

Sucesión primaria en derrames

volcánicos:



el caso del Xitle

ZENÓN CANO-SANTANA Y JORGE MEAVE

Con admiración a Jerzy Rzedowski, con quien compartimos una profunda consternación por la destrucción del Pedregal de San Ángel.

La constante transformación de la corteza terrestre hace que continuamente se formen nuevos ambientes en los que hay una ausencia absoluta de organismos vivos. Ejemplos conocidos de este tipo de ambientes nuevos son las áreas que se descubren al retraerse los glaciares, las porciones de la plataforma continental que emergen sobre la superficie del mar, las laderas de montañas que quedan desnudas cuando ocurren deslizamientos masivos de tierra, así como los derrames de lava que se producen durante las erupciones volcánicas.

Además de la ausencia de vida, otra característica que tienen en común los ambientes recién formados es la carencia de suelo. Sin embargo, estas dos condiciones son notablemente efímeras. En primer lugar, la capacidad de dispersión a distancias medianas y largas que poseen

muchos organismos les permite arribar fácilmente a estos sitios. Mediante este proceso, denominado colonización, diversas poblaciones de microorganismos, hongos, plantas y animales paulatinamente empiezan a establecerse, llenando los espacios vacíos en estos paisajes recién formados. En segundo lugar, muy poco tiempo después en estos sitios se inicia una serie de procesos que conducen a la formación de los suelos, o pedogénesis, en la que intervienen factores físicos, químicos y biológicos.

Las comunidades bióticas que empiezan a desarrollarse en los nuevos hábitats se modifican constantemente hasta que alcanzan una organización estructural que generalmente es más compleja y relativamente estable a través del tiempo. A este proceso temporal de cambio unidireccional en la composición de espe-

cies y en la estructura de la comunidad se le denomina sucesión primaria. Ésta se distingue de la sucesión secundaria en que en esta última el cambio temporal en la comunidad ocurre después de un disturbio que no alcanza a eliminar a todos los componentes vivos de una comunidad ni a destruir el suelo. Estas diferencias provocan que las sucesiones primarias sean mucho más lentas que las secundarias.

Análisis teórico de la sucesión primaria en comunidades terrestres

En su modelo clásico, Eugene P. Odum comparó las características de ecosistemas jóvenes y maduros desde el punto de vista sucesional (Tabla 1). Si bien este modelo ha recibido numerosas críticas, sigue siendo un punto de partida útil para entender las sucesiones primarias que ocurren en ambientes terrestres recién formados. Algunos de los atributos, mencionados por Odum, de las etapas tempranas de sucesión son evidentes, como la sencillez de su estructura trófica, la pequeña cantidad de materia orgánica y de suelo, la poca diversidad de especies y la gran disponibilidad de luz a nivel del piso. Tales características ambientales sólo pueden ser toleradas por algunas especies de organismos cuyos atributos morfológicos y fisiológicos les permiten establecerse y sobrevivir con éxito en esas condiciones. En la tabla 2 se comparan las características morfológicas de las plantas que pueden establecerse en sitios sucesionales jóvenes y maduros.

Si bien no existe un modelo totalmente generalizado de la secuencia de especies de plantas durante una sucesión primaria, se pueden plantear algunas tendencias generales frecuentemente observadas sobre la secuencia de remplazo de las formas de crecimiento de los organismos dominantes: alga verdiazules → líquenes y musgos → helechos → herbáceas anuales → herbáceas perennes → ar-

Atributo	Etapas juveniles	Etapas maduras
Estructura trófica	Cadenas, predominando las biófagas	Redes, con dominio de las cadenas saprófagas
Materia orgánica total	poca	mucha
Diversidad biótica	baja	alta
Estructura de la comunidad	simple	compleja
Papel de los detritívoros	nulo	importante
Suelo	somero	profundo
Disponibilidad de N	baja	alta
Disponibilidad de P	alta	baja
Disponibilidad de luz a nivel del suelo	alta	baja

Tabla 1. Atributos de ecosistemas en etapas juveniles y maduras de desarrollo sucesional. Basado en Odum (1971) y Vitousek y Walker (1987).

bustos → árboles sucesionales tempranos → árboles sucesionales tardíos. Hasta qué punto de esta secuencia puede darse una sucesión depende en gran medida de las condiciones climáticas de la región. Por ejemplo, en las zonas áridas el proceso podría detenerse al establecerse los arbustos, con lo que no existirían las etapas dominadas por árboles.

A principios de este siglo, Clements, uno de los ecólogos que contribuyó grandemente al desarrollo de la teoría sucesional, estableció que las comunidades transitaban por los estados de juventud, madurez y vejez hasta alcanzar un **clímax**, término con el cual él denominaba a una comunidad completamente madura y estable en composición y estructura. Si bien

el concepto de clímax ha sido duramente criticado porque contiene una fuerte connotación determinística de la naturaleza, es innegable que existen comunidades en las que los cambios son prácticamente imperceptibles. Más recientemente, Connell y Slatyer propusieron la existencia de tres mecanismos de sucesión distintos pero no mutuamente excluyentes, basados en la manera en la que interactúan los organismos en distintos momentos del proceso (facilitación, inhibición y tolerancia).

En la actualidad, las hipótesis más aceptadas para explicar los cambios sucesionales en una comunidad son las siguientes:

(1) Las especies se incorporan en el curso sucesional en función de los gradientes temporales en la disponibilidad de recursos.

(2) Las especies se presentan en distintos momentos en función de su longevidad diferencial y otros procesos poblacionales.

(3) El proceso sucesional es resultado de las diferencias en los atributos de la historia de vida de los organismos involucrados (Tabla 3)

(4) El proceso sucesional tiene un fuerte componente estocástico.

Volcanes y sucesión primaria

En tiempos históricos infinidad de volcanes han depositado lavas, cenizas y otros materiales que posteriormente han sido colonizados por comunidades biológicas. En muchos de esos sitios los ecólogos han podido seguir de cerca la secuencia de cambio de la vegetación a través del tiempo. Algunos casos que destacan por la cantidad de información disponible son el de la isla Surtsey en Islandia, el de la isla Rakata o Krakatoa en Indonesia, el del Monte Saint Helens en Estados Unidos, y el del volcán Parícutín en México.

En la isla Surtsey, el viento, las aves y las corrientes marinas transportaron las primeras semillas que arribaron después de la erupción. En los primeros ocho años

Atributo	Temprana	Tardía
Dispersión de semillas	a larga distancia (por viento/aves/murciélagos)	a corta distancia (por roedores/aves/ninguno)
Germinación de la semilla:		
estimulada por luz	si	no
estimulada por variación de temperaturas	si	no
inhibida por luz en el rojo lejano	si	no
Longevidad	más corta	más larga
Tiempo pre-reproductivo	más corto	más largo
Crecimiento vertical	rápido	lento
Tamaño a la madurez	más corto	más largo
Tasa de adquisición de recursos	más rápida	más lenta
Intensidad de luz para llegar a la saturación	alta	baja
Eficiencia a luz baja	baja	alta
Tasa fotosintética	alta	baja
Tasa respiratoria	alta	baja
Tasa de transpiración	alta	baja
Potencial de aclimatación	alto	bajo
Recuperación ante una limitación de recursos	rápida	lenta
Intervalo de respuesta fisiológica	amplio	estrecho

Tabla 2. Atributos de plantas de aparición temprana y tardía en la sucesión. Modificado de Finegan (1984), basado en Bormann y Likens (1979) y Bazzaz (1979).

se mantuvo un promedio de 81 individuos de plantas vasculares, pero en el noveno (1973) el número se incrementó repentinamente a 1273 plantas. Después del establecimiento inicial, el reclutamiento de nuevos individuos por semillas o por medios vegetativos permitió el crecimiento ulterior de las poblaciones.

La gran cantidad de información disponible sobre la sucesión que se ha desarrollado en Rakata a partir de la explosión de Krakatoa en 1883 fue revisada por Whittaker y sus colaboradores.

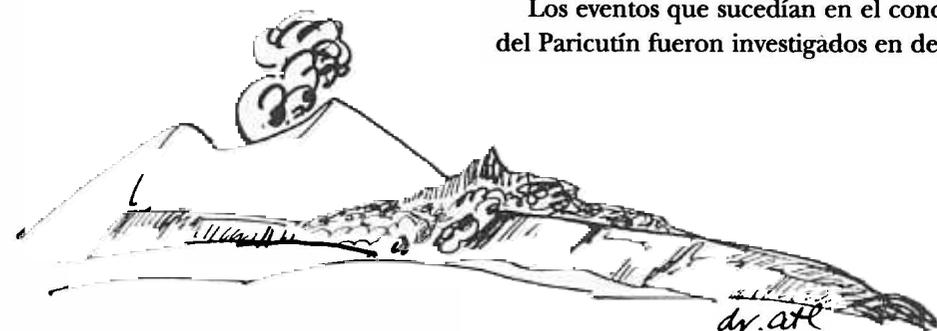
De acuerdo con los registros que ellos encontraron, la isla fue colonizada por gramíneas durante el primer año. Para 1886 Rakata había sido colonizada por seis especies de algas azul-verdes, a la vez que se localizaron algunas angiospermas en la playa y algunos helechos en el interior. En 1987 la vegetación predominante en la isla era de tipo sabananoide con manchones de árboles de los géneros *Terminalia*, *Barringtonia* y *Casuarina*. Para 1906 el número de especies de angiospermas casi alcanzaba un centenar, entre las que se encontraban *Macaranga tanariis* y especies del género *Ficus*.

Por estas fechas comenzó a notarse una diferenciación florística por tipo de hábitat, ya que entre los 300 y 400 m de altitud predominaba el arbusto *Cyrtandra sulcata*, mientras que por encima de esta cota abundaban los helechos. En 1921 la distribución diferencial se hizo más evidente, ya que para ese año se observaron asociaciones de *Neonauclea calycina* y sobre todo la presencia de epífitas (musgos, helechos, hepáticas, líquenes, así como lianas y orquídeas) por encima de los 300 m. Entre 1919 y 1934 la vegetación predominante era un bosque abierto de *Casuarina equisetifolia* y otro de *Macaranga tanariis* - *Ficus fulva*. En 1983 Whittaker y sus colegas registraron 99 especies de plantas dispersadas por aves o murciélagos, 80 especies por viento, y 60 por mar, lo cual contrasta con 50% de especies dispersadas por mar que

se establecieron en los 25 primeros años de sucesión.

Un año después de la erupción del volcán Saint Helens ocurrida en 1980, Wood y del Moral sólo registraron dos especies de plantas; cinco años después, es decir, a los seis de haber ocurrido la explosión, ya registraron 30 especies incluyendo algunos árboles de los géneros *Salix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga* y *Abies*, aunque a densidades bajas.

A partir de estos ejemplos se hace evidente que la colonización es un proceso que depende de las características y distancias de las áreas adyacentes, de las condiciones ambientales y de la variación anual del clima. Al parecer, en sitios más cálidos y húmedos la colonización es más rápida, casi al ritmo de las sucesiones secundarias. Por ejemplo, un mes después de la emisión de cenizas, el volcán Chichonal, ubicado en una región del estado de Chiapas con 4 000 mm de precipitación, se cubrió totalmente de vegetación herbácea.



Vulcanismo reciente en México: el caso del Parícutín

México es un país integrado al llamado "cinturón de fuego" del Pacífico, caracterizado por una gran frecuencia de eventos volcánicos (por ejemplo, la formación de los volcanes Parícutín en Michoacán y Bárcena en la isla de San Benedicto, y las recientes erupciones del Volcán de Colima, del Chichonal y del Popocatepetl). Por tal razón, a lo largo de su territorio existen numerosas comunidades bióticas asen-

tadas sobre sustratos de roca volcánica. El estudio de los mecanismos de sucesión primaria sobre estos sitios ayuda a entender los patrones de cambio temporal en las características de la comunidad y de las condiciones ambientales.

El volcán Parícutín se formó en 1943 y su actividad se prolongó hasta 1952. Luhr y Simkin recopilaron numerosos detalles acerca de la historia, la geología y la ecología de este evento.

Sobre los flujos de 1944, Eggler encontró en 1950 algas verdes, líquenes, musgos y helechos. En 1960, él mismo registró 33 especies, dos de pinos, quince de angiospermas, doce de helechos y cuatro de musgos. En 1978 tres especies arbóreas que alcanzaban hasta 4 m ya eran frecuentes: *Buddleia cordata*, *Clethra mexicana* y algunos individuos cloróticos de *Pinus leiophylla*. Los flujos de 1944 soportaban mayor número de especies de plantas que los flujos de 1945 y 1950; la diferencia se adjudicó a una mayor acumulación de ceniza en esta zona, más que a la edad de los derrames.

Los eventos que sucedían en el cono del Parícutín fueron investigados en de-

talle por Eggler, quien observó que a pesar de que la actividad eruptiva cesó en marzo de 1952, algunas ventilas seguían emanando gases de vapor de agua y cloruro de amonio. En 1957, Segerstrom realizó los primeros registros de plantas en el cono, encontrando líquenes y dos especies de angiospermas (*Gnaphalium* sp. y *Eryngium* sp.; Tabla 4). En 1958, Beaman colectó en esa zona catorce especies de plantas vasculares. En la Tabla 4, que resume los cambios en la composición florística del cono entre 1957 y 1960, se ob-

serva el aumento de la riqueza florística con el tiempo, así como las dificultades de muchas especies para establecerse definitivamente en ese sitio (por ejemplo, *Pinus montezumae*, *Buddleia cordata* y *Baccharis glutinosa*). Las especies más abundantes en el sitio en 1959 y 1960 fueron *Eupatorium adenochaenium*, *Gnaphalium canescens*, *Muhlenbergia minutiflora* y *Pityrogramma calomelanos*.

La erupción del Xitle y la extensión de su derrame de lava

Uno de los derrames volcánicos que más ha atraído la atención de los estudiosos en nuestro país es el del Xitle, ubicado en la serranía del Ajusco al sur del Distrito Federal. El hecho de encontrarse tan cerca de la Ciudad de México ha facilitado su estudio desde el punto de vista geológico, florístico, faunístico, ecológico e histórico.

Tradicionalmente se ha aceptado que el Xitle hizo erupción hace unos 2 500 años. Sin embargo, nuevas evidencias sugieren que la erupción del Xitle es un poco más reciente, asignándosele una edad de alrededor de 2 000 años. Esto concuerda de manera aproximada con la estimación del cronista Alva Ixtlilxóchitl, quien recogió entre sus informantes la fecha del 24 de abril del año 76 como la del inicio de la erupción.

La lava arrojada a la superficie durante las erupciones del Xitle corrió principalmente hacia elevaciones menores localizadas en dirección NE del volcán. Con una longitud de 15 km, el derrame cubrió un área de forma arriñonada con una extensión de 80 km². El lóbulo norte del riñón presenta un desnivel relativamente bajo (de 2 250 a 2 350 m sobre el nivel del mar) ya que alcanzó las partes planas del fondo de la cuenca de México. El lóbulo sur, por el contrario, presenta un declive considerable que va de los 2 350 hasta los 3 100 m sobre el nivel del mar en la cima del Xitle. A juzgar por los mapas disponibles, aparentemente las lavas del Xitle entraron en contacto con las aguas del lago que existía

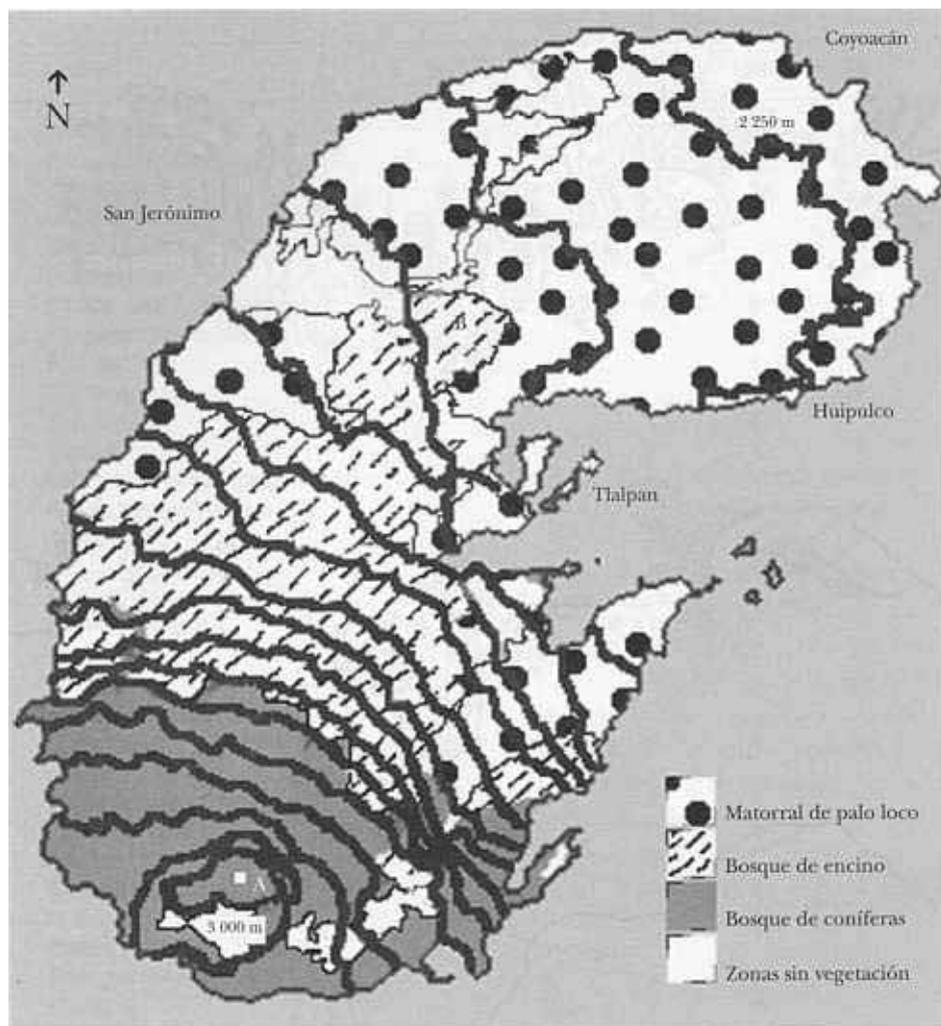


Figura 1. Mapa de los tipos de vegetación en el derrame del Xitle, donde se resaltan las poblaciones limítrofes a éste. Basado en Rzedowski (1954) y Carrillo (1995).

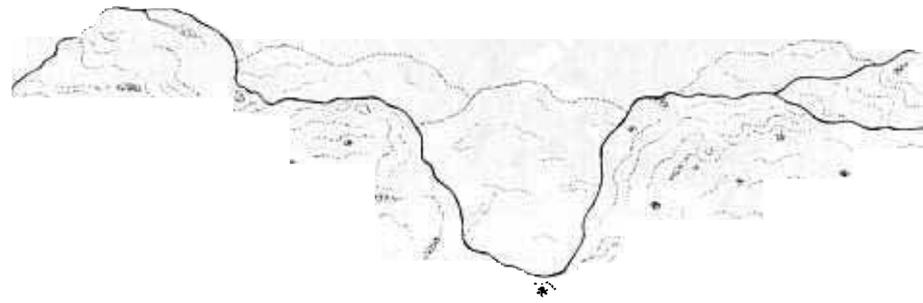
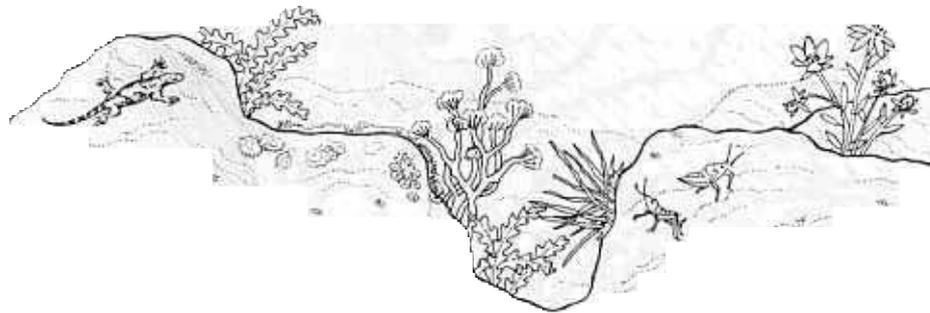
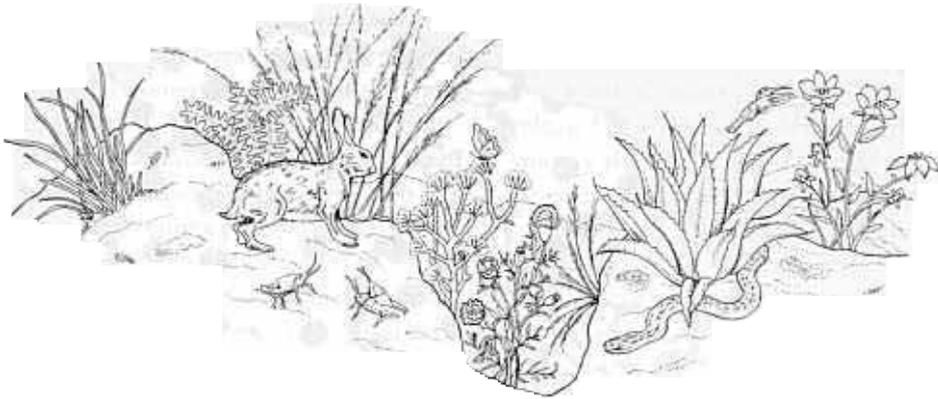
en el fondo de la cuenca, en la zona que está comprendida entre Coyoacán y Huipulco, después de haber pasado por encima de los asentamientos humanos de Cuicuilco. Los límites del derrame coinciden con algunas localidades actuales de la Ciudad de México, como se muestra en la Fig. 1. La lava que arrojó el volcán destruyó completamente la vegetación circundante. Al enfriarse, se solidificó formando un sustrato de superficie muy irregular donde empezaron a distinguirse unidades microtopográficas contrastantes como cuevas, hoyos, grietas, promontorios rocosos y planchas de roca.

Existen evidencias de que el arribo de los primeros seres humanos al Valle de

México ocurrió hace 22 mil años. Los restos arqueológicos de Cuicuilco indican que en los sitios que ocupa el derrame del Xitle se llevaban a cabo diversas actividades humanas antes de su erupción, y es razonable pensar que dichas actividades continuaron después. Independientemente de las variaciones históricas del tamaño de la población humana en esta región, es un hecho que el derrame de lava nunca ha estado libre de las presiones antrópicas.

Los primeros años de sucesión después de la erupción

Evidentemente desconocemos los acontecimientos de colonización que tuvieron



lugar inmediatamente después de la erupción del Xitle. Sin embargo, éstos pueden reconstruirse hipotéticamente por medio del análisis de los patrones de sucesión primaria que han sido observados en otros derrames volcánicos. En particular el del Paricutín, el cual por estar bien documentado constituye indudablemente el mejor modelo para reconstruir la sucesión temprana del derrame del Xitle.

En la tabla 3 se hace una comparación entre los derrames del Xitle y del Paricutín, ambos localizados en el Eje Volcánico Transversal, por medio de la cual se aprecian las sorprendentes semejanzas que existen entre ellos. Las únicas diferencias notables son, por un lado, la mayor precipitación en el Paricutín, y por otro, el mayor grado de fluidez de la lava del Xitle. Sin embargo, cuando el Xitle hizo erupción es probable que los niveles de precipitación hayan sido más altos que en la actualidad debido a la evaporación de los lagos.

Podemos suponer que la colonización del derrame del Xitle fue más o menos similar a la del Paricutín una vez que las erupciones cesaron. Así, en los primeros años de colonización la lava del Xitle pudo haber sido invadida casi simultáneamente por plantas con diferentes formas de crecimiento (líquenes, musgos, herbáceas, arbustos y árboles); sin embargo, la abundancia relativa de cada una habría marcado diferencias temporales en la fisonomía de la comunidad. La colonización de líquenes y de plantas dispersadas por el viento, que indudablemente fue la más temprana, debe haber ocurrido con mayor frecuencia en los bordes del derrame. Asimismo, es posible que en la composición florística inicial hayan estado involucradas especies semejantes. De hecho, llama la atención que el derrame del Xitle albergue actualmente a 20 de las 30 especies registradas en los primeros años de colonización del Paricutín (véase Tabla 4).

La tasa de reclutamiento de especies (calculada como la diferencia entre la tasa

Característica	Xitle	Paricutín
Altitud (m)	2250-3000	2250-3170
Latitud	19° 17'	19° 29'
Temperatura media anual (°C)	11-16(1)	16(2)
Precipitación (mm)	700-1450(3)	1513(4)-1840(5)
Año de erupción	76(6)	1943-1952
Grado de fluidez de las lavas	alto	bajo

1. Las temperaturas más bajas corresponden a la parte alta del derrame.
2. Datos de la estación Cuezueño (adyacente al límite bajo del derrame del Paricutín) durante 1946-1947.
3. Las precipitaciones más altas corresponden a las partes más altas del derrame.
4. Datos promedio de la estación Cuezueño durante 1947-1952.
5. Datos promedio de la estación Equijuate (1947-1952) correspondiente a la parte media del derrame.
6. Según Alva Ixtlilxóchitl (Carrillo, 1995).

Tabla 3. Comparación entre los derrames del Xitle (D.F.) y del Paricutín (Michoacán).

de colonización y la de extinción) en el cono del Parícutín fue, entre 1958 y 1960, de una a cuatro especies por año, es decir, un promedio de 2.5. Si esa tasa de colonización la hubiese tenido el derrame del Xitle, el Pedregal de San Ángel habría alcanzado en poco menos de 215 años la riqueza de 538 especies de plantas que Rzedowski registró en 1954, considerando una colonización inicial más o menos masiva. Este tiempo habría sido suficiente para que las zonas más húmedas sustentaran ya un bosque joven.

Un momento importante en ese proceso de sucesión debe haber sido la colonización temprana de plantas que mantienen simbiosis con microorganismos fijadores de nitrógeno, entre las que se encuentran las leguminosas; posiblemente gracias a ellas las condiciones del suelo mejoraron al incrementarse el contenido de este elemento cuya ausencia es limitante para el crecimiento de las plantas.

Este proceso de colonización y establecimiento de las plantas debe haber sido afectado por la edad de los derrames sucesivos del Xitle, por la deposición diferencial de cenizas volcánicas a lo largo y ancho del derrame, y sobre todo por las diferencias climáticas, en particular las de humedad y temperatura que ocurren a lo largo del gradiente altitudinal del derrame (ver Tabla 3).

A partir de las observaciones realizadas en otros derrames de lava, en particular en el Parícutín, podemos suponer que muchas de las transformaciones que ocurrieron durante la sucesión primaria a partir del enfriamiento de la lava fueron relativamente rápidas al principio y posteriormente perdieron velocidad. Por supuesto, la velocidad de estos cambios sólo puede entenderse en términos relativos, para lo cual la escala temporal humana es una referencia adecuada. Esto significa que en un principio, los cambios habrían sido aparentes en el curso de la vida de una persona, mientras que muchos de los cambios que siguen ocurriendo actualmente en las distintas co-

Especie	1957	1958	1959	1960	XIT
Gimnospermas					
<i>Pinus montezumae?</i>		x			x
<i>P. pseudostrobus</i>				x	
Arbustos y árboles (Angiospermas)					
<i>Baccharis glutinosa</i>		x			x
<i>Buddleia cordata</i>		x			x
<i>Coriaria ruscifolia</i> ssp. <i>microphylla</i>			x	x	
<i>Eupatorium adenochaenium</i>			x	x	
<i>E. mairetianum</i>				x	x
<i>E. pazcuarensis</i>		x			x
<i>Salix hartwegii</i>			x	x	
<i>Wigandia urens</i>			x	x	x
Herbáceas (Angiospermas)					
<i>Aegopogon cenchrroides</i>		x	x	x	x
<i>Aster exilis</i>		x	x	x	x
<i>Coryza coronopifolia</i>		x	x	x	x
<i>Cyperus aggregatus</i> (= <i>C. flavus</i>)				x	x
<i>Erigeron scaposus</i>			x		x
<i>Eryngium</i> sp.	x				x?
<i>Gnaphalium</i> sp.	x				x?
<i>G. attenuatum</i>		x			
<i>G. canescens</i>			x	x	x
<i>G. semiamplexicaule</i>		x			
<i>Muhlenbergia minutiflora</i>			x	x	
<i>Phytolacca icosandra</i>				x	x
Helechos					
<i>Cheilantes angustifolia</i>				x	x
<i>C. farinosa</i>			x	x	x
<i>Pellaea ternifolia</i> var. <i>ternifolia</i>		x			x
<i>Pityrogramma calomelanos</i>		x			
<i>P. tartarea</i>		x	x	x	
<i>Pteridium aquilinum</i>		x	x	x	x
Musgos					
<i>Anobryum filiforme</i> var. <i>mexicana</i>			x	x	nd(1)
Líquenes costrosos	x		x	x	x
Número de especies de plantas(2)	3	14	15	19	20(3)

1. No hay datos.

2. Suponiendo que los líquenes son la misma especie.

3. Suponiendo que las especies *Gnaphalium* sp. y *Eryngium* sp. y los líquenes costrosos son los mismos en ambos derrames.

Tabla 4. Especies de plantas que invadieron el cono del Parícutín entre 1957 y 1960, cuya actividad terminó en 1953 (basado en Eggler, 1963), y notación de su presencia en el derrame del Xitle (XIT).

unidades serían absolutamente imperceptibles durante ese mismo tiempo.

La vegetación antes de la invasión de la megápolis

A dónde ha conducido la sucesión primaria que se ha llevado a cabo durante

los milenios sobre el derrame del Xitle? La respuesta a esta pregunta se encuentra en el análisis de la vegetación del lugar en tiempos modernos. Desafortunadamente, el avance de la mancha urbana a partir de los años sesenta ha sido tan brumador y catastrófico que en la actualidad, a punto de terminar el siglo XX,

sería absolutamente imposible tener una idea completa de las características de la vegetación que cubría al derrame de lava todavía a mediados de siglo. Las porciones que aún permanecen están restringidas a los terrenos de la Reserva Ecológica que se localiza dentro de los terrenos de la Universidad Nacional, en los remanentes de vegetación en las orillas de la carretera al Ajusco que forman parte del Parque Ecológico de la Ciudad de México, y finalmente en una multitud de terrenos baldíos dispersos en la mancha urbana, los que indudablemente serán construidos tarde o temprano.

Afortunadamente, a diferencia de lo que ocurre en muchas otras partes del país, contamos con un excelente registro histórico de esta vegetación. El doctor Jerzy Rzedowski fue quien, en 1954, inició los estudios modernos de biología en el Pedregal de San Angel con la publicación de un detallado estudio florístico ecológico de las comunidades vegetales allí establecidas en ese entonces.

En dicho trabajo Rzedowski distinguió nueve asociaciones vegetales (véase Fig. 1), entre las que destacan por su extensión: el matorral de palo loco (*Senecio praecox*), el matorral de encino *Quercus rugosa*, el bosque de encino *Quercus centralis*, el bosque mixto de los encinos *Quercus rugosa* y *Q. centralis*, el bosque de *Pinus hartwegii*, y el bosque de *Pinus teocote*. Además, se presentaba una pequeña extensión de bosque de oyamel (*Abies religiosa*), y en las partes no cubiertas por lava dentro del Pedregal existían reducidos bosques de aile (*Alnus firmifolia*) y, sobre los cerros que la lava rodeó pero no cubrió había asociaciones de encinos (*Quercus centralis*) que crecían sobre suelos no pedregosos. Los dos matorrales ocupaban las partes más bajas del Pedregal, mientras que los distintos tipos de bosques se asentaban en elevaciones mayores.

El matorral de palo loco es una comunidad vegetal dominada por arbustos, ya



que los pocos árboles están aislados y no forman una cubierta continua. Algunas características de las plantas que viven en esta comunidad corresponden a una vegetación propia de zonas áridas conocida como matorral xerófilo. Hasta antes del desmesurado avance de la megalópolis, al matorral de palo loco le correspondía más de la mitad de la superficie del Pedregal, y ocupaba toda la parte baja, elevándose aproximadamente hasta los 2 500 metros sobre el nivel del mar.

El matorral del encino *Quercus rugosa* también es una comunidad dominada por arbustos, pero a diferencia de la anterior éste se distribuía entre los 2 500 y los 2 800 m de altitud. A pesar de estar formados por especies de encinos que en situaciones de mayor desarrollo de suelo crecen como árboles, en esta parte éstos tienen una forma arbustiva. Rzedowski observó en esta comunidad una marcada distribución diferencial de especies en función del gradiente altitudinal.

Los bosques de encinos son comunidades vegetales con mayor desarrollo y

acumulación de biomasa propias de las porciones localizadas a altitudes medias (2 350-2 900 m). Su aspecto es el de los encinares típicos de las altitudes medias del Valle de México, la mayoría de los cuales han desaparecido desde hace mucho tiempo debido a las actividades agrícolas que se han desarrollado desde tiempo prehispánicos. Curiosamente, debido a la dificultad para llevar a cabo dichas actividades sobre la lava, los encinares asentados en el Pedregal sobrevivieron durante más tiempo.

Rzedowski distinguió dos diferentes bosques de pino, el de *Pinus hartwegii* y el de *Pinus teocote*. Los pinos son árboles que se distribuyen ampliamente en las partes altas del Eje Volcánico, y en el derrame del Xitle se presentan en los sitios más altos. El bosque de *Pinus teocote* se encuentra entre los 2 800 y los 3 000 m, mientras que el de *Pinus hartwegii* se localiza a los 3 000 m de altitud.

Los abetos (*Abies religiosa*) son árboles que crecen en los mismos pisos altitudinales que los pinos, pero sus requerimientos de humedad son mayores. Por esta razón, en el Pedregal sólo existen pequeños manchones en el interior de los conos volcánicos del Xitle y del Xitle Chico o Xicotntle, en las laderas que tienen exposición norte.

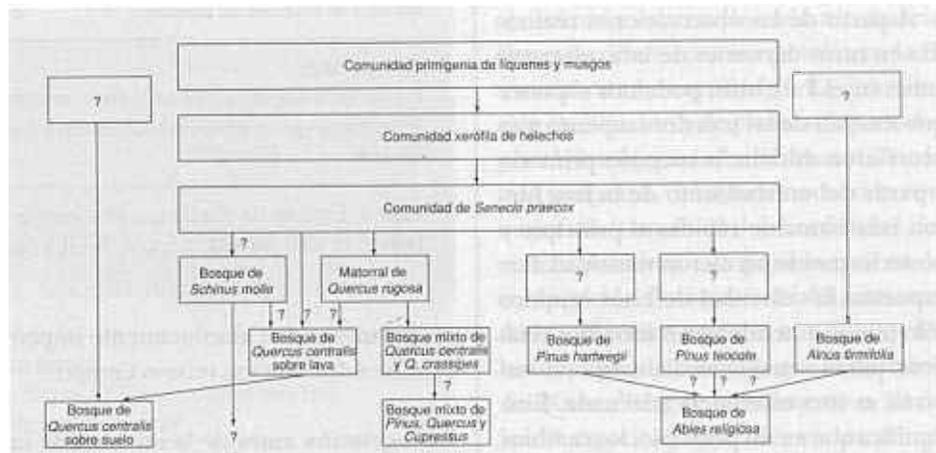


Figura 2. Diagrama hipotético del patrón sucesional en el derrame del Xitle propuesto por Rzedowski (1954). La nomenclatura original de las asociaciones ha sido modificada.

El modelo sucesional de Rzedowski para el derrame del Xitle

Ya en 1954, Rzedowski propuso un modelo hipotético de las rutas sucesionales de las distintas comunidades del Pedregal (Fig. 2). En la actualidad, debido a la dificultad para la observación, no es fácil evaluar este modelo. Sin embargo, a partir de algunas observaciones realizadas recientemente y de la comparación con los otros derrames de lava, es posible proponer algunas modificaciones, señaladas en la figura 3.

En primer lugar, es posible que los gradientes de temperatura y humedad hayan determinado una diferenciación más temprana en el curso de la sucesión a distintas altitudes. De este modo, probablemente el matorral de *Senecio praecox* no llegó a cubrir todo el gradiente altitudinal, ya que se trata de una comunidad con afinidades termófitas como lo indica la presencia de especies como *Bursera cuneata* y *Cissus sicyoides*. Una posibilidad razonable es que en las partes más altas se desarrolló un matorral constituido por plantas más resistentes al frío, como podrían ser varias de las compuestas que actualmente se presentan en los bosques a mayor altitud. Las observaciones en el Parícutín sugieren que el paso hacia los

bosques de pino pudo haber sido directo a partir del matorral de compuestas (véase Tabla 3).

En segundo lugar, este matorral ya no parece dirigirse hacia una comunidad dominada por árboles de pirul (*Schinus molle*). Esta especie de origen sudamericano llegó a México en el siglo XVI y a partir de entonces se ha convertido en un componente muy frecuente en el paisaje de regiones secas y semisecas. Cuando Rzedowski realizó su estudio de la vegetación en el Pedregal de San Ángel, quizá la presencia de numerosos pirules en el matorral de palo loco le hizo suponer que esta especie podría convertirse en la dominante de la vegetación pero sólo de las partes bajas, ya que en las partes más altas está ausente. Hoy día, 40 años después, la abundancia del pirul en la región ha disminuido notablemente, aparentemente debido al ataque de un patógeno en los pirules que crecen en toda la ciudad y en el Pedregal. Aunque no sabemos si la incidencia de esta enfermedad está o no asociada con los altos niveles de contaminación atmosférica, es un hecho que las poblaciones de pirul van en franco descenso. Esto no implica que dejará de haber cambios sucesionales en la comunidad de palo loco. De hecho, en años recientes se ha venido observando

un constante incremento en las poblaciones de los árboles conocidos como tepozanes (*Buddleia cordata* y *B. parviflora*), las cuales aparentemente han entrado en una etapa explosiva de desarrollo, a grado tal que en este momento podría plantearse un bosque de tepozán como la siguiente etapa seral en la historia sucesional del derrame del Xitle. Este bosque de tepozán podría ser una etapa intermedia hacia un matorral o un bosque de encinos.

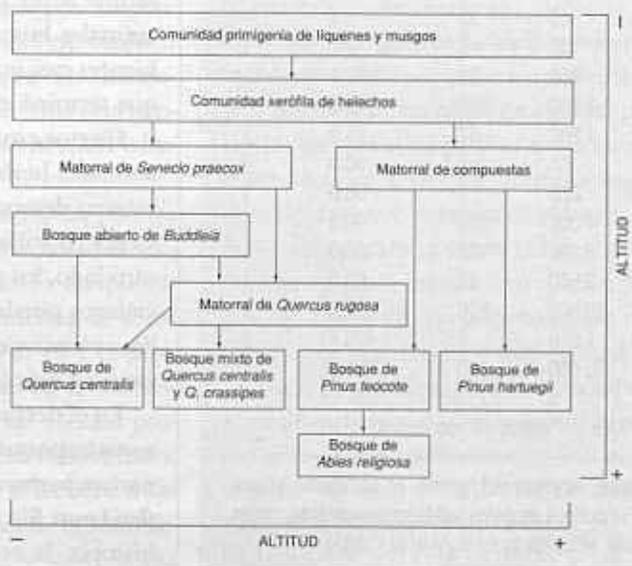
Finalmente, las relaciones espaciales entre las comunidades (véase Fig. 1) indican que posiblemente el bosque de *Abies religiosa* haya derivado sólo del bosque de *Pinus teocote*.

Topografía y pedogénesis

La razón principal de la lentitud de la sucesión primaria es precisamente la ausencia inicial de suelo; sin él, no es posible el establecimiento de plantas. La pedogénesis es un proceso complejo y muy lento que involucra varios procesos tales como adiciones por viento, pérdida por erosión, y translocación y transformación de sustancias. La presencia de líquenes y musgos acelera este proceso. El viento desempeña un papel importante, ya que además de acarrear partículas de suelo, es posiblemente el principal medio de transporte de los huevecillos de los animales microscópicos y de las semillas de las plantas colonizadoras. Las plantas colonizadoras contribuyen a la formación del suelo al crear materia orgánica.

Como ya se mencionó, en el derrame del Xitle la topografía es heterogénea, pues existen sitios más o menos planos donde la roca forma planchas, y otros con una topografía más accidentada. Esta heterogeneidad le ha permitido a la comunidad vegetal del Pedregal de San Ángel tener acceso a una diversidad considerable de microhábitats. Asimismo, esto ha provocado que la acumulación de suelo y las condiciones de luz varíen entre sitios, a veces muy cercanos entre sí. A partir de un estudio realizado por Cano-

Figura 3. Diagrama hipotético del patrón sucesional en el derrame del Xitle en función de los gradientes altitudinales y de humedad, propuesto a la luz de nuevos datos y observaciones, así como de la comparación con otros derrames de lava. Ver detalles en el texto. En el diagrama quedaron excluidas las comunidades que no estaban asentadas sobre la lava, aunque se reconoce influencia de fenómenos volcánicos en su desarrollo.





Santana en la parte baja del derrame, se propone que esta variación topográfica tiene efectos profundos sobre las tasas de acumulación de suelo, lo cual a su vez afecta el reclutamiento de plantas de mayor tamaño. En ese trabajo se sugiere que en los sitios abruptos la tasa de acumulación de suelo es mayor en ciertas zonas, y que esto permite sostener plantas de estados sucesionales más avanzados (por ejemplo más altas y con mayor biomasa), en tanto que en los sitios más planos los suelos son más someros, puesto que el suelo se pierde más fácilmente o se distribuye de manera más homogénea. Existen varias evidencias que apoyan esto: (1) la biomasa y productividad primaria neta aérea (PPNA) de las herbáceas es mayor en los sitios planos que en los abruptos; (2) la

biomasa y PPNA de los árboles es mayor en los sitios abruptos que en los planos; y (3) en sitios con el suelo más profundo la altura de la vegetación es mayor.

Estudios preliminares han mostrado que la profundidad promedio del suelo en la parte baja del derrame del Xitle, correspondiente a la actual Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, es de $4.50 \pm e.e. 0.27$ cm (intervalo 0-40.0 cm). Esto contrasta con el valor de 1.65 ± 0.16 cm (intervalo 0-22.3 cm) en el derrame de 1944 del Parícutín alrededor de la iglesia de San Juan Parangaricutiro. Con estos datos se pueden calcular las tasas de acumulación de suelo en estos dos derrames para compararlas con otros sitios en el mundo (Tabla 5). A pesar de las semejanzas entre los dos derrames, aparente-

mente las respectivas tasas de acumulación de suelo han sido muy diferentes. Esto tiene que ver con que la pedogénesis es un proceso afectado por múltiples factores tales como el clima, la edad del sustrato, la topografía, la vegetación presente y las características de la roca madre. En derrames volcánicos en particular, la cantidad de cenizas depositadas sobre las lavas puede acelerar notablemente la pedogénesis.

El papel de los animales

A pesar de que la sucesión ecológica está descrita en términos de plantas, numerosas facetas de la sucesión incluyen animales. Éstos son afectados por la edad sucesional o, por el contrario, sus actividades pueden determinar en diversos grados la dirección sucesional. Comúnmente se ha aceptado que los animales no pueden colonizar nuevos hábitats sin la presencia previa de plantas. Sin embargo, tanto en el Parícutín como en el Monte Saint Helens se observó que los animales buscaron refugio en estos ambientes casi inmediatamente después de que terminó el proceso eruptivo.

Ciertos estudios han sugerido que los animales herbívoros pueden afectar de manera determinante el curso sucesional, ya sea retardándolo o acelerándolo. Por otro lado, los animales como aves y murciélagos pueden ser dispersores de semillas colonizadoras tan eficientes como el viento o más (ver Tabla 2).

En el derrame del Xitle figuran herbívoros importantes como el chapulín *Sphenarium purpurascens* y el conejo *Sylvilagus floridanus*. Sin embargo, en el curso de su historia, la comunidades vegetales del

Tipo de Sitio	Edad (años)	Profundidad (cm)	Tasa de Formación	
			(años/cm)	Ref.(1)
Suelo originado por un flujo de lodo, Corvallis, Oregon	133	15	0.1	1
Suelo azonal en ceniza volcánica	45	35	1.3	1
Suelo laterítico tropical, después de una deforestación	35	15	2.3	1
Suelo derivado de un loess intemperizado de Iowa	400	33	12.0	1
Histosol de Wisconsin	3 000	200	15.0	1
Podzol glacial	1 200	57	21.0	1
Derrame del Parícutín, Michoacán	51	1.7	30.9	2
Suelo derivado de un loess intemperizado de Wisconsin	265	7	38.0	1
Suelo derivado de un loess intemperizado de Iowa	4 000	100	40.0	1
Loess descalcificado de Wisconsin	8 000	100	80.0	1
Suelo de un loess intemperizado de Iowa	2 500	30	83.0	1
Suelo podzólico de Australia	29 000	300	97.0	1
Derrame del Xitle, D.F.	1 919	4.5	426.4	2
Suelo tropical de Africa	75 000	100	750.0	1

1. Ref.=Referencias: 1=ver Buol et al. (1989), 2= Cano-Santana (datos no publicados).

Tabla 5. Tasas de formación de suelos estimadas en varios sistemas del mundo, en comparación con los que se calcularon en los derrames del Xitle y del Parícutín. Los datos están ordenados en orden decreciente de acuerdo con la tasa de formación de suelo. Modificado de Buol et al. (1989).



derrame del Xitle fueron liberadas de la presión de algunos grandes herbívoros al desaparecer éstos como consecuencia del aumento de las poblaciones humanas en el Valle de México. Tal fue el caso del berrendo (*Antilocapra americana*), el venado bura (*Odocoileus hemonius*) y el pecarí (*Pecari tajacu*). Es posible que esta extirpación de elementos de la fauna haya tenido algún efecto en el curso y en la velocidad de la sucesión.

¿Qué pasará con la sucesión?

Ya nunca sabremos cuál hubiera sido el destino de la sucesión primaria en el Pedregal. Los cambios ocasionados por el crecimiento de la mancha urbana en el Pedregal son de una magnitud enorme, tan grandes que ni siquiera estamos en la posibilidad de evaluarlos. Por supuesto, el más evidente es la disminución del área, ya que el proceso sucesional se interrumpe en cada lugar donde se construye un edificio. La urbanización, al igual que la erupción, destruye el paisaje preexistente cubriéndolo por uno nuevo. Pero también es muy probable que algunos cambios asociados al desarrollo urbano estén ocurriendo en las porciones remanentes del Pedregal. Veamos por qué.

Exceptuando el carbono, las plantas obtienen prácticamente todos sus alimentos del suelo, y en un suelo incipiente como el del Pedregal muchos de éstos están poco disponibles. Por ello, es posible que las modificaciones en la dinámica atmosférica del Valle de México provocadas por el enorme desarrollo urbano, en particular en lo que se refiere a las deposiciones provenientes de la atmósfera, estén teniendo un efecto sobre la tasa

de acumulación de partículas o sobre el presupuesto nutricional del ecosistema del Pedregal. Por ejemplo, es probable que la desecación de los lagos y la consecuente producción de tolvánicas, o la liberación hacia la atmósfera de contaminantes con altos contenidos orgánicos, hayan modificado la fertilidad de los suelos del Pedregal, y por lo tanto la tasa de desarrollo de la vegetación. Frente a esto, es posible que algunas especies de plantas hayan tenido una respuesta relativamente rápida. Ésta podría ser una explicación razonable al aumento reciente que se ha observado en las poblaciones de tepozanes. Por supuesto, no se pueden descartar los efectos negativos de la contaminación atmosférica, por ejemplo los daños en los tejidos foliares ocasionados por el ozono.

Los incendios constituyen otro factor que puede estar afectando el curso actual de la sucesión. Los fuegos suelen retardar el desarrollo sucesional de la comunidad, lo cual puede estar ocurriendo en la parte baja del Pedregal. Aunque no sabemos de registros históricos sobre la incidencia del fuego, recientemente se han observado incendios en algunas porciones de esta zona cada año durante la temporada de secas. La acción retardadora del fuego se sustenta en el hecho de que los incendios reducen la biomasa vegetal acumulada en una comunidad, proceso que es contrario a la tendencia que caracteriza la sucesión (véase Tabla 1).

Por otra parte, uno de los efectos claros de la urbanización es la modificación del microclima consistente en una elevación de las temperaturas y una disminución en la frecuencia de heladas. Un posible efecto de este cambio sería un

incremento en las tasas de crecimiento de los organismos del Pedregal. Aunque esto es incierto, es posible que la modificación microambiental esté teniendo consecuencias en el comportamiento demográfico de las poblaciones de seres vivos, ya que las condiciones para su crecimiento, sobrevivencia y reproducción seguramente se han deteriorado en algunos casos, pero mejorado en otros.

Desde que el Xitle hizo erupción, los seres humanos que han habitado en las cercanías del derrame han encontrado en este lugar una gran disponibilidad de una enorme variedad de productos animales y vegetales utilizados con distintos fines: leña, medicamentos, alimento, materiales de ornato y de construcción, etc. La extracción de estos productos se ha llevado a cabo durante veinte siglos y se mantiene en la actualidad, y es indudable que ésta ha tenido efectos profundos en las poblaciones de organismos silvestres y en la comunidad en su conjunto, al alterar posiblemente los ritmos y los rumbos de la sucesión. Prácticamente no contamos con ningún dato que nos permita tener una idea real de la magnitud y el tipo de efectos de estas actividades. En esta materia nuestra ignorancia es tan grande que incluso no podemos descartar la posibilidad de que las dos comunidades arbustivas presentes actualmente en el Pedregal, el matorral de palo loco y el matorral de encinos, hayan estado en el pasado dominadas por árboles. La intensidad de la extracción de leña para abastecer a las poblaciones humanas establecidas alrededor del derrame pudo haber ocasionado un retroceso en la secuencia sucesional, provocando la degeneración de áreas boscosas a matorrales.

Comentario final

Es importante asumir en primera instancia que cada proceso sucesional es un evento único. McCook explica esta idea muy acertadamente: "Es improbable que exista una causa universal, general de la sucesión, puesto que numerosos aspectos de las circunstancias históricas y ambientales inciden en el proceso de una manera única".

A lo largo de este trabajo se ha hecho evidente que la sucesión primaria en cualquier sitio, incluso en uno tan bien conocido como el derrame del Xitle, es prácticamente imposible de reconstruir. El proceso de sucesión primaria en este sitio ha estado afectado por multitud de factores físicos, biológicos e históricos, y si bien se tienen sospechas de algunos, de otros no se sabe nada. Además, en el caso particular del Pedregal, la historia sucesional se complica porque ha estado siempre acompañada por la presencia humana. Quizá nunca lograremos realmente reconstruir con precisión qué pasó en el Pedregal desde su origen hace 2 000 años. Ni siquiera nuevos eventos volcánicos nos permitirían alcanzar esta meta, ya que harían falta decenas de generaciones humanas para poder hacer seguimientos detallados y continuos desde el principio.

De cualquier manera, es innegable que el Pedregal guarda una historia geológica y biológica compleja y extraordinaria, de la que aún tenemos mucho que aprender. Sería una gran pérdida que los procesos de cambio que allí tienen lugar se interrumpieran para siempre por la desaparición total de esta comunidad.

Agradecimientos

Agradecemos a César Carrillo su invitación a escribir este artículo así como por sus atinadas sugerencias para mejorarlo, y a Juanita Martínez por toda su ayuda y paciencia. 🐸

Bibliografía

Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-371.

Bormann, F.H. y G.E. Likens. 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, Nueva York.

Buol, S.W., F.D. Hole y R.J. McCracken. 1989. *Soil Genesis and Classification*. Iowa State University Press, Ames, Iowa.

Cano-Santana, Z. 1994. *Flujo de energía a través de Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila*. Tesis doctoral. UACPyP-CCH/Centro de Ecología, UNAM, México.

Carabias, J. y J. Meave. 1987. La reserva ecológica del Pedregal de San Ángel. *Información Científica y Tecnológica* 125: 16-19.

Carrillo, C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. UNAM, México.

Cervantes-Borja, J.F., F. Orozco-Chávez, M. Meza-Sánchez y J. Tricart. 1983. "Determinación preliminar de los daños causados al medio natural por las erupciones del volcán Chichonal", en *El volcán Chichonal*. Instituto de Geología, UNAM, México. pp. 100-120.

Clements, F.E. 1916. *Plant Succession*. Carnegie Institute Washington Publication 242, Washington, D.C.

Connell, J.H. y R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111: 1119-1144.

Drury, W.H. y I.C.T. Nisbet. 1973. Succession. *J. Arnold Arboretum* 54: 331-368.

Eggler, W.A. 1963. Plant life of Parícutín volcano, Mexico, eight years after activity ceased. *Am. Midl. Nat.* 69: 38-68.

Ezcurra, E. 1991. *De las chinampas a la megalópolis*. FCE, México.

Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature* 312: 109-114.

Franklin, J.F., J.A. MacMahon, F.J. Swanson y J.R. Sedell. 1985. Ecosystem responses to the eruption of Mount St. Helens. *National Geographic Research* 1: 198-216.

Fridriksson, S. 1975. *Surtsey*. Butterworths, Londres.

Glenn-Levin, D.C., R.K. Peet y T.T. Veblen. 1992. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman & Hall, Londres.

Luhr, T.F. y T. Simkin (eds.). 1993. *Parícutín: The Volcano Born in a Mexican Cornfield*. Geoscience Press, Phoenix, Arizona.

McCook, L.J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110: 115-147.

Odum, E.P. 1971. *Ecología*. Interamericana (1972), México.

Rees, J.D. 1979. "Effects of the eruption of Parícutín volcano on landforms, vegetation, and human occupancy", en P.D. Sheets y D.K. Grayson (eds.). *Volcanic Activity and Human Ecology*. Academic Press, Nueva York, pp. 249-292.

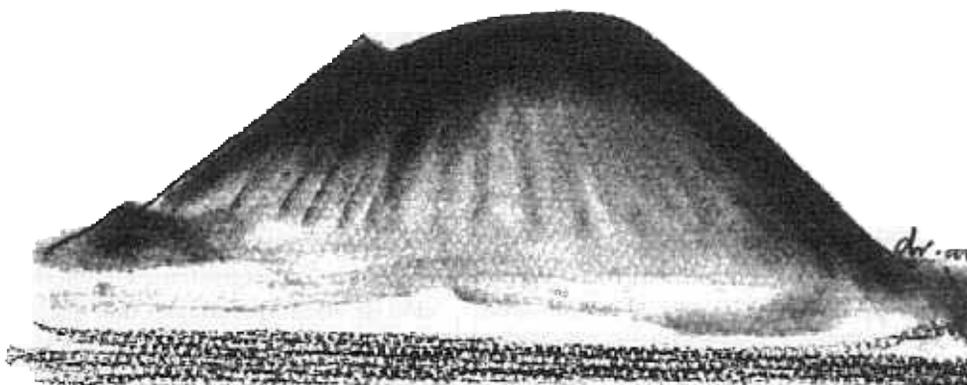
Rojo, A. (comp.). 1994. *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo*. UNAM, México.

Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *An. Esc. Cien. Biol. I. P. N. Méx.* 8: 59-130.

Vitousek, P.M. y L.R. Walker. 1987. "Colonization, succession and resource availability: ecosystem-level interactions", en A.J. Gray, M.J. Crawley y P.J. Edwards (eds.), *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell, Oxford, pp. 207-223.

Whittaker, R.J., M.B. Bush y K. Richards. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau islands, Indonesia. *Ecol. Monogr.* 59: 59-123.

Wood, D.M. y R. del Moral. 1987. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helens. *Ecology* 68: 780-790.



Zenón Cano-Santana, Jorge Meave: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM.