservation of the Yucatan Peninsula*. Cham: Springer, 39–53.
- Jackson ST, Hobbs RJ. (2009). Ecological restoration in the light of ecological history. *Science* 325, 567–569.
- Jardel EJ, Pérez-Salicrup D, Alvarado E, Morfín RJE. (2014). Principios y criterios para el manejo del fuego en ecosistemas forestales: guía de campo. Comisión Nacional Forestal. Guadalajara, Jalisco, México.
- Járuegui E, Vidal J, Cruz F. (1980). Los ciclones y tormentas tropicales en Quintana Roo durante el período 1871-1978. En: memorias del Simposio Quintana Roo: Problemática y perspectiva. Cancún, Quintana Roo, México. Octubre 7-11, 1980. SAG. Pp 47.64
- Jérez M, Quevedo A, Moret AY, Plonczak M, Garay V, Vincent L, David SJ, Rodríguez P. (2011). Regeneración natural inducida y plantaciones forestales con especies nativas: potencial y limitaciones para la recuperación de bosques tropicales degradados en los llanos occidentales de Venezuela. En: *La restauración Ecológica en Venezuela: Fundamentos y Experiencias*, Chapter: Regeneración natural inducida y plantaciones forestales con especies nativas: potencial y limitaciones para la recuperación de bosques tropicales degradados en los llanos

occidentales de Venezuela, Publisher: Ediciones IVIC, Ed. Herrera F. e I. Herrera.
Pp.23-48

Jiménez FJG, Virgen MC. (2008). Atención a incendios forestales en las reservas de la biosfera El Ocote, La Encrucijada y La Sepultura en Chiapas. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Ecobiosfera El Triunfo S.C. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. FR001. México D. F. 29 pp. pdf.

Juárez-Orozco SM, Siebe C, Fernández FD. (2017). Causes and Effects of Forest Fires in Tropical Rainforests: A Bibliometric Approach. *Tropical Conservation Science* 10, 1–14. DOI: 10.1177/1940082917737207

Keeley J. (2009). Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, 18,116-126.

Köppen W, Geiger R. (1936). Das geographische System der Klimate

Koyoc L, Mendoza J, Pérez J, Torrescano N. (2015). Efectos de perturbación antrópica en Petenes de selva en Campeche, México. *Acta Botánica Mexicana*, 110, 89-103. doi: <https://doi.org/10.21829/abm110.2015.189>

Lawes M, Keith D, Bradstock R. (2016). Advances in understanding the influence of fire on the ecology and evolution of plants: a tribute to Peter J. Clarke. *Plant Ecology*, 217, 597-605.

Levy TS, Aguirre JR, Vleut I, Roman F, Perales H, Zuñiga J, Gonzalez-Espinosa M, Dominguez A, Caso M, Herrera JM, Ramirez-Marcial N, Gaudry KH, Pignataro G, Sanchez A, Macario P. (2016). Experiencias y perspectivas para la rehabilitación ecológicas en zonas de amortiguamiento de las areas naturales protegidas Montes Azules (Chiapas) y Calakmul (Campeche). En: Ceccon E, Martínez-Garza C. Experiencias mexicanas en la restauración de los ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México, Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias; Universidad Autónoma del Estado de Morelos; Ciudad de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- López KM. (2009). Monitoreo y seguimiento de incendios forestales usando tecnología satelital. Instituto Nacional politecnico, UPIBI. Mexico, D.F.
- López-Portillo J, Keyes M, González A, Cabrera E, Sánchez O. (1990). Los incendios de Quintana Roo: catástrofe ecológica o evento periódico? *Ciencia y Desarrollo* 91, 43- 57.
- Macario PA. (2011). Método para la restauración de áreas invadidas por el helecho *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, en el sur de Quintana Roo. El Colegio de la Frontera Sur, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Red de Espacios de Innovación Socioambiental. Pdf. 13 pp.
- Maldonado MML, Rodríguez TDA, Guízar NE, Velázquez MJ, Nájuez JS. (2009). Reducción en riqueza de especies arbóreas por incendios en la Reserva Selva El Ocote, Chiapas. *Ciencia Forestal en México*, 34(106), 127-148.
- Manson RH, Jardel-Peláez EJ, Escalante-Sandoval C. (2009). Perturbaciones y desastres naturales: impactos sobre las ecorregiones, la biodiversidad y el bienestar socioeconómico. En: *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, pp. 131-184.
- Martínez DR, Rodríguez TDA. (2008). Los Incendios Forestales en México y América Central. In: *Memorias del Segundo Simposio Internacional Sobre Políticas, Planificación y Economía de los Programas de Protección Contra Incendios Forestales: Una Visión Global*. Conafor-Universidad Autónoma Chapingo. Abril 2008. Córdoba, España. pp. 767-769.
- Martínez RM. (2008). Grupos funcionales, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 365-412.
- Martínez-Garza C, Howe HF. (2003). Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology*, 40(3), 423-429.
- Martínez-Ramos M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa A, del

- Amo S (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México. Editorial Alhambra, México, pp. 191-239.
- Martínez-Ramos M, García-Orth X. (2007). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Bol.Soc.Bot.Méx.* 80(Suplemento), 69-84.
- Martínez-Ramos M, Álvarez-Buylla E, Sarukhán J. (1989). Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70,555-558.
- Maturana J, Bello M, Manley M. (2004). Antecedentes históricos y descripción del fenómeno El Niño, Oscilación del Sur. El Niño-La Niña, 2000, 13-27. En: Avaria S., J. Carrasco, J. Rutllant Y E. Yáñez. (eds.). 2004. El Niño-La Niña 1997-2000. Sus Efectos en Chile. CONA, Chile, Valparaíso. pp. 13-27
- Medellín R, Equihua M, Amin MA. (2000). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 14, 1666-1676.
- Meli P. (2003). Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia*, 28(10), 581-589.
- Meli P, Carrasco-Carballido V. (2011). Restauración ecológica de riberas. Manual para la recuperación de la vegetación ribereña en arroyos de la Selva Lacandona. Corredor Biológico Mesoamericano México Serie Diálogos Número 5 Conabio.
- Meli P, Aguilar-Fernández R, Carabias J. (2015). Restauración ecológica en Marqués de Comillas. En: Carabias J, de la Maza J, Cadena R (Coords.). Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos. Natura y Ecosistemas Mexicanos.
- Méndez A, Ramírez GM. (2006) .Programa para la atención de un incendio forestal en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada en Chiapas. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. ER001. México DF.
- Miranda F, Hernández-X. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29-179.

- Miranda F. (1958). Estudios acerca de la vegetación. En: Beltrán E. (Ed.). Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. México. D.F. pp.213-272.
- Montenegro G, Ginocchio R, Segura A, Keeley J, Gómez M. (2004). Regímenes de incendios y respuestas de la vegetación en dos regiones de clima Mediterráneo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77, 455-464.
- Montgomery R, Chazdon R. (2002). Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 131, 165-174.
- Myers RL. (2006). Living with Fire-Sustaining Ecosystems & Livelihoods through Integrated Fire Management. TNC, Tallahassee, FL, 28 pp.
- Nájera DA. (2013). El fuego en la naturaleza. Secretaría de medio ambiente. Gobierno de Chihuahua. 8 pp. Pdf.
- Navarro-Martínez A, Durán-García R, Méndez-González M. (2012). El impacto del huracán Dean sobre la estructura y composición arbórea de un bosque manejado en Quintana Roo, México. *Madera y Bosques*, 18(1), 57–76.
- Neary D, Ryan K, DeBano L. (2005). Wildland fire in ecosystems: effects of fire on soils and water. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-42-vol.4. 250 p. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, UT, Estados Unidos
- Nepstad DC, Veríssimo A, Alencar A, Nobre C, Lima E, Lefebvre P, Schlesinger P, Potter CS, Moutinho P, Mendoza E. (1999). Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature*, 398, 505-508.
- Nicotra A, Chazdon R, Iriarte S. (1999). Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, 80(6), 1908-1926.
- Noble IR, Slatyer RO. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 43(1/2), 2-21.
- Núñez XC, Ruiz LV, García CG. (2014). Black carbon and organic carbon emissions from wildfires in Mexico. *Atmósfera*, 27(2), 165-172.

- Ocampo-Zuleta K, Bravo S. (2019). Reclutamiento de especies leñosas en bosques tropicales expuestos a incendios: una revisión. *Ecosistemas*, 28(1):106-117. Doi.: 10.7818/ECOS.1642
- Omeja PA, Lwanga JS, Obua J, Chapman CA. (2011). Fire control as a simple means of promoting tropical forest restoration. *Tropical Conservation Science*, 4, 287–299.
- Otterstrom S, Schwartz W, Velázquez-Rocha I. (2006). Responses to fire in selected tropical dry forest trees. *Biotropica*, 38(5), 592-598.
- Parra-Lara Á, Bernal-Toro F. (2010). Incendios de cobertura vegetal y biodiversidad: una mirada a los impactos y efectos ecológicos potenciales sobre la diversidad vegetal. *El Hombre y la Máquina*, 35, 67-81.
- Pausas J, Bradstock R, Keith D, Keeley J. (2004). Global change of terrestrial ecosystems. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85(4),1085-1100.
- Pausas JG, Keeley JE. (2014). Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fireprone ecosystems. *New Phytol*, 204, 55–65.
- Peterson D, Dodson E., Harrod R. (2007). Assessing the effectiveness of seeding and fertilization treatments for reducing erosion potential following severe wildfires. In: Butler, B.W.; Cook, W. (comps.). *The fire environment – innovations, management, and policy; conference proceedings*. 26-30
- Pickett STA, White PS. (1985). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic, San Diego, California. 472 p.
- Pivello VR. (2011). The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: Past and present. *Fire Ecology*, 7(1), 24–39.
- Popma F, Bongers F. (1988). The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*, 4, 625-632.
- Pyne SJ. (1997). *World Fire: The Culture of Fire on Earth* (Univ. Washington Press, Seattle, Washington).

- Quintana-Ascencio PF, González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Domínguez-Vázquez G, Martínez-Ico M. (1996). Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 28, 192-209
- Ramírez TMR, Pérez GB, Orozco SAD. 2007. Helechos invasores y sucesión secundaria post-fuego. *Ciencias* 85: 18-25.
- Ramírez-Barajas PJ, Islebe GA, Torrescano-Valle N. (2012). Perturbación post-huracán Dean en el hábitat y la abundancia relativa de vertebrados mayores de la Selva Maya, Quintana Roo, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(4), 1194-1207.
- Randrianarison A, Schlaepfer R, Mills R, Hervé D, Razanaka S, Rakotoarimanana V, Buttler A. (2015). Linking historical land use to present vegetation and soil characteristics under slash-and-burn cultivation in Madagascar. *Applied Vegetation Science*, 19, 40–52.
- Ressl R, Lopez G, Cruz I, Colditz RR, Schmidt M, Ressler S, Jiménez R. (2009). Operational active fire mapping and burnt area identification applicable to Mexican Nature Protection Areas using MODIS and NOAA-AVHRR direct readout data. *Remote Sens. Environ*, 113, 1113–1126.
- Reyes VOL, Colli CJM. (2009). Diagnóstico de combustibles forestales en el área de conservación El Zapotal, Municipio de Tizimín, Yucatán. Tesis profesional. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo. Estado de México. 58 pp.
- Ribeiro FAA, Adams C, Manfredini S., Aguilar, R., & Neves, W. A. (2015). Dynamics of soil chemical properties in shifting cultivation systems in the tropics: A meta-analysis. *Soil Use and Management*, 31, 474–482.
- Robichaud P, Beyers J, Neary D. (2000). Evaluating the effectiveness of postfire rehabilitation treatments. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-63. Fort Collins: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 85 pp.

- Rodríguez FC, Vera CG, Carrillo AF, Chavelas PJ, Escoto PJC, Paraguirre LC. (1989). Evaluación de daños en la zona afectada por el huracán “Gilberto” y el incendio ocurrido en el presente año. CIFAP-Méx. (Inédito). Citado en Rodríguez (2014).
- Rodríguez TDA. (2008). Fire Regimes, Fire Ecology, and Fire Management in Mexico. *Ambio: a Journal of the Human Environment*, 37(7), 548-556. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-37.7.548>
- Rodríguez TDA. (2014). Incendios de Vegetación: Su Ecología, Manejo e Historia. México; Colegio de Post Graduados: Chapingo, Mexico. p. 814
- Rodríguez-Trejo DA, Fulé PZ. (2003). Fire ecology of mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire*, 12, 23-37. 10.1071/WF02040
- Román DFJ, Levy TS, Rogelio ARJ, Sánchez GA. (2013). Árboles de la Selva Lacandona útiles para la restauración ecológica. Comisión Nacional Forestal, El Colegio de la Frontera Sur. 89 pg. Pdf.
- Román-Cuesta, RM, Gracia M, Retana J. (2003). Environmental and human factors influencing fire trends in ENSO and non-ENSO years in tropical Mexico. *Ecological Applications*, 13(4), 1177-1192.
- Román-Cuesta RM, Retana J, Gracia, M. (2004). Fire trends in tropical Mexico: a case study of Chiapas. *Journal of Forestry*, 102(1), 26-32.
- Román-Cuesta RM, Martínez JV. (2006). Effectiveness of protected areas in mitigating fire within their boundaries: case study of Chiapas, México. *Conservation Biology*, 20(4), 1074-1086.
- Román-Dañobeytia, FJ, Levy-Tacher SI, Macario-Mendoza P, Zúñiga-Morales J. (2014). Redefining secondary forests in the Mexican Forest Code: Implications for management, restoration, and conservation. *Forests*, 5(5), 978-991.
- Rosales SY. (2019). Estimación de áreas afectadas por incendios forestales y dispersión de aerosoles emitidos. Tesis de maestría en Geociencias Aplicadas. Instituto

Potosino De Investigación Científica Y Tecnológica, A.C. Posgrado En Geociencias Aplicadas. San Luis Potosí, S.L.P.

Rowe JS. (1981). Concepts of fire effects on plant individuals and species. En: Wein RW, Maclean DA (eds.). The role of fire in northern circumpolar ecosystems. Wiley and Sons. New York, NY, USA. pp. 135-154.

Rzedowski J, Huerta L. (1978). Vegetación de México. Editorial Limusa. México.

Sánchez SO, Islebe G. (1999). Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 8(1), 29-38. DOI 10.1046/j.1365-2699.1999.00317.x. Sánchez-Sánchez et al. 2007;

Sánchez-Sánchez O, Islebe GA, Valdez-Hernández M. (2007). Flora arborea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana*, 9, 17–26.

Sánchez-Sánchez O, Islebe GA, Ramírez-Barajas PJ, Torrescano-Valle N. (2015). Natural and Human Induced Disturbance in Vegetation. 153-167. En: Islebe GA, Calmé S, León-Cortés JL, Schmook B (eds.). Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula. Springer.

Sanchún A, Botero R, Morera A, Obando G, Russo RO, Scholz C, Spinola M. (2016). Restauración funcional del paisaje rural: manual de técnicas. UICN, San José, Costa Rica. XIV + 436p.

[SEMARNAT] Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2000). Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México, D. F. México. 220 p

[SEMARNAT] Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2001). Programa De Manejo De La Reserva De La Biosfera Selva El Ocote. Comisión Nacional De Áreas Naturales Protegidas. 144 pp. Pdf.

[SEMARNAT] Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2005). Evaluación del riesgo de incendios forestales por el Huracán “Wilma”, 2005, Quintana Roo. Semarnat. Zapopan, Jalisco. 57 pp.

- [STP] Secretaría del Trabajo y Previsión Social. (2019). Boletín Número 219/2019. <https://www.gob.mx/stps/prensa/con-aumento-de-20-al-salario-minimo-para-2020-mexico-tiene-las-bases-para-crecer-afirma-presidente-lopez-obrador-230226#:~:text=Durante%20su%20intervenci%C3%B3n%2C%20la%20secretari a,176.22%20a%20185.56%20pesos%20diarios>. Consultado el 07/07/2020.
- [SER] Society for Ecological Restoration (2004). Principios de SER Internacional sobre la restauración ecológica. Grupo de trabajo sobre ciencia y política. www.ser.org y Tucson, Arizona, 15 pp.
- Shakesby R, Doerr S. (2006). Wildfire as a hydrological and geomorphological agent. *Earth-Science Reviews*, 74, 269-307.
- Shlisky A, Waugh J, González P, González M, Manta M, Santoso H, Alvarado-Celestino E, Nuruddin AA. (2007). Fire, Ecosystems and People: Threats and Strategies for Global Biodiversity Conservation. GFI Technical Report 2007–2. TNC, Arlington, VA, 20 pp.
- Simões CG, Marques MCM. (2007). The Role of Sprouts in the Restoration of Atlantic Rainforest in Southern Brazil. *Restoration Ecology*, 15(1), 53–59 53.
- Snook LK. (2000). Regeneración y crecimiento de la caoba (*Swietenia macrophylla* King) en las selvas de Quintana Roo. *Rev. Ciencia Forestal en México*, 25(87), 59-76.
- Stott P. (2000). Combustion in tropical biomass fires: a critical review. *Prog. Phys. Geogr.*, 24, 355–377.
- Tabarelli M, Perez CA, Melo FPL. (2012). The “few winners and many losers” paradigm revisited: Emergent prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation* 155, 136-140.
- Tacher S, Rivera J. (2000). El aprovechamiento agrícola intensivo de los Hubchés (Acahuals o comunidades secundarias) de Yucatán. *Revista Geográfica*, 128, 79-103.

- Taufik M, Torfs PJ, Uijlenhoet R, Jones PD, Murdiyarso D, Van Lanen HA. (2017). Amplification of wildfire area burnt by hydrological drought in the humid tropics. *Nature Climate Change*, 7(6), 428–431. doi:10.1038/nclimate3280
- [TNC] The Nature Conservancy. (2004). *Fire, Ecosystems & People*. TNC, Tallahassee, FL, 9 pp.
- [TNC, CAMAFU] The Nature Conservancy y la Comunidad de Aprendizaje de Manejo del Fuego. (2012). Modelo ecológico del fuego para el Ocote. <https://www.camafu.org.mx/modelo-ecologico-del-fuego-para-el-ocote/>
- Thonicke K, Venevsky S, Stich S, Cramer W. (2001). The role of fire disturbance for global vegetation dynamics : Coupling fire into a dynamic global vegetation model. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 661-677.
- [UACH-CONAFOR] Universidad Autónoma de Chapingo, Comisión Nacional forestal. (2008). Programa de prevención y combate de incendios forestales y manejo del fuego en las áreas afectadas por el Huracán Dean en el sureste de México. Repórte inédito. Citado en Rodríguez (2014).
- Van Marle MJE, Field RD, van der Werf GR, Estrada IA, Houghton RA., Rizzo LV, Paulo A, Tsigaridis K. (2017). Fire and deforestation dynamics in Amazonia (1973-2014). *Global Biogeochemical Cycles*, 31(1), 24–38. doi:10.1002/2016gb005445
- Van Nieuwstadt MGL, Sheil D, Kartawinata K. (2001). The ecological consequences of logging in the burned forests of East Kalimantan, Indonesia. *Conserv. Biol.* 15, 1183–1186.
- Vargas-Sanabria D, Campos-Vargas C. (2018). Modelo de vulnerabilidad ante incendios forestales para el Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED*, 10(2), 435-446.
- Vanegas LM. (2016). Manual de mejores prácticas de restauración de ecosistemas degradados, utilizando para reforestación solo especies nativas en zonas prioritarias. CONAFOR, CONABIO, GEF-PNUD. México. 158 p.

- Vargas RO. (2007). Guía metodológica para la restauración ecológica del bosque alto andino. Grupo de restauración ecológica. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Convenio Interinstitucional Acueducto de Bogotá – Jardín Botánico – Secretaría Distrital de Ambiente. Pdf.
- Vargas RO, (2011). Restauración ecológica: biodiversidad y conservación. *Acta biológica colombiana*, 16(2), 221-246.
- Vargas RO, Díaz JE, Triana SP, Reyes PB, AGR. (2012). Guías técnicas para la restauración ecológica de los ecosistemas de Colombia. Grupo de Restauración Ecológica GREUNAL Departamento de Biología Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia Bogotá D. C. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Pdf.
- Vázquez-Yanes C, Batis AI, Alcocer SMI, Gual DM, Sánchez DC. (1999). Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM.
- Vázquez-Yanes C, Orozco-Segovia A. (1993). Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24, 69-87.
- Vega-Nieva DJ, Nava-Miranda MG, Calleros-Flores E, López-Serrano PM, Briseño-Reyes J, López-Sánchez C, Corral-Rivas JJ, Montiel-Antuna E, Alvarado-Celestino E, González-Cabán A, Cruz I, Ressler R, Cortes-Montaña C, Pérez-Salicrup D, Jardel-Pelaez E, Jiménez E, Arellano-Pérez S, Álvarez-González JG, Ruiz-González AD. (2017). Temporal patterns of fire density by vegetation type and region in Mexico and its temporal relationships with a monthly satellite fuel greenness index. http://forestales.ujed.mx/incendios/incendios/pdf/4-VegaD_etal_REV_15Feb17_FireEcology_2017.pdf
- Vidal R. (2005). Las regiones climáticas de México. Instituto de Geografía, UNAM. México, D.F.
- Villa SAB, Hernández OEA, Sosa CVE (eds). (1990). Plan de manejo silvícola integral de la zona norte de Quintana Roo. AMPFAC. México DF. 100 pp.

- Whigham DF, Olmsted I, Cabrera CE, Harmon, ME. (1991). The impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan Peninsula. *Biotropica* 23(4a), 443-441.
- Williamson B, Laurance W, Oliveira A, Delamonica P, Gascon C, Lovejoy T, Pohl L. (2000). Amazonian tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conservation Biology*, 14, 1538–42.
- Xaud HAM, Martins F, Dos Santos JR. (2013). Tropical forest degradation by mega-fires in the northern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 294, 97–106. doi:10.1016/j.foreco.2012.11.036
- Xelhuantzi CJ, Flores GJG, Chávez DAA. (2011). Análisis comparativo de cargas de combustibles en ecosistemas forestales afectados por incendios. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 2(3): 37-52.
- Zúñiga-Vásquez JM, Cisneros-González D, Pompa-García M, Rodríguez-Trejo DA, Pérez-Verdín G. (2017). Spatial modeling of forest fires in Mexico: an integration of two data sources. *Bosque*, 38(3), 563-574. DOI: 10.4067/S0717-92002017000300014

Anexos

Cuadro A.1. Efectos principales del fuego, evaluación y estrategias de restauración post fuego.					
Evaluación		Característica	Efectos principales del fuego	Estrategia restauración	
Evaluación del sitio	Condiciones post disturbio	Calidad del micrositio	Variables fisicoquímicas del suelo	Pérdida de nutrientes, mayor compactación e hidrofobicidad.	Formación de dosel y hojarasca por medio del establecimiento natural o artificial de árboles
			Condiciones del microclima	Incremento de luz y temperatura, disminución de la humedad.	
		Disponibilidad de propágulos	Banco y lluvia de semillas	Pérdida de especies tardías y no resistentes (P-). Estimulación de semillas resistentes (P+), germinación de especies pioneras de fácil dispersión	Plantaciones de enriquecimiento de especies tardías y no resistentes (R-P-)
			Banco de plántulas y juveniles	Pérdida de plántulas y juveniles	
			Rebrote de raíces troncos y juveniles	Capacidad de rebrote disminuye con el incremento de la intensidad, frecuencia y tipo de incendio	
		Tensionantes	Helecho (PA)	Estimulación del crecimiento del helecho PA, lianas y bejucos, los cuales incrementan la inflamabilidad del sitio y retarda o detiene la sucesión.	Control por sombra o chapeo
			Lianas y bejucos		Remoción de lianas y bejucos
			Fuego	Degradación general, incremento de la inflamabilidad de la selva.	Vigilancia, suspensión y combate del fuego en el sitio, construcción de brechas cortafuego
		Régimen del disturbio	Tipo de incendio	Los incendios subterráneos causan más daños que los superficiales.	
	Frecuencia		A mayor frecuencia mayor degradación y menor recuperación.		
	Intensidad		A mayor intensidad mayor degradación y menor recuperación.		
	Paisaje	Actividades productivas	Fuente de disturbios (fuego)	Mejorar la conectividad del paisaje	
		Remanentes de vegetación	Fuente de propágulos		

P-: Propágulos no resistentes al fuego; P+: Propágulos resistentes al fuego; R-: Especies no rebrotadoras; PA=*Pteridium aquilinum*