



Universidad César Vallejo

**FACULTAD DE INGENIERÍA Y ARQUITECTURA
ESCUELA PROFESIONAL DE INGENIERÍA AMBIENTAL**

**Historia, síntesis y perspectiva de la hipótesis de la
pirodiversidad – biodiversidad: Revisión sistemática**

**TESIS PARA OBTENER EL TÍTULO PROFESIONAL DE
INGENIERO AMBIENTAL**

AUTORES:

Altamirano Achahui, Rosalinda (ORCID: 0000-0003-2653-9509)

Baca Podesta, Yuder Walter (ORCID: 0000-0002-1463-9097)

ASESOR:

Mgtr. Honores Balcazar, Cesar Francisco (ORCID: 0000-0003-3202-1327)

LÍNEA DE INVESTIGACIÓN:

Calidad y Gestión de los Recursos Naturales

LIMA – PERÚ

2022

Dedicatoria

Esta tesis está dedicada a: A Dios quien ha sido mi guía, fortaleza y su mano de fidelidad y amor han estado conmigo hasta el día de hoy.

A nuestros padres quienes con su amor, paciencia y esfuerzo nos han permitido llegar a cumplir hoy un sueño más, gracias por inculcarnos en nosotros el ejemplo del esfuerzo y valentía, de no temer las adversidades porque Dios está con nosotros siempre.

A nuestros hermanos por su cariño y apoyo incondicional, durante todo este proceso, por estar con nosotros en todo momento gracias.

A nuestra familia porque con sus oraciones, consejos y palabras de aliento hicieron de nosotros una mejor persona y de una u otra forma nos acompañan en todo nuestros sueños y metas.

Agradecimiento

Quiero expresar mi gratitud a Dios, quien con su bendición lleno siempre en nuestra vida y a toda nuestra familia por estar siempre presentes.

No gustaría agradecer sinceramente a nuestro director y tutor de Tesis, Mgtr. Honores Balcazar, Cesar Francisco, su esfuerzo y dedicación. Sus conocimientos, sus orientaciones, su manera de trabajar, su persistencia, su paciencia y su motivación han sido fundamentales para nuestra formación como investigador. Él ha inculcado en nosotros un sentido de seriedad, responsabilidad y rigor académico sin los cuales no podría tener una formación completa como investigador. A su manera, ha sido capaz de ganarse nuestra lealtad y admiración, así como sentirnos en deuda con él por todo lo recibido durante el periodo de tiempo que ha durado esta Tesis.

Índice de contenidos

Caratula	i
Dedicatoria	ii
Agradecimiento	iii
Índice de contenidos	iv
Índice de tablas	v
Índice de Figuras	vi
Índice de Anexos	vii
Resumen	viii
Abstract	ix
I. INTRODUCCIÓN	1
II. MARCO TEÓRICO	4
III. METODOLOGÍA	18
3.1. Tipo y diseño de investigación	18
3.2. Categorías, subcategorías y matriz de categorización apriorística	20
3.3. Escenario de estudio	21
3.4. Participantes	21
3.5. Técnicas e instrumentos de recolección de datos	21
3.6. Procedimientos	22
3.7. Rigor científico	25
3.8. Método de análisis de información	25
3.9. Aspectos éticos	26
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	27
4.1. Mecanismos subyacentes a una respuesta diversa a la pirodiversidad	32
4.2. Estudio de caso de una especie “vieja”, el Búho Punto	34
4.3. Estudio de caso de una especie “dependiente del fuego”, el Pájaro Carpintero Dorsinegro	38
V. CONCLUSIONES	42
VI. RECOMENDACIONES	44
REFERENCIAS	46

Índice de tablas

Tabla Nº 1. Matriz de categorización apriorística

20

Índice de figuras

Figura N° 1. Inferencias de la pirodiversidad	10
Figura N° 2. Distribución mundial de la investigación sobre pirodiversidad-biodiversidad.	23
Figura N° 3. Resumen de los estudios que examinan la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad agrupados por grupo taxonómico amplio y tipo de ecosistema.	24

Índice de anexos

Anexo N° 1: Resumen de los estudios que examinaron la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad

Resumen

En este documento se busca revisar la literatura existente sobre pirodiversidad, evaluar el apoyo a la hipótesis de pirodiversidad-biodiversidad, examinar los mecanismos potenciales que subyacen a la hipótesis e identificar preguntas pendientes sobre la pirodiversidad y las necesidades de investigación futuras. También se examinó cómo dos especies individuales con distintas relaciones con el fuego (el búho manchado *Strix occidentalis* y el pájaro carpintero de lomo negro *Picoides arcticus*) responden a la pirodiversidad como estudios de caso para ilustrar los mecanismos subyacentes. Se identificaron 41 pruebas de la hipótesis de pirodiversidad-biodiversidad informadas a partir de 33 estudios; 18 (44 %) presentaron evidencia en apoyo de la hipótesis de pirodiversidad-biodiversidad, mientras que 23 (56 %) no lo hicieron. Esta revisión de la literatura sugirió que el apoyo a la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad varía considerablemente sin patrones consistentes entre los grupos taxonómicos y los tipos de ecosistemas. Los estudios que examinan la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad a menudo definen la pirodiversidad de diferentes maneras, examinan los efectos a diferentes escalas y se llevan a cabo en ecosistemas con diferentes regímenes naturales de incendios, niveles básicos de biodiversidad e historias evolutivas. Se sugiere que estos factores, de forma independiente y conjunta, han dado lugar a un apoyo muy variable para la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad. La investigación futura se beneficiaría de un examen más detallado del papel de la escala (por ejemplo, la dependencia de la escala) en las relaciones entre la pirodiversidad y la biodiversidad, la estandarización de las métricas de la pirodiversidad, el mapeo a gran escala de la pirodiversidad y el estudio macro ecológico de las relaciones entre la pirodiversidad y la biodiversidad.

Palabras clave: Hipótesis de pirodiversidad-biodiversidad, Manejo de incendios, Mecanismos ecológicos, Mosaico de incendios, Pirodiversidad

Abstract

This document seeks to review the existing literature on pyro-diversity, evaluate support for the pyro-diversity hypothesis, biodiversity, examine the potential mechanisms underlying the hypothesis and identify outstanding questions about pyro-diversity and future research needs. It was also examined how two individual species with different fire relations (the spotted owl *Strix occidentalis* and the black-backed woodpecker *Picoides arcticus*) respond to pyro-diversity as case studies to illustrate the underlying mechanisms. Forty-one evidence of the pyro-diversity-biodiversity hypothesis reported from 33 studies was identified; 18 (44 %) presented evidence in support of the pyro-diversity-biodiversity hypothesis, while 23 (56 %) did not. This literature review suggested that support for the pyro-biodiversity hypothesis varies considerably without consistent patterns between taxonomic groups and ecosystem types. Studies examining the pyro-diversity-biodiversity hypothesis often define pyro-diversity in different ways, examine effects at different scales and are carried out in ecosystems with different natural fire regimes, basic levels of biodiversity and evolutionary histories. It is suggested that these factors, independently and jointly, have given rise to a very variable support for the pyro-biodiversity hypothesis. Future research would benefit from a more detailed examination of the role of scale (e.g., scale dependence) in the relationships between pyrogenesis and biodiversity, standardization of pyrogenesis metrics, large-scale mapping of pyro-diversity and macro-ecological study of the relationships between pyro-diversity and biodiversity.

Keywords: Ecological mechanisms, Fire management, Fire mosaic, Pyrodiversity, Pyrodiversity–biodiversity hypothesis

I. INTRODUCCIÓN

La pirodiversidad describe el grado de variación en las características del paisaje posterior al incendio dentro o entre incendios. Si bien, en esencia, la pirodiversidad es un descriptor técnico de las propiedades de las áreas quemadas, sus raíces conceptuales son biológicas y están estrechamente vinculadas a la ecología comunitaria, la teoría de los nichos y la conservación de la biodiversidad.

El término fue introducido formalmente por Martin y Sapsis (1992), quienes describieron la pirodiversidad como un agente de la biodiversidad, según el cual “la pirodiversidad engendra biodiversidad”. Los autores plantearon la hipótesis de que el grado de variación contenido dentro de las diferentes dimensiones de un régimen de fuego, como el intervalo de retorno del fuego, la estacionalidad, el tamaño o la intensidad, dará como resultado un mosaico asociado de etapas sucesivas y estructura que definiría la amplitud del espacio de nicho para diferentes especies a ocupar. Por lo tanto, la pirodiversidad es una característica compuesta de un régimen de fuego: ciertos regímenes de fuego tendrán una pirodiversidad más alta o baja, lo que a su vez conducirá a una biodiversidad más alta o baja, respectivamente.

Una preocupación central en la literatura contemporánea sobre pirodiversidad es que una variedad de factores antropogénicos puede estar disminuyendo la pirodiversidad en los paisajes, lo que podría conducir a pérdidas de biodiversidad. De hecho, un elemento central del trabajo de Martin y Sapsis fue señalar que la pirodiversidad probablemente estaba disminuyendo debido a las actividades humanas recientes, en particular, la pérdida del fuego indígena, que había creado o sostenido la pirodiversidad.

En apoyo de esta afirmación, ahora existe evidencia histórica y contemporánea generalizada de personas que promueven la pirodiversidad en grandes paisajes (Trauernicht et al. 2015), lo que probablemente influya

en la forma en que la biodiversidad contemporánea las comunidades responden a la pirodiversidad. Ya sean reales o hipotéticas, las tendencias temporales en la pirodiversidad tienen el potencial de remodelar los patrones de biodiversidad en los ecosistemas.

Sin embargo, lo que complica el estudio de tales tendencias es que no existe una definición operativa única de pirodiversidad. La propuesta de Martin y Sapsis hace casi tres décadas proporcionó una sólida base conceptual para el estudio de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad, pero su definición original de pirodiversidad era amplia y vaga desde el punto de vista operativo. ¿Cómo podría medirse la pirodiversidad y probarse en la práctica la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad?

Desde su introducción conceptual, la pirodiversidad ha sido definida de muchas maneras por los investigadores que intentan probar la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad, cada una de las cuales describe una dimensión diferente o "eje de variabilidad" en las características del régimen de incendios (Anexo 3). Además, la pirodiversidad está relacionada etimológicamente con otros conceptos de la ecología del fuego (Cuadro 1), por lo que la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad, en esencia, también se ha probado con otros nombres (p. ej., "hipótesis de la quema de parches de mosaico").

Sobre la base de realidad problemática presentada se planteó el problema general y los problemas específicos de la investigación. El problema general de la investigación fue ¿Qué tanto se conoce de la historia, síntesis y perspectiva de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad? Los problemas específicos de la investigación fueron los siguientes:

- **PE1:** ¿Cuáles son los mecanismos subyacentes a una respuesta diversa a la pirodiversidad?

- **PE2:** ¿Cómo el estudio de caso de una especie “vieja”, el Búho Punto contribuye al conocimiento de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad?
- **PE3:** ¿Cómo el estudio de caso de una especie “dependiente del fuego”, el Pájaro Carpintero Dorsinegro contribuye al conocimiento de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad?

El objetivo general fue Revisar la historia, síntesis y perspectiva de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad. Los objetivos específicos fueron los siguientes:

- **OE1:** Identificar los mecanismos subyacentes a una respuesta diversa a la pirodiversidad.
- **OE2:** Analizar el estudio de caso de una especie “vieja”, el Búho Punto
- **OE3:** Analizar el estudio de caso de una especie “dependiente del fuego”, el Pájaro Carpintero Dorsinegro.

II. MARCO TEÓRICO

A continuación, se presentan los antecedentes más relevantes en respuesta a revisar la literatura sobre políticas exitosas de mitigación del cambio climático en las principales economías emisoras y el potencial de replicación global.

Coen, Stavros y Fites-Kaufman (2018) cuyo análisis reveló que los vientos inducidos por el fuego que igualaron o excedieron los vientos ambientales y el flujo de aire a escala fina no detectado por las redes meteorológicas de superficie fueron los principales responsables del rápido crecimiento y tamaño del fuego. Las pruebas de sensibilidad variaron la cantidad y la humedad del combustible en amplios rangos y mostraron que los efectos de la sequía y la acumulación de combustible eran secundarios, limitados al terreno inclinado donde se combinaban entre sí y, en este caso, incapaces de afectar significativamente la extensión final. En comparación con los datos estándar, los modelos de combustible derivados únicamente de la detección remota del tipo de vegetación y la estructura del bosque mejoraron la progresión del fuego simulado, especialmente en áreas perturbadas, y la distribución de la gravedad de las quemaduras. Estos resultados apuntan a dinámicas internas que se refuerzan a sí mismas en lugar de fuerzas externas como un medio para generar este y posiblemente otros eventos de incendio atípicos. Por lo tanto, no es necesario que los incendios extremos surjan de condiciones ambientales extremas de incendios.

Hobart et al. (2021) encontraron que dentro de los parques nacionales con programas de manejo de incendios de larga duración (más de 40 años), los búhos moteados de California *Strix occidentalis occidentalis* consumían predominantemente ratas de bosque *Neotoma spp.* y *Pocket Gophers Thomomys spp.*; sin embargo, en contraste con nuestras predicciones, cuando sus territorios experimentaron incendios más extensos y frecuentes, los búhos moteados consumieron proporcionalmente más ardillas voladoras *Glaucomys oregonensis*. Suponemos que este hallazgo podría haber sido

impulsado por cambios en la abundancia de presas después de los incendios (p. ej., aumentos en las ardillas voladoras) o cambios en la disponibilidad de presas (p. ej., cambios en la estructura del bosque o la distribución espacial de las ardillas voladoras que aumentaron la depredación sobre ellas por parte de los búhos). Por lo tanto, nuestro trabajo demuestra que el fuego puede tener consecuencias inesperadas para las interacciones tróficas de las especies de aves rapaces y proporciona información valiosa para la conservación de los búhos moteados en paisajes forestales propensos a incendios.

Kramer et al. (2021) estudiaron la selección del hábitat de alimentación nocturna durante la temporada de reproducción de 22 búhos manchados de California marcados con GPS en tres parques nacionales (Yosemite, Sequoia y Kings Canyon) en Sierra Nevada, California, EE. 50 años y se ha utilizado la quema controlada para apuntar a áreas adicionales. Los búhos no seleccionaron ni evitaron los bosques quemados por incendios de gravedad baja y moderada o alta, pero evitaron parches más grandes de bosque severamente quemado (las probabilidades de selección disminuyeron en un 20 % por cada 10 ha de aumento en el área del parche severamente quemado. Estos resultados indicaron la importancia de las características de los parches, lo que sugiere que los parches más grandes reflejaban un hábitat de alimentación de menor calidad o un mayor riesgo de depredación, incluso en estos paisajes de incendios frecuentes donde los parches "grandes" severamente quemados eran pequeños en comparación con los comunes después de los mega incendios.

Steel et al. (2021) presentaron un enfoque de diversidad funcional generalizable para medir la pirodiversidad, que incorpora múltiples rasgos del régimen de incendios y se puede aplicar a través de escalas. Además, probamos los impulsores socioecológicos de la pirodiversidad entre los bosques del oeste de los Estados Unidos. Mediada en gran medida por la actividad de quemas, la pirodiversidad se asoció positivamente con la evapotranspiración real, el déficit hídrico climático, la designación de áreas

silvestres, la elevación y la rugosidad topográfica, pero negativamente con la densidad de población humana. Estos resultados indican que la pirodiversidad es más alta en áreas productivas con periodos secos anuales pronunciados y extinción mínima de incendios. Este trabajo puede facilitar futuros estudios de pirodiversidad, incluido si y cómo genera biodiversidad entre taxones, regiones y regímenes de incendios.

Stillman et al. (2021) utilizamos un modelo de especialista posterior al incendio, el pájaro carpintero de lomo negro (*Picoides arcticus*), para examinar la relación entre las características del incendio y la supervivencia de los juveniles mientras controlamos los factores de confusión. Hicieron un seguimiento por radio de pájaros carpinteros de lomo negro en bosques quemados de California y Washington, EE. UU., y obtuvimos información sobre las características del hábitat utilizando estudios terrestres y datos satelitales. Usamos modelos bayesianos jerárquicos de efectos mixtos para determinar los factores que influyen tanto en la supervivencia de los volantones como de los juveniles anuales, y probamos los efectos de la edad de los volantones en las tasas de movimiento. La severidad de la quema afectó fuertemente la supervivencia de los volantones, con una menor supervivencia en los parches creados por incendios de alta severidad en comparación con los parches quemados con severidad media a baja o que no se quemaron.

Jones et al. (2020) examinaron la selección de hábitat por parte de los búhos moteados en un paisaje posterior a un incendio. Probamos si la selección o evitación de áreas severamente quemadas podría explicarse por el tamaño o la configuración del parche, y si la variación en la selección entre individuos podría explicarse por diferencias en la disponibilidad de hábitat. Aplicaron modelos de efectos mixtos a los datos de GPS de 20 búhos manchados en Sierra Nevada, California, EE. UU., con búhos individuales que ocupan áreas de distribución que abarcan una amplia gama de condiciones posteriores al incendio después del King Fire de 2014. Los búhos manchados individuales cuyas áreas de distribución experimentaron incendios menos severos (< 5

% del área de distribución severamente quemada) tendieron a seleccionar bosques severamente quemados, pero los búhos evitaron los bosques severamente quemados cuando una mayor parte de su área de distribución se vio afectada (~ 5–40 %). Los búhos también tendieron a seleccionar áreas de incendios severos que eran más pequeñas en tamaño y de forma más compleja, y rara vez viajaban más de 100 m hacia áreas de incendios severos.

Nuestros resultados respaldan la hipótesis de que los búhos moteados están adaptados a regímenes de incendios históricos caracterizados por pequeños parches de incendios severos en esta región. Los cambios en los regímenes de perturbación que producen nuevos patrones de paisaje caracterizados por grandes parches homogéneos de incendios de alta severidad pueden afectar negativamente a esta especie.

¿Qué constituye una prueba de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad? La mayoría de los intentos de definir la pirodiversidad implican seleccionar una única dimensión del fuego, como la edad del fuego, y cuantificar la variación espacial de esa característica dentro de cada unidad de muestreo (Taylor et al. 2012). La variabilidad en esa característica para cada unidad de muestreo se puede vincular a la diversidad de especies dentro de esa unidad de muestreo, lo que permite una prueba explícita de la hipótesis de que una mayor pirodiversidad se correlaciona con una mayor biodiversidad (generalmente diversidad alfa, pero también ver estudios que examinan las relaciones de pirodiversidad con diversidad beta (McGranahan et al. 2018)).

Sin embargo, el sencillo original amplio de la pirodiversidad ha llevado a algunas interpretaciones relativamente permisivas del concepto, así como a la confusión con respecto a qué constituye y qué no constituye exactamente un estudio de la pirodiversidad y una prueba de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad. En nuestra opinión, una prueba de la hipótesis

de la pirodiversidad-biodiversidad debe cumplir con un conjunto definido de criterios (Cuadro 2).

Si bien existe una vasta literatura sobre cómo los incendios y los regímenes de incendios afectan varios aspectos de la biodiversidad (por ejemplo, cómo la frecuencia de los incendios influye en la riqueza de las plantas), y otras síntesis recientes se han centrado en estas preguntas generales (Kelly et al. 2020), relativamente pocos estudios explícitamente examinar la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad (Cuadro 2).

La pirodiversidad se concibió originalmente como un concepto inherentemente espaciotemporal. Martin y Sapsis (1992) describieron la pirodiversidad como “variedad en el intervalo entre incendios, estacionalidad, dimensiones y características del fuego, que produce diversidad biológica a nivel de micrositio, rodal y paisaje”. Esta definición amplia (y algo vaga) ha llevado a una proliferación de enfoques para probar la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad en la práctica. Sin embargo, desde nuestro punto de vista, simplemente examinar cómo responde la biodiversidad a un elemento elegido de un régimen de incendios no proporciona los elementos necesarios para una prueba directa de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad.

Proponemos que una prueba directa de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad debe incluir una métrica de variación (p. ej., coeficiente de variación, índice de diversidad de Shannon) para ser cuantificada en una característica del fuego (p. ej., edad del incendio, gravedad de la quema) dentro de unidades de muestreo replicadas espacialmente o un área de amortiguamiento que rodea cada unidad de muestreo (recuadros a y c a continuación).

La variación debe ocurrir dentro de las unidades de muestreo, no estrictamente entre unidades de muestreo. La dentro de muestra en las características del fuego (es decir, la pirodiversidad) se vincula luego con

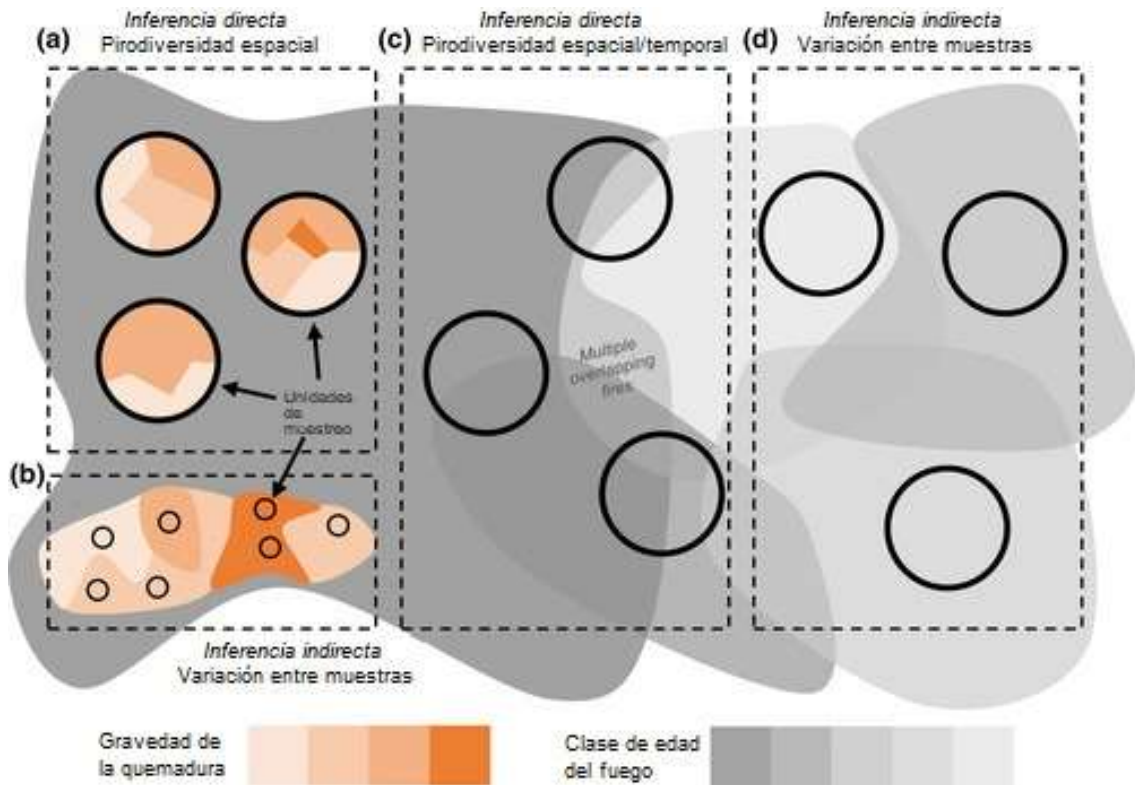
una dentro de la muestra (por ejemplo, la diversidad alfa), y se pueden usar procedimientos estándar como la regresión u otros modelos para determinar si existe una relación lineal o no lineal entre las dos variables existen (Tingley et al. 2016).

La hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad también se examina a veces de manera indirecta. Esta situación a menudo surge cuando la variación en las características del fuego (por ejemplo, el tiempo transcurrido desde el incendio, la gravedad del fuego) ocurre entre las unidades de muestreo, y la variación en la riqueza de especies o la composición de la comunidad se relaciona con entre la variación.

A menudo, los estudios que adoptan este enfoque inferirán que debido a que diferentes especies están asociadas con diferentes características del fuego, se deduce que la variación del paisaje en estas características respaldará una mayor biodiversidad (Taillie et al. 2018). Nos referimos a esta situación como una inferencia indirecta sobre la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad. Los enfoques indirectos también pueden ir un paso más allá mediante el uso de análisis de optimización de la variación entre muestras para evaluar de manera más formal las combinaciones de características del fuego que se espera promuevan la biodiversidad (Kelly et al. 2015).

Los estudios individuales que prueban la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad pueden cuantificar espaciales o temporales de la pirodiversidad, o una combinación de ambos (ver la figura a continuación). La pirodiversidad espacial es la variación espacial en una característica del fuego (p. ej., la severidad de la quema) dentro de una unidad de muestreo.

Figura Nº 1. Inferencias de la pirodiversidad



La pirodiversidad temporal es la variación espacial en una característica temporal del fuego (p. ej., edad del fuego/etapa de sucesión) dentro de una unidad de muestra, que notamos que es inherentemente espaciotemporal. Si no ocurre ninguna variación dentro de las unidades de muestreo, entonces no se ha medido la pirodiversidad y no es posible una prueba directa de la hipótesis de pirodiversidad-biodiversidad. Por ejemplo, el muestreo en el recuadro b simplemente produciría una prueba de cómo responde la biodiversidad a la gravedad de la quema, y el recuadro d probaría cómo la biodiversidad se vio afectada por el tiempo transcurrido desde el incendio; tampoco se consideraría una prueba directa de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad.

La falta de una definición única de pirodiversidad también ha llevado a una innovación considerable en cómo se puede medir la pirodiversidad. Algunos investigadores han explorado el respaldo empírico para la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad utilizando múltiples medidas independientes de

pirodiversidad (Farnsworth et al. 2014), mientras que otros han desarrollado métricas de pirodiversidad integradas en varios ejes (Steel et al. 2021).

Más recientemente, los avances tecnológicos han permitido una expansión de cómo se puede definir la pirodiversidad, incorporando particularmente la heterogeneidad a pequeña escala. Por ejemplo, las herramientas de teledetección como Landsat permiten a los investigadores definir la pirodiversidad como la variabilidad en la gravedad de las quemaduras en los sistemas forestales (p. ej., la variación en el área basal de los árboles o la mortalidad del dosel) después de un incendio en cada área de muestreo (Tingley et al. 2016).

En una desviación interesante de la investigación tradicional, Bowman et al. (2016) definió la pirodiversidad como “el acoplamiento de la biodiversidad y los regímenes de incendios en las redes alimentarias”, centrándose en las retroalimentaciones tróficas y criticando los “vínculos estadísticos simples y unidireccionales entre los sustitutos de la biodiversidad y los regímenes de incendios...” que han caracterizado la investigación sobre pirodiversidad-biodiversidad hasta la fecha. Bowman et al. (2016) en los mecanismos y procesos de los ecosistemas que dan forma y subyacen a la relación pirodiversidad-biodiversidad es útil, y discutimos a continuación la importancia de futuras investigaciones centradas en los mecanismos.

La variedad de enfoques para definir y cuantificar la pirodiversidad tiene sus propias fortalezas y debilidades, pero cada uno también es consistente con la amplitud de la hipótesis de pirodiversidad-biodiversidad de Martin y Sapsis. En ausencia de una evaluación crítica de diferentes métricas, no ha habido una única forma "correcta" o "mejor" de definir la pirodiversidad, y como era de esperar, diferentes investigadores han definido la pirodiversidad de diferentes maneras según los objetivos y el contexto ecológico de sus estudios.

Una consecuencia de la amplia variedad de enfoques para cuantificar la pirodiversidad es que diferentes investigadores rara vez se han planteado la misma pregunta sobre la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad. Comparar directamente el apoyo a la hipótesis entre estudios que aplican diferentes definiciones operativas de pirodiversidad puede parecer cuestionable, porque la falta de una definición consistente puede dificultar las generalizaciones amplias y la síntesis entre estudios. Sin embargo, esta variabilidad también puede tener beneficios inesperados porque los diferentes enfoques para cuantificar la pirodiversidad pueden permitir a los investigadores probar diferentes mecanismos ecológicos que subyacen a la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad.

Entre los estudios, la pirodiversidad no solo se cuantifica de diferentes maneras y se aplican pruebas a diferentes taxones en diferentes ecosistemas, sino que también se cuantifica a diferentes escalas espaciales y temporales. Como es el caso de todos los fenómenos ecológicos (Levin 1992), es probable que las relaciones entre pirodiversidad y biodiversidad dependan de la escala. Por lo tanto, la escala (p. ej., grano o extensión espacial, o ventana temporal) seleccionada por el investigador influirá en si se respalda la hipótesis porque diferentes escalas pueden probar diferentes mecanismos y pueden ser más o menos relevantes para diferentes taxones.

Aquí, se intentó resumir y sintetizar el estado actual del conocimiento sobre la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad, proporcionar claridad sobre los mecanismos propuestos y buscar reglas o resultados consistentes. Además, presentamos estudios de caso de dos especies focales de preocupación para la conservación en el oeste de América del Norte para las cuales la investigación emergente está demostrando que la pirodiversidad juega un papel en la ecología de la especie, proporcionando evidencia intrigante de mecanismos subestimados que podrían ser la base de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad.

Luego se identificaron las principales preguntas sin respuesta y además, las brechas de investigación en el estudio de la pirodiversidad y la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad. En resumen, se concluye que, si bien se ha realizado mucha investigación sobre la pirodiversidad, quedan muchas oportunidades para avanzar rápidamente en la investigación de la pirodiversidad en la era de los mega incendios.

El término pirodiversidad está relacionado con varios otros conceptos ecológicos. Todos los conceptos a continuación son temas de la ecología del paisaje y se relacionan de alguna manera con la medición de la variabilidad, pero tienen historias de uso e interpretaciones sutilmente diferentes. Aquí, se definen varios de estos conceptos y se describe cómo se entrelazan con la pirodiversidad.

La quema de parches en mosaico es un enfoque de gestión del fuego que se aplicó originalmente en algunos parques nacionales de Sudáfrica a principios de la década de 1990 (Van Wilgen, Biggs y Potgieter 1998). Desde entonces, la aplicación del enfoque se ha ampliado y es más o menos sinónimo del término pirodiversidad. El objetivo de la quema de parches en mosaico era establecer un mosaico de tipos estructurales de vegetación a través de la quema prescrita que permitiría “medios eficientes de conservación de la biodiversidad” (Van Wilgen, Biggs y Potgieter 1998). Bajo este paradigma de manejo de incendios, las quemas prescritas se inician en ubicaciones aleatorias en toda el área del proyecto y se permite que se apaguen por sí solas hasta que se alcanza una cuota establecida de área quemada. El resultado es un mosaico heterogéneo de condiciones de quema que varían en extensión, estacionalidad y otras características. El surgimiento del paradigma de la quema de mosaicos de parches fue paralelo al cambio cultural más amplio que se alejaba del pensamiento de equilibrio para reconocer la importancia de los procesos de no equilibrio en la ecología (Parr y Brockett 1999). Los conceptos/terminología relacionados incluyen mosaico de vegetación, mosaico de fuego y mosaico de sucesión.

Incendio de gravedad mixta es un término que se utiliza comúnmente para describir incendios que contienen un amplio gradiente de área basal de árboles o mortalidad del dosel después del incendio (es decir, gravedad) con una combinación de efectos de gravedad baja, moderada y alta. El fuego de gravedad mixta se define más comúnmente como el que contiene entre un 20 % y un 70 % de mortalidad de árboles (o “fuego de alta gravedad”) en un área de incendio (Agee 1993), aunque algunas definiciones incluyen un rango aún más amplio (p. ej., 5 %–70 %). Es casi seguro que tales incendios podrían caracterizarse como que contienen un grado relativamente alto de pirodiversidad en la mayoría de las circunstancias, aunque el patrón espacial de la gravedad de la quema y la escala en la que se resume la pirodiversidad pueden influir en esta generalización. Muchos regímenes de incendios, en particular los del oeste de América del Norte, se han caracterizado ampliamente por tener regímenes de incendios de gravedad mixta (DellaSala y Hanson 2015). Sin embargo, Collins et al., (2017) señalaron que el término fuego de severidad mixta es tan amplio que tiene poco significado, porque casi todos los incendios forestales experimentan entre 20% y 70% de fuego de severidad alta, y además, esta definición ignora el papel de los patrones espaciales de la gravedad de las quemaduras. La pirodiversidad puede enfrentarse a un problema similar relacionado con la forma en que se define e interpreta (p. ej., en qué punto un incendio o un paisaje se considera "pirodiverso") y refuerza la necesidad de considerar cómo la pirodiversidad y los efectos ecológicos asociados pueden variar en función de escala.

El régimen de incendios es la frecuencia, el tamaño, la estacionalidad, la intensidad, el patrón y otros atributos típicos de las áreas quemadas que han sido típicos para un ecosistema determinado durante un largo período de tiempo (Agee 1993). Los diferentes ecosistemas se caracterizan por diferentes regímenes de incendios debido a la variación a gran escala del clima, el tipo de vegetación y la frecuencia de ignición (Pyne, Andrews y Laven 1996). Por lo tanto, la pirodiversidad podría considerarse un componente de los regímenes de fuego (que a su vez consta de uno o más componentes), donde los regímenes de fuego se caracterizan por una

pirodiversidad típica (o rango de) dentro o entre fuegos. Por ejemplo, los regímenes de incendios frecuentes en bosques estacionalmente secos pueden caracterizarse por una pirodiversidad relativamente alta (es decir, contienen un mosaico más dinámico de etapas de sucesión). Por el contrario, los regímenes de incendios poco frecuentes en tipos de bosques más húmedos y de elevaciones altas pueden caracterizarse por una pirodiversidad relativamente baja (es decir, con incendios más grandes y homogéneos y condiciones forestales de edad uniforme). Sin embargo, esta dicotomía depende en parte de las escalas espaciales y temporales que se utilizan para caracterizar los regímenes de incendios. Martín y Sapsis (1992) señaló que la supresión de incendios ha alterado los regímenes de incendios y, por lo tanto, probablemente ha reducido la pirodiversidad (es decir, ha hecho que los incendios sean más homogéneos), particularmente a escalas espaciales más grandes, en algunos sistemas, como partes del noroeste del Pacífico de los Estados Unidos. De hecho, trabajos empíricos recientes han confirmado que los incendios en California, EE. UU., se están volviendo cada vez más homogéneos (Steel, Koontz y Safford 2018).

La hipótesis de perturbación intermedia (IDH) postula que demasiada o muy poca perturbación favorecerá una menor riqueza de especies, pero niveles moderados de perturbación maximizarán la riqueza de especies (Karr y Freemark 1985). Por ejemplo, si las perturbaciones que restablecen la dinámica sucesional son muy frecuentes, la comunidad estará dominada por un número menor de r especies adaptadas a la dispersión y colonizadores seleccionados. Si las perturbaciones son muy poco frecuentes, las características de la sucesión tardía dominarán y la comunidad se caracterizará por un número menor de K especies seleccionadas. Sin embargo, si las perturbaciones son moderadamente frecuentes, la comunidad representará una mezcla altamente dinámica de r y K que conducirán a una mayor riqueza de especies. Los regímenes de incendios caracterizados por una mayor pirodiversidad pueden reflejar niveles “intermedios” de perturbación porque una baja pirodiversidad podría reflejar demasiada o muy poca perturbación, dependiendo de cómo se cuantifique

la pirodiversidad. Por lo tanto, existe una conexión natural entre el IDH y la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad. Al igual que la pirodiversidad, es probable que el IDH muestre una alta sensibilidad a las escalas espacial y temporal en las que se cuantifica la perturbación.

El rango natural de variabilidad (NRV), también llamado rango histórico de variabilidad (HRV), describe el rango de condiciones ecológicas que son típicas de un ecosistema o región dada, a menudo antes de la modificación generalizada por parte de la sociedad humana occidental. El régimen de incendios es, por lo tanto, un enfoque para caracterizar el VRN de incendios en un sistema. Debido a que la pirodiversidad es una métrica que caracteriza la variación en las condiciones del fuego, existe un vínculo natural entre estos dos conceptos: los patrones históricos de pirodiversidad caracterizaron un eje del rango natural de variabilidad en las características del fuego. El NRV a menudo se invoca en la restauración de ecosistemas, donde se utiliza para guiar los objetivos de gestión y restauración para aproximarse a las condiciones históricas y ecológicamente apropiadas del paisaje (Safford y Stevens 2017).

Parches es un concepto con raíces en la ecología del paisaje que describe el grado de variabilidad en la cubierta terrestre discreta o clases de hábitat (por ejemplo, tipos de vegetación) en un paisaje. La distribución de parches se puede cuantificar formalmente en una amplia variedad de formas, incluida la densidad del parche (número de parches de un tipo determinado), el tamaño medio del parche, la riqueza del parche (número de diferentes tipos de parches) u otras métricas que caracterizan los parches en términos de su forma (ej., dimensión fractal, relación perímetro-área). Los incendios se pueden caracterizar en términos de su fragmentación (p. ej., tamaño o forma de diferentes clases de severidad de quema o clases de edad del fuego) y, por lo tanto, puede haber algunas relaciones predecibles entre la fragmentación y la pirodiversidad. Por ejemplo, los paisajes con una gran riqueza de parches (p. ej., muchas clases diferentes de severidad de quema o edad del fuego) serían más pirodiversos. Algunos estudios que investigan

los efectos ecológicos de la pirodiversidad usaron la "parche" del fuego como sinónimo de pirodiversidad (McGranahan et al. 2018). Los parches de diferente severidad o edad del fuego también implican la existencia de bordes entre los tipos de parches, y la pirodiversidad caracterizada a escalas espaciales más finas será mayor en estas interfaces entre parches que dentro de un parche dado.

III. METODOLOGÍA

3.1. Tipo y diseño de investigación

Una revisión sistemática implica un resumen crítico y reproducible de los resultados de las publicaciones disponible sobre un mismo tema o pregunta clínica concreta (Linares-Espinós et al. 2018). El carácter sistemático de la investigación da por certero que se basó en una disciplina, y que el análisis se basó en estrictos procedimientos (Hernández-Sampieri & Mendoza, 2018, p.34).

Un estudio de enfoque cualitativo es representado por el análisis sistemático de fenómenos, contrario a lo que comúnmente sucede, no se inicia con una teoría marcada para confirmar si esta es apoyada por los datos y resultados, sino que el proceso empieza examinando los hechos en sí y revisando los estudios previos, ambas acciones de manera simultánea, a fin de generar una teoría que sea consistente con lo que está observando que ocurre (Hernández-Sampieri & Mendoza, 2018, p.46).

La presente investigación se propuso indagar la literatura sobre la historia, síntesis y perspectiva de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad; en este caso, en un tiempo único, referido a cómo se encuentran desarrollados esos conceptos en la actualidad, tratándose de una investigación Transversal descriptiva (Hernández-Sampieri & Mendoza, 2018, p.217).

Que el diseño cualitativo sea sistemático implica que hay una disciplina para realizar la investigación científica y que no se dejan los hechos a la casualidad. (Hernández Sampieri & Mendoza Torres, 2018, p.34)

Esta investigación cumple con el propósito fundamental de producir conocimiento y teorías, investigación básica (Hernández Sampieri & Mendoza Torres, 2018, p. 29), puesto que responde al propósito de responder sobre dos estudios de caso en particular, el estudio de caso de

una especie “vieja”, el Búho Punto y el estudio de caso de una especie “dependiente del fuego”, el Pájaro Carpintero Dorsinegro, y cómo estos contribuyen al conocimiento de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad.

3.2. Categorías, subcategorías y matriz de categorización apriorística

Tabla Nº 1. Matriz de categorización apriorística

OBJETIVO GENERAL	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	PROBLEMAS ESPECÍFICOS	CATEGORÍA	SUBCATEGORÍA
Revisar la historia, síntesis y perspectiva de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad.	Identificar los mecanismos subyacentes a una respuesta diversa a la pirodiversidad.	¿Cuáles son los mecanismos subyacentes a una respuesta diversa a la pirodiversidad?	Mecanismos subyacentes a una respuesta diversa a la pirodiversidad.	<ul style="list-style-type: none"> Heterogeneidad ambiental. Respuestas específicas de las especies.
	Analizar el estudio de caso de una especie “vieja”, el Búho Punto.	¿Cómo el estudio de caso de una especie “vieja”, el Búho Punto contribuye al conocimiento de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad?	Especie pionera Búho Punto.	<ul style="list-style-type: none"> Especie pionera.
	Analizar el estudio de caso de una especie “dependiente del fuego”, el Pájaro Carpintero Dorsinegro.	¿Cómo el estudio de caso de una especie “dependiente del fuego”, el Pájaro Carpintero Dorsinegro contribuye al conocimiento de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad?	Especie dependiente del fuego Pájaro Carpintero Dorsinegro.	<ul style="list-style-type: none"> Especie dependiente del fuego.

3.3. Escenario de estudio

Se realizó una revisión sistemática de la literatura sobre la investigación de la pirodiversidad a través de *Web of Science* utilizando el flujo de trabajo descrito en Grames et al. (2019) y el paquete R asociado *litsearchr* versión 1.0.0. Primero, se realizó una búsqueda utilizando la cadena de búsqueda ("pirodiversidad" Y "biodiversidad") en tres bases de datos: *Biological Abstracts*, *BIOSIS Citation Index* y *Zoological Record*.

Luego, se usó el paquete *litsearchr* para consolidar y deduplicar registros de los resultados de búsqueda y construir una red de coincidencia de palabras clave para capturar temas relacionados con nuestra cadena de búsqueda original, pero no incluidos en ella.

3.4. Participantes

La búsqueda arrojó 176 resultados, 95 de los cuales se determinó que eran relevantes para el presente documento (otros estudios no estaban relacionados en gran medida con el fuego y la biodiversidad). Además, se buscó en las referencias de dos artículos de revisión recientes relacionados con incendios (He, Lamont y Pausas 2019) para identificar artículos que la búsqueda bibliográfica podría haber pasado por alto; esto produjo tres artículos adicionales que examinaron claramente la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad.

3.5. Técnicas e instrumentos de recolección de datos

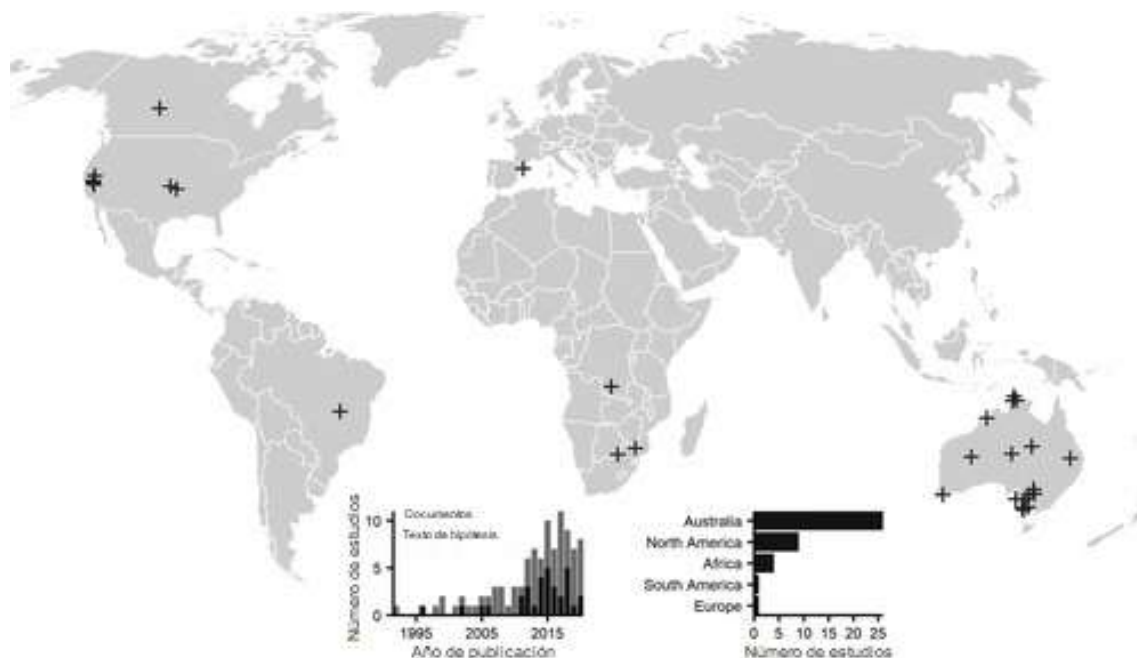
Se revisaron manualmente las palabras clave y se generó una búsqueda booleana ampliada para una revisión bibliográfica refinada. La cadena de búsqueda final fue ((pyrodivers* OR "fire* mosaic*" OR "burn* pattern*" OR "mosaic* burn*" OR "parche* mosaic*" OR "pyrodivers* landscap*") AND (biodivers* OR "beta* divers*" O "communiti* composit*" O "speci* composit*" O "speci* divers*" O "speci* rich*" O "alpha* divers*" O

"communiti* divers*" O " disturb* hypothesi*" OR "intermedi* disturb*"). Se realizó esta búsqueda refinada en las tres bases de datos mencionadas anteriormente y se reunió una base de datos final sin duplicados el 5 de octubre de 2020.

3.6 Procedimientos

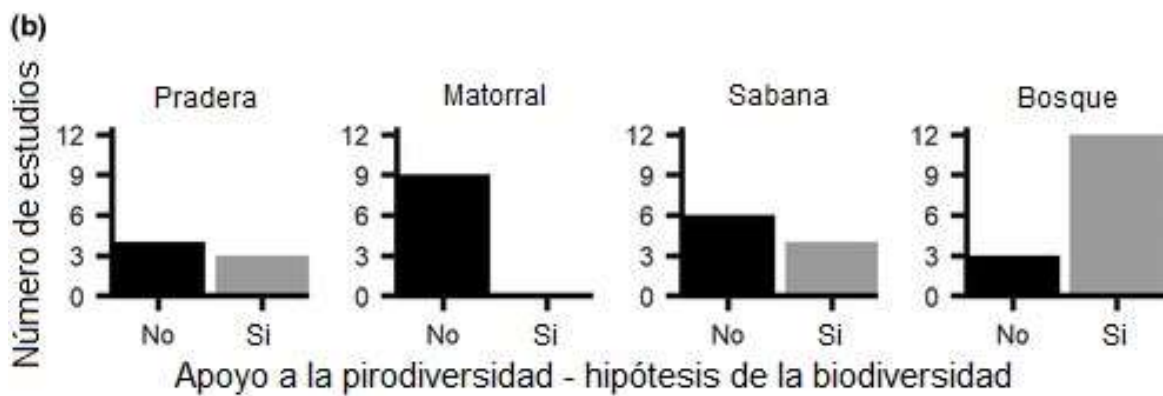
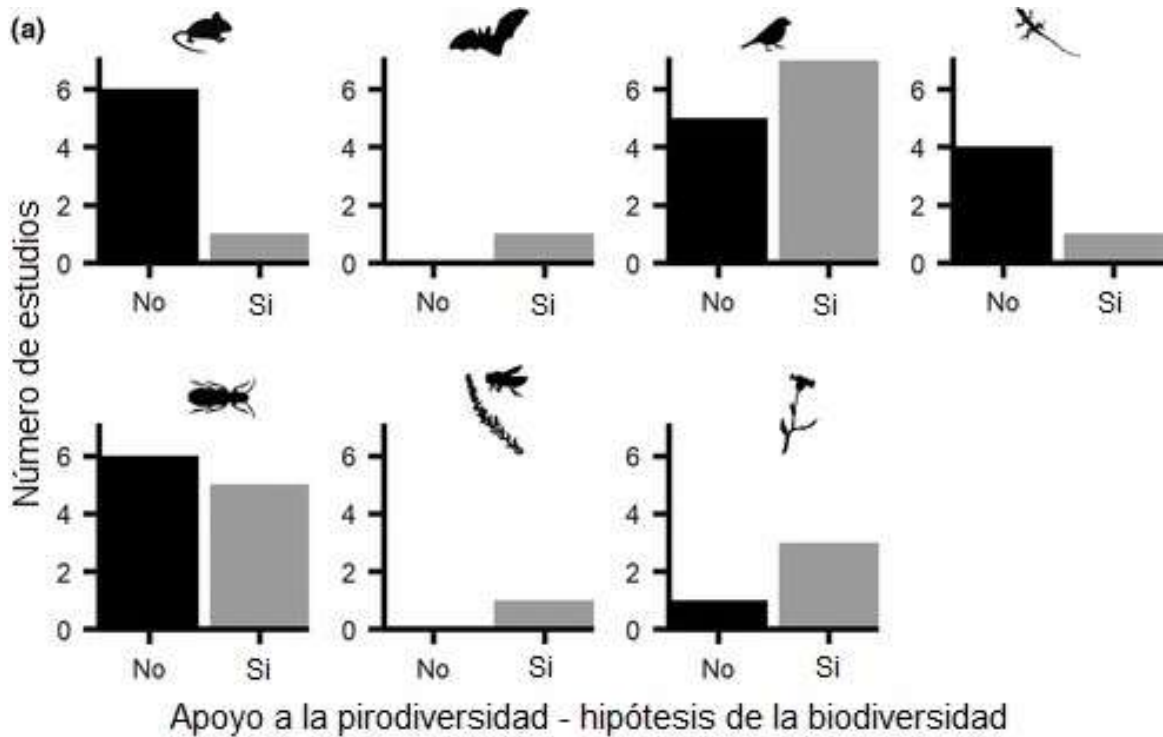
Se han realizado estudios que examinan la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad en cuatro continentes y la mayoría de los estudios se realizaron en Australia (26 estudios), seguida de América del Norte (9), África (4), América del Sur (1) y Europa (1) (Figura 2). Observamos un aumento reciente en la investigación sobre la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad, con un aumento inicial a partir de 2006 seguido de un aumento en las pruebas de la hipótesis. después de 2011 (Figura 2). La hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad ha sido examinada en aves (12 estudios), invertebrados (11), mamíferos (7), reptiles (5), plantas (4), interacciones planta-polinizador (1) y murciélagos (1) (Figura 3a). Estos estudios se han realizado en pastizales (7 estudios), matorrales/matorrales (9), sabanas (10) y bosques/bosques (15) (Figura 3b).

Figura Nº 2. Distribución mundial de la investigación sobre pirodiversidad-biodiversidad.



Cada “+” gris representa la ubicación espacial aproximada de los estudios que probaron la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad (o, para estudios a mayor escala, el “+” muestra el centro geográfico aproximado del área de estudio). El gráfico de barras insertado a la izquierda muestra las tendencias en la investigación relacionada con la pirodiversidad durante el período 1992-2020; las barras de color gris oscuro representan estudios que probaron la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad, mientras que las barras de color gris claro muestran el número total de estudios relevantes de nuestra búsqueda bibliográfica. El gráfico de barras insertado a la derecha muestra el número de estudios por continente. Nuestra búsqueda bibliográfica no reveló investigaciones existentes sobre pirodiversidad-biodiversidad en Asia (no hay incendios forestales en la Antártida)

Figura N° 3. Resumen de los estudios que examinan la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad agrupados por grupo taxonómico amplio y tipo de ecosistema.



(a) Apoyo a la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad (desde arriba a la izquierda) mamíferos terrestres, murciélagos, aves, reptiles, invertebrados, interacciones planta-polinizador y polinizadores (b) Apoyo a la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad entre cuatro amplios tipos de ecosistemas

3.7. Rigor científico

Debido a la gran variabilidad en el diseño del estudio y en cómo se definió la pirodiversidad, no sentimos que hubiera suficiente información consistente para calcular los tamaños del efecto estandarizados en un marco meta analítico. Por lo tanto, los efectos de los estudios se contaron utilizando un enfoque simplificado de "recuento de votos" (Bushman 1994).

Los enfoques de conteo de votos han notado deficiencias, que incluyen, entre otras, no tener en cuenta los tamaños de muestra y efecto. Además, es más probable que el recuento de estudios en el enfoque de "recuento de votos" oculte diferentes tipos de relaciones entre la pirodiversidad y la biodiversidad, como las relaciones no lineales (o "en forma de joroba") (Steel et al. 2021).

Se reconocen estas advertencias y se señala que aquí el objetivo es proporcionar un resumen amplio de la literatura sobre pirodiversidad-biodiversidad, con un enfoque en el apoyo a las asociaciones positivas entre pirodiversidad y biodiversidad. Sin embargo, hay muchas formas en que la variación espaciotemporal en los regímenes de incendios puede dar forma a la biodiversidad. A medida que se acumula más evidencia y los estudios de las relaciones entre la pirodiversidad y la biodiversidad se vuelven más estandarizados (ver "Síntesis y lagunas en la investigación", así como el Recuadro 2), pueden ser posibles tipos adicionales de síntesis de evidencia.

3.8. Método de análisis de información

Se revisaron los 98 artículos y se anotó la fecha de publicación, la ubicación geográfica, el tipo de ecosistema, los taxones estudiados, si parecía haberse realizado una prueba de la hipótesis de pirodiversidad-biodiversidad y si los autores infirieron el apoyo a la hipótesis, cómo se definió la pirodiversidad. o conceptualizado, y otros puntos clave y conclusiones alcanzadas por los autores.

Treinta y tres estudios parecían haber realizado una prueba de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad, y cinco de esos estudios informaron efectos en más de un amplio grupo taxonómico (para un total de 41 combinaciones de estudio-taxones que tratamos como unidades independientes) (Anexo 3). Se identificó una distinción entre directas e indirectas sobre la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad, que se relaciona con si la característica del fuego seleccionado varió dentro o entre las unidades de muestreo, respectivamente (Cuadro 2) (Anexo 3).

3.9. Aspectos éticos

Con el fin de exponer el interés por indagar la realidad en forma sistemática revisando la historia, síntesis y perspectiva de la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad. Además de, identificar los mecanismos subyacentes a una respuesta diversa a la pirodiversidad. Siendo así, se destaca lo siguiente sobre esta investigación:

- A. Respeto a la autoría de las fuentes de información. Esto se logra citando apropiadamente con estilos internacionales.
- B. Cumplimiento de los principios éticos del colegio profesional al que pertenecerán los autores.
- C. Cumplimiento de los aspectos relevantes del código de ética de la investigación de la universidad o de la institución que autoriza la investigación.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Esta revisión de la literatura sugiere que el apoyo a la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad varía considerablemente entre los grupos taxonómicos y los tipos de ecosistemas. De las 41 pruebas reportadas de 33 estudios, 18 presentaron evidencia en apoyo de la hipótesis de pirodiversidad-biodiversidad, mientras que 23 no indicaron apoyo para la hipótesis. Todos los grupos taxonómicos que contenían más de un estudio que examinaba la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad mostraron un apoyo mixto: diferentes estudios sugirieron apoyo a favor o en contra de la hipótesis (Figura 3a).

El mismo patrón de apoyo mixto fue evidente cuando los resultados se agruparon por tipo de ecosistema, a excepción de los ecosistemas de matorral/matorral en los que todos los estudios existentes no han informado apoyo a la hipótesis de pirodiversidad-biodiversidad. Por lo tanto, no parece que la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad se respalde o no de manera consistente dentro de grupos taxonómicos o tipos de ecosistemas particulares, lo que sugiere que la variación en la literatura puede deberse a otros factores. Por lo tanto, se debe considerar qué factores pueden influir en si la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad se apoya en un estudio empírico.

Se sugiere que hay al menos tres factores que interactúan entre los estudios que pueden impulsar la variación en el apoyo a la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad: mecanismo, historia y escala. En este contexto, el mecanismo se refiere a diferentes estudios que hacen diferentes preguntas sobre la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad al definir la pirodiversidad de diferentes maneras (Anexo 3). Por ejemplo, examinar cómo la riqueza de especies se ve afectada por la diversidad de las clases de edad del fuego en un paisaje es plantear una pregunta inherentemente relacionada con los procesos temporales: cómo las diferentes especies se acumulan y se reemplazan unas a otras a través del tiempo a través de diferentes etapas sucesivas iniciadas por el fuego (Nimmo et al. 2013).

Por el contrario, examinar cómo la riqueza de especies se ve afectada por la diversidad en la gravedad de las quemaduras plantea una pregunta inherente sobre los procesos espaciales: cómo las especies acumulan y distribuyen los recursos en el espacio en función de la heterogeneidad estructural producida por un solo evento de incendio (Steel et al. 2019). Las preguntas relacionadas con la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad pueden variar en términos de exploración de mecanismos temporales versus espaciales, pero los procesos espaciales y temporales también pueden interactuar para influir en la fuerza de un efecto de pirodiversidad-biodiversidad (Tingley et al. 2016).

Se han propuesto muchos mecanismos espaciales y temporales específicos basados en la teoría ecológica (He, Lamont y Pausas 2019). Por ejemplo, Kelly et al. (2017) discuten varias hipótesis basadas en mecanismos ecológicos que pueden dar lugar a las relaciones observadas entre pirodiversidad y biodiversidad, incluida la complementación del hábitat (la variación espacial en los efectos del fuego satisface múltiples necesidades de hábitat de una especie individual), la heterogeneidad del hábitat (la variación espacial en los efectos del fuego mejora la diversidad de especies) coexistencia a través de la creación de diversos hábitats), refugio de hábitat (la variación espacial en los efectos del fuego produce refugios y altera las interacciones depredador-presa) y temporada de incendios (la variación temporal en la estacionalidad del fuego influye en los efectos del fuego y altera la coexistencia de múltiples especies).

Diferentes enfoques para cuantificar la pirodiversidad pueden permitir analizar más a fondo las hipótesis anteriores. No se debe esperar necesariamente que los estudios que examinan estos mecanismos y otros mecanismos espaciales y temporales en diferentes sistemas lleguen a las mismas conclusiones sobre la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad al cuantificar la pirodiversidad de diferentes maneras.

El segundo factor que puede impulsar la variación en el apoyo a la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad entre los estudios es la historia. En este contexto, la historia se refiere al entorno evolutivo y los regímenes ecológicos que han caracterizado diferentes sistemas a lo largo del tiempo y que pueden limitar el desarrollo de las relaciones pirodiversidad-biodiversidad. Por ejemplo, no podemos esperar que la relación pirodiversidad-biodiversidad se vea igual en los bosques boreales que en los bosques templados o tropicales.

Estos ecosistemas varían mucho en su diversidad general de especies (generalmente aumentando de boreal a templado a tropical) (Gaston 2000) y los factores limitantes que influyen en la ignición y el comportamiento de los incendios (que van desde ecosistemas secos limitados por combustible hasta ecosistemas húmedos limitados por el clima) (Krawchuk y Moritz 2011).

Los regímenes de incendios son una fuerza evolutiva significativa tanto en plantas como en animales. Como tal, existe una interacción entre los regímenes de incendios a lo largo del tiempo evolutivo y la acumulación de rasgos de adaptación de las especies a esos regímenes de incendios. Por ejemplo, las especies de coníferas asociadas con regímenes de incendios frecuentes tienen corteza gruesa, copas altas y basura inflamable, mientras que las especies asociadas con regímenes de incendios poco frecuentes tienen corteza delgada, copas más cortas y basura menos inflamable (Stevens et al. 2020).

Estas adaptaciones luego producen retroalimentaciones estabilizadoras que refuerzan el régimen de incendios (He, Lamont y Pausas 2019). Debido a que el fuego puede restablecer la dinámica de la comunidad (He, Lamont y Pausas 2019), puede haber una expectativa de que los ecosistemas con regímenes de incendios más frecuentes y de gravedad baja a moderada podrían brindar más oportunidades para que las fuerzas evolutivas den lugar rápidamente a la biodiversidad. Por el contrario, los sistemas de incendios

poco frecuentes pueden caracterizarse más a menudo por comunidades clímax dominadas por un número menor de especies y menos oportunidades para que las perturbaciones relacionadas con los incendios abran caminos evolutivos.

Por lo tanto, es posible que nunca se observe el mismo grado de pirodiversidad (como quiera que se defina) en sistemas de incendios frecuentes versus infrecuentes; incluso si lo fuera, el mismo grado de pirodiversidad podría estar asociado con diferentes niveles de biodiversidad y, por lo tanto, una “forma” esperada diferente de la relación pirodiversidad-biodiversidad (Steel et al. 2021).

El tercer factor que puede impulsar la variación en el apoyo a la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad entre los estudios es la escala. En este contexto, la escala puede referirse a varios componentes de un estudio dado, pero nos estamos refiriendo a la extensión espacial y temporal y al grano del análisis y en qué medida estas escalas se relacionan con escalas ecológicas relevantes para los organismos o taxones bajo estudio. estudio. Por ejemplo, la pirodiversidad a escalas más grandes (p. ej., mayor extensión espacial y grano) puede ser más relevante para conjuntos de mamíferos de cuerpo más grande que para invertebrados terrestres porque a menudo la escala del efecto varía positivamente con características como el tamaño del cuerpo y la capacidad de dispersión (Jackson y Fahrig 2012).

Por lo tanto, las escalas espaciales relevantes para estudiar las relaciones entre la pirodiversidad y la biodiversidad podrían escalar con el tamaño del cuerpo u otros rasgos. También se pueden requerir escalas de medición espaciales y temporales más grandes para capturar la variabilidad suficiente para detectar una relación pirodiversidad-biodiversidad en sistemas de incendios poco frecuentes en comparación con sistemas de incendios frecuentes.

En general, nuestra revisión reveló que se presta poca atención al problema de la escala en el estudio de las relaciones pirodiversidad-biodiversidad, con algunas excepciones. Por ejemplo, mientras estudiaban comunidades de aves en bosques secos mixtos de coníferas de California, Tingley et al. (2016) exploró si el apoyo a la relación pirodiversidad-biodiversidad dependía de la escala (p. ej., la pirodiversidad medida a nivel de parcela o nivel de incendio). En este caso, los autores encontraron apoyo para esta relación en ambas escalas espaciales, aunque un poco más fuerte en la escala más grande, y un apoyo similar para que esta relación dependa del tiempo (y, por lo tanto, dependa de la escala en el sentido temporal).

En general, aquí se aboga por que la investigación futura considere explícitamente una perspectiva de múltiples escalas en la que se pruebe el apoyo a la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad en múltiples escalas espaciales y temporales cuando sea posible, evitando suposiciones sobre la escala correcta del efecto (McGarigal et al. 2016).

Además de operar de manera independiente en las relaciones aparentes entre pirodiversidad y biodiversidad, es probable que estos tres factores también interactúen entre sí de manera compleja. Ciertas definiciones de pirodiversidad pueden representar mecanismos que operan de manera más natural en ciertas escalas espaciales o temporales, cuya importancia relativa podría variar según la historia ecológica y evolutiva del sistema en estudio. Por ejemplo, considere definir la pirodiversidad como la variabilidad espacial en la gravedad de las quemaduras (Steel et al. 2019).

Esta definición, que proporciona un mecanismo sobre cómo las especies acumulan y dividen los recursos en el espacio en función de la heterogeneidad estructural producida por el fuego, podría ser más relevante en sistemas donde existen gradientes espaciales más fuertes en la severidad de las quemaduras debido a una mayor variación espacial en las condiciones del combustible (por ejemplo, combustible- ecosistemas limitados de bosque seco). La variación dentro del fuego en la severidad de

las quemaduras ocurre inherentemente a escalas espaciales más finas que cualquier medida de pirodiversidad entre fuegos y, por lo tanto, podría ser más relevante para los organismos de cuerpo más pequeño debido a la escala de los efectos con el tamaño del cuerpo como se discutió anteriormente. En resumen, estos tres factores (mecanismo, historia y escala) deben considerarse juntos al diseñar e interpretar estudios que examinen la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad.

4.1. Mecanismos subyacentes a una respuesta diversa a la pirodiversidad

El alto grado de variabilidad en los estudios que prueban las respuestas de diversidad a la pirodiversidad da lugar a numerosas preguntas sobre los mecanismos que subyacen a dicho fenómeno y si un efecto de pirodiversidad-biodiversidad es real. Al mismo tiempo, existe una amplia evidencia de que la heterogeneidad ambiental impulsa ampliamente la variación en la riqueza de especies (Stein, Gerstner y Kreft 2014) y que esto es una consecuencia de la heterogeneidad en las respuestas de las especies a la variación ambiental. Esta diversidad en las afinidades ambientales de las especies es el mecanismo fundamental propuesto por el cual la biodiversidad debería responder positivamente a la pirodiversidad (He, Lamont y Pausas 2019).

Aunque más allá del alcance de esta revisión, una literatura grande y creciente demuestra el apoyo a las respuestas específicas de las especies a la heterogeneidad de los hábitats y las condiciones que existen después de un incendio. Esta literatura es mucho más antigua que el fenómeno más reciente de probar explícitamente la pirodiversidad-biodiversidad (Figura 2) y tiene sus raíces en la clásica “hipótesis de la heterogeneidad del hábitat” (Lack 1969).

Dado el tiempo que esta pregunta ha cautivado a los ecologistas, ahora existe una amplia variedad de estudios que demuestran de manera convincente que las respuestas específicas de las especies a las

condiciones posteriores al incendio existen, al menos, en los murciélagos y otros mamíferos, aves, reptiles, polinizadores y plantas (Blakey et al. 2019). Además, esta variación específica de la especie surge de cómo los rasgos de las diferentes especies benefician o dificultan el establecimiento a lo largo del espectro de entornos posteriores al incendio (Blakey et al. 2019).

Dada la preponderancia de la evidencia de que las especies muestran heterogeneidad en respuesta a los ecosistemas posteriores al incendio y que la pirodiversidad aumenta la heterogeneidad en los paisajes posteriores al incendio, tal vez sea sorprendente que la evidencia directa de una relación pirodiversidad-biodiversidad sea tan limitada y equívoca (Figura 3). Además de las razones discutidas en la sección anterior, un desafío en la interpretación de la investigación empírica hasta la fecha es que el fuego es muy difícil de reproducir experimentalmente, lo que brinda oportunidades limitadas para probar el mecanismo.

Hasta que se puedan replicar muchos más estudios de pirodiversidad-biodiversidad en paisajes, taxones y dimensiones de la variabilidad del fuego, tales estudios fenomenológicos de conjuntos de especies probablemente seguirán siendo inherentemente ambiguos en sus conclusiones generales. Además, algunas especies podrían ocupar con éxito paisajes a lo largo de un gradiente de pirodiversidad baja a alta, pero su abundancia puede variar mucho en ese mismo gradiente. Por lo tanto, existe la posibilidad de que los estudios basados en medidas de presencia/ausencia (es decir, riqueza de especies) puedan subestimar los efectos de la pirodiversidad en la generación de patrones en la biodiversidad.

Pero otro enfoque para aprender sobre los mecanismos subyacentes a la pirodiversidad-biodiversidad es descomponer el efecto de un impacto agregado en la biodiversidad a un efecto componente en especies individuales. Por lo tanto, se puede preguntar: ¿la pirodiversidad beneficia a las especies individuales? Alternativamente, ¿la pirodiversidad daña o inhibe especies individuales? Dependiendo de la frecuencia con la que las especies

caen en una categoría u otra, podemos armar una imagen de abajo hacia arriba de cómo la pirodiversidad impacta a las comunidades. Con este fin, los estudios de una sola especie sobre los impactos de la pirodiversidad pueden contribuir positivamente a nuestra comprensión en desarrollo de sus efectos sobre la biodiversidad.

Una forma de investigar si hay especies que se benefician o, alternativamente, se ven obstaculizadas por la pirodiversidad es examinar especies que aparentemente existen en los extremos opuestos del espectro de afinidad por la perturbación. Dicho de otra manera, deberíamos elegir una especie "dependiente del fuego" que se siente atraída por parches recientes de hábitat severamente quemado y comparar su relación con la pirodiversidad (en este caso, la variación espacial en la severidad de la quema) en relación con una especie que se sabe que es intolerante a la perturbación, como un indicador de bosque "antiguo".

Para ser claros, no se espera que ningún tipo de especie responda positivamente a la pirodiversidad: la especie de crecimiento antiguo evita la perturbación a gran escala de cualquier tipo, mientras que la especie dependiente del fuego se beneficia de un incendio reciente y severo, pero no necesariamente de una diversidad de incendios. características. Sin fuertes expectativas de afinidad por la pirodiversidad de ninguna de las especies, cualquier descubrimiento de lo contrario cambiaría efectivamente nuestras percepciones del rango de mecanismos subyacentes a un efecto propuesto de pirodiversidad-biodiversidad.

4.2. Estudio de caso de una especie “vieja”, el Búho Punto

Comenzamos este experimento mental destacando investigaciones recientes realizadas sobre el búho moteado (*Strix occidentalis*), una especie emblemática de "crecimiento antiguo" del extremo occidental de América del Norte. Aquí se enfoca específicamente en el búho manchado de California (*S. o. occidentalis*), por lo que, en lo sucesivo, la referencia al “búho manchado” se refiere a esta subespecie.

El búho moteado se encuentra principalmente en bosques montanos mixtos de coníferas de elevación media, y muchos estudios y síntesis han demostrado la dependencia de la especie en bosques serales tardíos caracterizados por árboles grandes y un dosel de dos pisos relativamente cerrado (Jones et al. 2018). Por lo tanto, las estrategias de conservación centradas en los búhos manchados han sugerido delimitar grandes bloques de hábitat no perturbado para satisfacer las necesidades de la especie (Verner et al. 1992).

Si bien las condiciones de "crecimiento antiguo" se consideran importantes para apoyar las actividades de anidación, descanso y alimentación, se sabe que los búhos manchados utilizan una gama más amplia de condiciones del bosque para la alimentación (Blakey et al. 2019). Sin embargo, debido a que se considera que el hábitat de anidación tiene una disponibilidad de paisaje más limitada, las perturbaciones humanas y naturales que alteran significativamente la estructura del bosque, como la tala de árboles y los incendios grandes y severos, se han considerado durante mucho tiempo una amenaza para el hábitat del búho y la persistencia de la población a largo plazo (Gutiérrez, Manley y Stine 2017).

De hecho, investigaciones recientes han demostrado que los incendios grandes y severos son perjudiciales para los búhos moteados y su hábitat (Jones et al. 2018), pero también han descubierto matices significativos en la forma en que los búhos moteados responden a una variedad de condiciones posteriores al incendio y han arrojado luz sobre los posibles mecanismos que pueden ser la base de la respuesta de los búhos a la pirodiversidad.

Dentro de los incendios, los búhos manchados continúan ocupando y reproduciéndose en territorios que han experimentado una pirodiversidad relativamente alta, que se caracteriza por una mezcla de incendios sin quemar y de severidad baja y moderada, con parches más pequeños de fuego de severidad alta (Skvaril et al. 2014). En el corto plazo, los búhos

manchados pueden incluso continuar ocupando y anidando en territorios que se quemaron extensamente con alta severidad siempre que haya suficiente hábitat seral tardío residual (por ejemplo, en áreas ribereñas) (Lee y Bond 2015), pero no está claro cuán persistentes pueden ser estos efectos neutrales aparentes.

El análisis demográfico ha sugerido que aunque algunos búhos moteados pueden continuar ocupando territorios que han experimentado incendios severos extensos, estos territorios muestran una menor supervivencia y mayores tasas de reclutamiento, lo que sugiere que los territorios ocupados dentro de incendios severos representan "sumideros" de población (Jackson y Fahrig 2012).

Los estudios del movimiento y la ecología de alimentación de los búhos que persisten en paisajes quemados quizás hayan revelado más sobre cómo la pirodiversidad puede dar forma al hábitat del búho manchado. Se sabe desde hace mucho tiempo que los búhos moteados se alimentan en hábitats forestales que han experimentado diferentes grados de quema e incluso pueden preferir buscar alimento en bosques severamente quemados (Bond et al. 2009). Dos artículos recientes (Kramer et al. 2021) juntos sugieren que una interacción compleja entre la heterogeneidad del bosque, la pirodiversidad y el tamaño de los parches de incendios severos puede explicar mejor cómo y por qué los búhos manchados usan los paisajes quemados de la forma en que lo hacen hacer.

El uso de bosques severamente quemados por los búhos parece estar mediado por el tamaño del parche de incendio severo. En general, los búhos moteados seleccionan parches más pequeños de bosque severamente quemado para actividades de alimentación, evitan parches más grandes (Kramer et al. 2021) y tienden a permanecer dentro de los 100 m del bosque "verde" cuando buscan alimento en áreas severamente quemadas (Jones et al. 2020). Tanto Jones et al., (2020) y Kramer et al., (2021) probaron si los búhos seleccionaron o evitaron áreas con mayor pirodiversidad (en este

caso, definida como la diversidad de clases de gravedad de quemaduras de Shannon), y los dos estudios llegaron a conclusiones opuestas. Jones et al. (2020) proporcionó alguna evidencia de que los búhos seleccionaron áreas más pirodiversas para buscar alimento, mientras que Kramer et al., (2021) sugirieron que evitan áreas más pirodiversas.

Este resultado aparentemente contrastante tiene más sentido cuando se superpone a los dos paisajes de estudio: Jones et al. (2020) encontraron que los búhos usaban áreas más pirodiversas dentro del contexto de un paisaje ampliamente homogéneo y sofocado por incendios (es decir, los bosques nacionales de EE. UU., un paisaje de uso mixto); Kramer et al., (2021) encontraron que los búhos evitaban áreas más pirodiversas dentro del contexto de un paisaje ya estructuralmente heterogéneo con una larga historia de manejo y uso de incendios prescritos (es decir, Parques Nacionales de EE. UU., un paisaje basado en la preservación).

Por lo tanto, la importancia relativa de la pirodiversidad en la creación del hábitat de alimentación del búho puede depender del grado existente de heterogeneidad del paisaje circundante en la estructura del bosque. Está claro que los búhos manchados utilizan paisajes más heterogéneos para actividades de alimentación (Atuo et al. 2019) y, en algunos casos (p. ej., en bosques homogéneos sometidos a incendios), la pirodiversidad puede introducir parte de esa importante variabilidad en beneficio de los búhos manchados. Además, esta observación sugiere que, en estudios de una sola especie, el efecto de la pirodiversidad en el comportamiento o las tasas vitales puede estar relacionado con la pirodiversidad creando algún nivel mínimo o umbral de diversidad estructural en paisajes homogéneos que proporcionan los recursos necesarios para la especie. Por lo tanto, los efectos de la pirodiversidad en la ecología de una sola especie podrían ser altamente no lineales.

En cuanto al impulsor de esta relación de pirodiversidad, existe alguna evidencia de que las interacciones tróficas cruzadas son el mecanismo

subyacente a la preferencia de los búhos moteados por la heterogeneidad estructural que puede introducirse a través de la pirodiversidad. En la Sierra Nevada de California, es menos probable que los territorios de búho manchado se extingan cuando los búhos que ocupan esos territorios consumen más ratas de bosque y menos ardillas voladoras (Hobart et al. 2019).

Las ratas de bosque tienden a estar asociadas con bosques abiertos de seral temprano, mientras que las ardillas voladoras tienden a estar asociadas con bosques de dosel cerrado de seral tardío (Roberts et al. 2015). Por lo tanto, en bosques extinguidos por incendios, las áreas pirodiversas caracterizadas por parches más pequeños de bosque severamente quemado pueden introducir condiciones forestales que reclutan ratas de bosque o aumentan las densidades locales de ardillas voladoras (Sollmann et al. 2016), y ambos resultados podrían mejorar la caza del búho moteado eficiencia (Hobart et al. 2021). Las áreas pirodiversas también pueden dar a los búhos acceso a parches de bosque "abiertos" para cazar mientras se ocultan en el bosque verde circundante de depredadores como los búhos cornudos (Gutiérrez, Manley y Stine 2017).

4.3. Estudio de caso de una especie “dependiente del fuego”, el Pájaro Carpintero Dorsinegro

Como contraejemplo al búho moteado, se destaca al pájaro carpintero de lomo negro (*Picoides arcticus*), especie emblemática de los bosques quemados en el oeste de Norteamérica. El pájaro carpintero de lomo negro se encuentra ampliamente en América del Norte, desde su área de distribución más al sur en la Sierra Nevada de California, hacia el este a través del cinturón boreal hasta Québec y Adirondack y las Montañas Blancas de Nueva Inglaterra y las Islas Marítimas.

En todas partes, se asocia con densos focos de coníferas perturbadas, en particular aquellas muertas por el fuego (Tremblay et al. 2016). El pájaro

carpintero de lomo negro se describe con frecuencia como la especie de ave más asociada con el fuego en América del Norte, posiblemente en el mundo. También está estrechamente asociado con incendios recientes, a menudo colonizando bosques durante el primer año desde la quema y disminuyendo en densidad 4 o 5 años después del incendio (Tingley et al. 2020).

La razón de su fuerte afinidad posterior al incendio se deriva de su historia natural. Los pájaros carpinteros de lomo negro excavan sus nidos preferentemente en enganches no deteriorados recientemente matados (es decir, árboles muertos en pie) (Seavy, Burnett y Taille 2012). La búsqueda de alimento también ocurre casi exclusivamente en árboles muertos o moribundos, de los cuales se extraen las larvas de escarabajo, en particular las de los escarabajos barrenadores (p. ej., Cerambycidae). Como los escarabajos carpinteros ponen sus huevos principalmente en la madera intacta de los árboles muertos recientemente (Powell 2000), la principal fuente de alimento y, por lo tanto, el propio pájaro carpintero, está estrechamente limitada a las áreas recientes posteriores a los incendios.

La literatura que rodea la afinidad posterior a los incendios de los pájaros carpinteros de lomo negro describe una especie que debería beneficiarse enormemente de grandes y extensas áreas de bosque quemadas con alta severidad. Los sitios de anidación se ubican preferentemente en los rodales de mayor densidad de troncos de coníferas de tamaño pequeño a mediano (Seavy, Burnett y Taille 2012).

De los pájaros carpinteros de América del Norte que se encuentran en el este, los pájaros carpinteros de lomo negro se consideran los más especializados para alimentarse de madera muerta, y el tamaño del área de distribución (como un indicador de la disponibilidad de recursos) escala inversamente con la densidad de enganches muertos por el fuego dentro de un área de distribución (Nappi, Drapeau y Leduc 2015). En términos generales, es más probable que los pájaros carpinteros de lomo negro se encuentren más cerca de áreas quemadas de alta gravedad con altas

densidades de enganches y más lejos del perímetro del incendio (White et al. 2019).

Sin embargo, una nueva investigación destaca el papel potencialmente crítico que desempeña la pirodiversidad, específicamente, la heterogeneidad espacial en la gravedad de las quemaduras, en la estructuración del uso del hábitat y la selección de los pájaros carpinteros de lomo negro. Una primera observación crítica provino de estudios posteriores a los "megaincendios" recientes en California, donde áreas boscosas excepcionalmente grandes se quemaron rápidamente en cuestión de días, dejando grandes extensiones de bosques quemados de alta gravedad (Coen, Stavros y Fites-Kaufman 2018).

Se esperaba que tales incendios fueran caldos de cultivo ideales para los pájaros carpinteros de lomo negro, pero las encuestas encontraron sorprendentemente pocos individuos (White et al. 2019) y los modelos sobre dijeron las abundancias observadas (Tingley et al. 2016). Los estudios de seguimiento han ayudado a aclarar las razones detrás de esta discrepancia. En un estudio que siguió a los pájaros carpinteros de lomo negro en seis incendios del norte de California, los pájaros carpinteros adultos eligieron buscar alimento en áreas de severidad de quemadura media y alta, pero que estaban próximas a bosques de severidad baja o no quemados (Stillman et al. 2019).

De manera similar, en la elección de la ubicación del nido, era muy poco probable que los pájaros carpinteros de lomo negro eligieran construir un nido en un árbol que estaba a más de 500 m del parche de bosque vivo más cercano (Stillman et al. 2019). En ambos casos, búsqueda de alimento y ubicación del nido, los pájaros carpinteros de lomo negro adultos seleccionaron áreas con mayor heterogeneidad en la gravedad de las quemaduras (es decir, mayor pirodiversidad) (Stillman et al. 2019).

El mecanismo subyacente a esta sorprendente afinidad por la pirodiversidad en los pájaros carpinteros de lomo negro parece ser el riesgo de depredación de los juveniles. Las observaciones de seguimiento revelaron que los juveniles, en particular los novatos recientes, prefieren igualmente los árboles vivos a los enganches y pasan mucho más tiempo que los adultos en bosques de baja gravedad y sin quemar (Stillman et al. 2019).

Como los pájaros carpinteros de lomo negro juveniles a menudo dependen de los padres para el aprovisionamiento durante aproximadamente 35 días después de emplumar, los juveniles y adultos se concentraron en áreas de borde donde el bosque vivo colindaba con parches de alta severidad con grandes concentraciones de enganches (Stillman et al. 2019).

Los peligros para los pájaros carpinteros de lomo negro juveniles de ingresar a las áreas quemadas de alta gravedad fueron significativos: la supervivencia de esa ventana de 35 días es solo del 13 % para los polluelos en un parche de gravedad alta, pero aumenta al 53% para los polluelos en áreas sin quemar a media. -parches de gravedad (Stillman et al. 2021).

La mortalidad juvenil se debió principalmente a la depredación de las rapaces, cazadores que encuentran presas principalmente a través de señales visuales. Como resultado, una compensación específica por edad entre la depredación y el hambre (Houston et al. 1993) puede impulsar una afinidad de hábitat a nivel de especie por áreas con mayor pirodiversidad.

V. CONCLUSIONES

Las conclusiones de la investigación fueron las siguientes:

1. La medida en que se apoya la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad depende de una variedad de factores, lo que indica un fenómeno muy específico del contexto. Se ha demostrado que la fuerza de la relación pirodiversidad-biodiversidad varía según los taxones, la escala espacial, la escala temporal, la región geográfica y el bioma (Figura 3). Críticamente, la fuerza de la relación también varía según cómo se haya medido y definido la pirodiversidad, que varía ampliamente en la literatura. A pesar de más de 40 ejemplos publicados hasta la fecha que prueban explícitamente la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad (Figura 3), la extrema heterogeneidad en el diseño, enfoque y escala de estos estudios complica la síntesis de evidencia. Claramente, todavía se sabe muy poco sobre cómo la pirodiversidad afecta la biodiversidad en la mayoría de los sistemas en la mayor parte del mundo.
2. Sin embargo, los estudios de caso del búho moteado y el pájaro carpintero de lomo negro presentan un camino alternativo intrigante para obtener una comprensión ecológica de la pirodiversidad. Aquí hay dos especies icónicas que coexisten en los bosques de coníferas del oeste de América del Norte y que durante mucho tiempo se ha visto que ocupan hábitats distintos y en gran medida no superpuestos dentro del mismo paisaje. A medida que los científicos profundizan en cómo la heterogeneidad en el fuego afecta a estas dos especies, aprendemos que el búho "especialista en crecimiento antiguo" puede beneficiarse de diversos paisajes posteriores al incendio, mientras que el pájaro carpintero "dependiente del fuego" selecciona parches de bosque quemado que están cerca al bosque vivo y verde.
3. Los mecanismos que subyacen a estas dos relaciones de pirodiversidad-biodiversidad de una sola especie parecen convergentes: los incendios

intensos aportan una gran cantidad de recursos (anidación para el pájaro carpintero, alimento tanto para el búho como para el pájaro carpintero), pero los incendios intensos también generan peligro (riesgo de depredación para el pájaro carpintero y posiblemente la lechuza, y la pérdida del hábitat de anidación limitante para la lechuza). En consecuencia, un bosque piro diverso presenta suficientes áreas con recursos elevados que también son adyacentes a los lugares de protección y cobertura. La pirodiversidad, por lo tanto, puede facilitar la creación de una diversidad de parches que satisfaga las predicciones de la teoría de optimización del riesgo de alimentación por depredación.

4. La amalgama de apoyo global mixto para las relaciones pirodiversidad-biodiversidad, combinada con el apoyo basado en mecanismos emergentes dentro de especies individuales, ayuda a aclarar las brechas existentes en nuestra comprensión compuesta de la hipótesis de pirodiversidad-biodiversidad.

VI. RECOMENDACIONES

Para avanzar mejor en la prueba de esta hipótesis, se presentan las siguientes recomendaciones para futuras investigaciones:

1. Mayor desarrollo de los diferentes mecanismos potenciales que subyacen a la relación pirodiversidad – biodiversidad. La comprensión mecanicista, hasta la fecha, ha sido débil o inexistente y era vaga en la conceptualización original. La evidencia sugiere que múltiples mecanismos no exclusivos pueden afectar las relaciones entre la pirodiversidad y la biodiversidad, y un enfoque inferencial más fuerte en el futuro dará como resultado estudios específicos diseñados para probar mecanismos particulares dentro del marco compuesto.
2. Pruebas de sensibilidad a diferentes métricas de pirodiversidad y dependencia de escala. Examinar si la relación pirodiversidad-biodiversidad es sensible a diferentes enfoques para cuantificar la pirodiversidad podría iluminar los mecanismos subyacentes y ayudar a explicar por qué algunos estudios no encuentran apoyo a la relación. Además, es probable que la relación pirodiversidad-biodiversidad dependa de la escala, pero se desconocen las reglas generales para tal dependencia de la escala.
3. Estandarización de métricas para pirodiversidad. La pirodiversidad se ha medido de muchas maneras diferentes, incluso cuando se describe la diversidad dentro de un solo eje de regímenes de incendios (p. ej., variación en la gravedad de las quemaduras). Una base sólida basada en mecanismos y una mayor investigación empírica ayudarán a proporcionar una base para la superioridad de ciertas métricas sobre otras, sin dejar de reconocer que las definiciones pueden requerir ajustes en función de los datos, disponibilidad u objetivos de estudio. La amplia adopción de métricas particulares entre los investigadores (y la prueba de múltiples métricas independientes) podría ayudar a la síntesis y metaanálisis futuros.

4. Puentes de especies a comunidades. Las respuestas de la biodiversidad a la pirodiversidad se han medido ampliamente a nivel agregado, por ejemplo, recuentos de la riqueza de especies, pero la biodiversidad está compuesta por muchas especies, cada una con sus propios rasgos y preferencias. Con evidencia de que las especies individuales pueden beneficiarse de la pirodiversidad, es importante saber qué tan extendido está este fenómeno y si otras especies (y cuántas) muestran respuestas opuestas. El análisis de los rasgos funcionales y la filogenia puede ayudar a construir predicciones generalizables de la fuerza de la pirodiversidad-biodiversidad que pueden traducirse en sistemas menos ricos en datos.
5. Mapeo espacial y temporal a gran escala de la pirodiversidad. Se ha asumido que la pirodiversidad ha disminuido debido a la modificación humana del paisaje y la supresión de incendios. Sin embargo, poco trabajo empírico ha explorado cómo ha cambiado la pirodiversidad a lo largo del tiempo en los ecosistemas globales. La cuantificación de la pirodiversidad en grandes extensiones espaciales (regionales, globales), la escala espacial de la pirodiversidad y la evaluación de la consistencia de estos patrones utilizando diferentes definiciones de pirodiversidad contribuirán en gran medida a comprender su papel ecológico fundamental en todos los ecosistemas.
6. Estudios macro ecológicos de las relaciones pirodiversidad – biodiversidad. La mayoría de los estudios sobre las relaciones entre pirodiversidad y biodiversidad se han centrado en áreas de estudio con una extensión espacial relativamente pequeña. El mapeo a gran escala de la pirodiversidad facilitará la vinculación de medidas de pirodiversidad con conjuntos de datos de biodiversidad regionales, continentales o globales que podrían facilitar una perspectiva macro ecológica valiosa de las relaciones pirodiversidad-biodiversidad.

REFERENCIAS

- AGEE, J., 1993. Fire ecology of Pacific Northwest forests. *The California spotted owl: Current state of knowledge*. S.l.: Island Press,
- ATUO, F.A., ROBERTS, K., WHITMORE, S., DOTTERS, B.P., RAPHAEL, M.G., SAWYER, S.C., KEANE, J.J., GUTIÉRREZ, R.J. y ZACHARIAH PEERY, M., 2019. Resource selection by GPS-tagged California spotted owls in mixed-ownership forests. *Forest Ecology and Management* [en línea], vol. 433, no. November 2018, pp. 295-304. ISSN 03781127. DOI 10.1016/j.foreco.2018.11.011. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.011>.
- BLAKEY, R. V., WEBB, E.B., KESLER, D.C., SIEGEL, R.B., CORCORAN, D. y JOHNSON, M., 2019. Bats in a changing landscape: Linking occupancy and traits of a diverse montane bat community to fire regime. *Ecology and Evolution* [en línea], vol. 9, no. 9, pp. 5324-5337. ISSN 20457758. DOI 10.1002/ece3.5121. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/ece3.5121>.
- BOND, M.L., LEE, D.E., SIEGEL, R.B. y WARD, J.P., 2009. Habitat Use and Selection by California Spotted Owls in a Postfire Landscape. *Journal of Wildlife Management* [en línea], vol. 73, no. 7, pp. 1116-1124. ISSN 0022-541X. DOI 10.2193/2008-248. Disponible en: <https://doi.org/10.2193/2008-248>.
- BOWMAN, D.M.J.S., PERRY, G.L.W., HIGGINS, S.I., JOHNSON, C.N., FUHLENDORF, S.D. y MURPHY, B.P., 2016. Pyrodiversity is the coupling of biodiversity and fire regimes in food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* [en línea], vol. 371, no. 1696. ISSN 14712970. DOI 10.1098/rstb.2015.0169. Disponible en: <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0169>.
- BUSHMAN, B.J., 1994. Vote-counting procedures in meta-analysis. En: & L.H. H. COOPER (ed.), *The Handbook of Research Synthesis*. S.l.: s.n., pp. 193-213.
- COEN, J.L., STAVROS, E.N. y FITES-KAUFMAN, J.A., 2018. Deconstructing the King megafire. *Ecological Applications* [en línea], vol. 28, no. 6, pp. 1565-1580. ISSN 19395582. DOI 10.1002/eap.1752. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/eap.1752>.

- COLLINS, B.M., STEVENS, J.T., MILLER, J.D., STEPHENS, S.L., BROWN, P.M. y NORTH, M.P., 2017. Alternative characterization of forest fire regimes: incorporating spatial patterns. *Landscape Ecology* [en línea], vol. 32, no. 8, pp. 1543-1552. ISSN 15729761. DOI 10.1007/s10980-017-0528-5. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0528-5>.
- DELLASALA, D. y HANSON, C., 2015. *The ecological importance of mixed-severity fires: Nature's phoenix*. S.I.: Academic Press.
- FARNSWORTH, L.M., NIMMO, D.G., KELLY, L.T., BENNETT, A.F. y CLARKE, M.F., 2014. Does pyrodiversity beget alpha, beta or gamma diversity? A case study using reptiles from semi-arid Australia. *Diversity and Distributions* [en línea], vol. 20, no. 6, pp. 663-673. ISSN 14724642. DOI 10.1111/ddi.12181. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/ddi.12181>.
- GASTON, K.J., 2000. Global Patterns in Biodiversity. *Nature* [en línea], vol. 405, pp. 220-227. ISSN 0028-0836. DOI 10.1038/35012228. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/35012228>.
- GRAMES, E.M., STILLMAN, A.N., TINGLEY, M.W. y ELPHICK, C.S., 2019. An automated approach to identifying search terms for systematic reviews using keyword co-occurrence networks. *Methods in Ecology and Evolution* [en línea], vol. 10, no. 10, pp. 1645-1654. ISSN 2041210X. DOI 10.1111/2041-210X.13268. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13268>.
- GUTIÉRREZ, R.J., MANLEY, P.N. y STINE, P.A., 2017. The California spotted owl: current state of knowledge. *Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-254*. Albany, CA: US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station [en línea], no. August, pp. 254. Disponible en: http://scholar.google.com/scholar_lookup?hl=en&publication_year=2017&author=M.+Z.+Peery&author=P.+N.+Manley&author=P.+A.+Stine&author=M.+P.+North&title=The+California+spotted+owl%3A+Current+state+of+knowledge.
- HE, T., LAMONT, B.B. y PAUSAS, J.G., 2019. Fire as a key driver of Earth's biodiversity. *Biological Reviews* [en línea], vol. 94, no. 6, pp. 1983-2010. ISSN 1469185X. DOI 10.1111/brv.12544. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/brv.12544>.

- HERNÁNDEZ-SAMPIERI, R. y MENDOZA, C., 2018. *Metodología De La Investigación - La ruta cuantitativa, cualitativa y mixta* [en línea]. 1°. México D.F.: Mc Graw Hill Education. ISBN 9781456260965. Disponible en: <https://bit.ly/3fA7hEp>.
- HOBART, B.K., JONES, G.M., ROBERTS, K.N., DOTTERS, B.P., WHITMORE, S.A., BERIGAN, W.J., RAPHAEL, M.G., KEANE, J.J., GUTIÉRREZ, R.J. y PEERY, M.Z., 2019. Trophic interactions mediate the response of predator populations to habitat change. *Biological Conservation* [en línea], vol. 238, no. August, pp. 108217. ISSN 00063207. DOI 10.1016/j.biocon.2019.108217. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108217>.
- HOBART, B.K., KRAMER, H.A., JONES, G.M., DOTTERS, B.P., WHITMORE, S.A., KEANE, J.J. y PEERY, M.Z., 2021. Stable isotopes reveal unexpected relationships between fire history and the diet of Spotted Owls. *Ibis* [en línea], vol. 163, no. 1, pp. 253-259. ISSN 1474919X. DOI 10.1111/ibi.12832. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/ibi.12832>.
- HOUSTON, A.I., MCNAMARA, J.M., HUTCHINSON, J.M.C., TRANS, P. y LOND, R.S., 1993. General results concerning the trade-off between gaining energy and avoiding predation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [en línea], vol. 341, no. 1298, pp. 375-397. ISSN 0962-8436. DOI 10.1098/rstb.1993.0123. Disponible en: <https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0123>.
- JACKSON, H.B. y FAHRIG, L., 2012. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology* [en línea], vol. 27, no. 7, pp. 929-941. ISSN 09212973. DOI 10.1007/s10980-012-9757-9. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9757-9>.
- JONES, G.M., KEANE, J.J., GUTIÉRREZ, R.J. y PEERY, M.Z., 2018. Declining old-forest species as a legacy of large trees lost. *Diversity and Distributions* [en línea], vol. 24, no. 3, pp. 341-351. ISSN 14724642. DOI 10.1111/ddi.12682. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/ddi.12682>.

- JONES, G.M., KRAMER, H.A., WHITMORE, S.A., BERIGAN, W.J., TEMPEL, D.J., WOOD, C.M., HOBART, B.K., ERKER, T., ATUO, F.A., PIETRUNTI, N.F., KELSEY, R., GUTIÉRREZ, R.J. y PEERY, M.Z., 2020. Habitat selection by spotted owls after a megafire reflects their adaptation to historical frequent-fire regimes. *Landscape Ecology* [en línea], vol. 35, no. 5, pp. 1199-1213. ISSN 15729761. DOI 10.1007/s10980-020-01010-y. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01010-y>.
- KARR, J. y FREEMARK, K., 1985. Disturbance and vertebrates: An integrative perspective. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* [en línea]. S.l.: Academic Press, pp. 153-168. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-050495-7.50014-4>.
- KELLY, L., BROTONS, L. y MCCARTHY, M., 2017. Putting pyrodiversity to work for animal conservation. *Conservation Biology* [en línea], vol. 25, no. 02, pp. 114-115. DOI 10.1111/cobi.12861. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/cobi.12861>.
- KELLY, L.T., BENNETT, A.F., CLARKE, M.F. y MCCARTHY, M.A., 2015. Optimal fire histories for biodiversity conservation. *Conservation Biology* [en línea], vol. 29, no. 2, pp. 473-481. ISSN 15231739. DOI 10.1111/cobi.12384. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/cobi.12384>.
- KELLY, L.T., GILJOHANN, K.M., DUANE, A., AQUILUÉ, N., ARCHIBALD, S., BATLLORI, E., BENNETT, A.F., BUCKLAND, S.T., CANELLES, Q., CLARKE, M.F., FORTIN, M.J., HERMOSO, V., HERRANDO, S., KEANE, R.E., LAKE, F.K., MCCARTHY, M.A., MORÁN-ORDÓÑEZ, A., PARR, C.L., PAUSAS, J.G., PENMAN, T.D., REGOS, A., RUMPF, L., SANTOS, J.L., SMITH, A.L., SYPHARD, A.D., TINGLEY, M.W. y BROTONS, L., 2020. Fire and biodiversity in the Anthropocene. *Science* [en línea], vol. 370, no. 6519. ISSN 10959203. DOI 10.1126/science.abb0355. Disponible en: <https://doi.org/10.1126/science.abb0355>.

- KRAMER, A., JONES, G.M., WHITMORE, S.A., KEANE, J.J., ATUO, F.A., DOTTERS, B.P., SAWYER, S.C., STOCK, S.L., GUTIÉRREZ, R.J. y PEERY, M.Z., 2021. California spotted owl habitat selection in a fire-managed landscape suggests conservation benefit of restoring historical fire regimes. *Forest Ecology and Management* [en línea], vol. 479, no. June 2020, pp. 118576. ISSN 03781127. DOI 10.1016/j.foreco.2020.118576. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118576>.
- KRAWCHUK, M.A. y MORITZ, M.A., 2011. Constraints on global fire activity vary across a resource gradient. *Ecology*, vol. 92, no. 1, pp. 121-132. ISSN 00129658. DOI 10.1890/09-1843.1.
- LACK, D., 1969. The numbers of bird species on islands. *Bird Study* [en línea], vol. 16, no. 4, pp. 193-209. ISSN 19446705. DOI 10.1080/00063656909476244. Disponible en: <https://doi.org/10.1080/00063656909476244>.
- LEE, D.E. y BOND, M.L., 2015. Occupancy of California Spotted Owl sites following a large fire in the Sierra Nevada, California. *Condor* [en línea], vol. 117, no. 2, pp. 228-236. ISSN 00105422. DOI 10.1650/CONDOR-14-155.1. Disponible en: <https://doi.org/10.1650/CONDOR-14-155.1>.
- LEVIN, S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* [en línea], vol. 73, no. 6, pp. 1943-1967. ISSN 00129658. DOI 10.2307/1941447. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/1941447>.
- LINARES-ESPINÓS, E., HERNÁNDEZ, V., DOMÍNGUEZ-ESCRIG, J.L., FERNÁNDEZ-PELLO, S., HEVIA, V., MAYOR, J., PADILLA-FERNÁNDEZ, B. y RIBAL, M.J., 2018. Methodology of a systematic review. *Actas Urológicas Españolas* [en línea], vol. 42, no. 8, pp. 499-506. ISSN 02104806. DOI 10.1016/j.acuro.2018.01.010. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.acuroe.2018.07.002>.
- MARTIN, R. y SAPSIS, D., 1992. Fires as agents of biodiversity: pyrodiversity promotes biodiversity. . Northwestern California.
- MCGARIGAL, K., WAN, H.Y., ZELLER, K.A., TIMM, B.C. y CUSHMAN, S.A., 2016. Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology* [en línea], vol. 31, no. 6, pp. 1161-1175. ISSN 15729761. DOI 10.1007/s10980-016-0374-x. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0374-x>.

- MCGRANAHAN, D.A., HOVICK, T.J., ELMORE, R.D., ENGLE, D.M. y FUHLENDORF, S.D., 2018. Moderate patchiness optimizes heterogeneity, stability, and beta diversity in mesic grassland. *Ecology and Evolution* [en línea], vol. 8, no. 10, pp. 5008-5015. ISSN 20457758. DOI 10.1002/ece3.4081. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/ece3.4081>.
- NAPPI, A., DRAPEAU, P. y LEDUC, A., 2015. How important is dead wood for woodpeckers foraging in eastern North American boreal forests? *Forest Ecology and Management* [en línea], vol. 346, pp. 10-21. ISSN 03781127. DOI 10.1016/j.foreco.2015.02.028. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.028>.
- NIMMO, D.G., KELLY, L.T., SPENCE-BAILEY, L.M., WATSON, S.J., TAYLOR, R.S., CLARKE, M.F. y BENNETT, A.F., 2013. Fire Mosaics and Reptile Conservation in a Fire-Prone Region. *Conservation Biology* [en línea], vol. 27, no. 2, pp. 345-353. ISSN 08888892. DOI 10.1111/j.1523-1739.2012.01958.x. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01958.x>.
- PARR, C. y BROCKETT, B., 1999. Patch-mosaic burning: a new paradigm for savanna fire management in protected areas? *Koedoe*, vol. 42, no. 2, pp. 117-130.
- POWELL, H.D., 2000. *Influence of prey density on post-fire habitat use of the black-backed woodpecker*. S.I.: University of Montana.
- PYNE, S., ANDREWS, P. y LAVEN, R., 1996. *Introduction to Wildland Fire*. 2. S.I.: Wiley Online Library.
- ROBERTS, S.L., KELT, D.A., VAN WAGTENDONK, J.W., MILES, A.K. y MEYER, M.D., 2015. Effects of fire on small mammal communities in frequent-fire forests in California. *Journal of Mammalogy* [en línea], vol. 96, no. 1, pp. 107-119. ISSN 15451542. DOI 10.1093/jmammal/gyu011. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyu011>.
- SAFFORD, H.D. y STEVENS, J.T., 2017. Natural range of variation for yellow pine and mixed-conifer forests in the Sierra Nevada, southern Cascades, and Modoc and Inyo National Forests, California, USA. *General Technical Report - Pacific Southwest Research Station, USDA Forest Service. PSW-GTR-256* [en línea], no. PSW-GTR-256, pp. 229. DOI 10.2737/PSW-GTR-256. Disponible en: <https://doi.org/10.2737/PSW-GTR-256>.

- SEAVY, N.E., BURNETT, R.D. y TAILLE, P.J., 2012. Black-backed woodpecker nest-tree preference in burned forests of the Sierra Nevada, California. *Wildlife Society Bulletin* [en línea], vol. 36, no. 4, pp. 722-728. DOI 10.1002/wsb.210. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/wsb.210>.
- SKVARIL, J., AVELIN, A., SANDBERG, J. y DAHLQUIST, E., 2014. The experimental study of full-scale biomass-fired bubbling fluidized bed boiler. *Energy Procedia* [en línea], vol. 61, pp. 643-647. ISSN 18766102. DOI 10.1016/j.egypro.2014.11.1188. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.egypro.2014.11.1188>.
- SOLLMANN, R., WHITE, A.M., TARBILL, G.L., MANLEY, P.N. y KNAPP, E.E., 2016. Landscape heterogeneity compensates for fuel reduction treatment effects on Northern flying squirrel populations. *Forest Ecology and Management* [en línea], vol. 373, pp. 100-107. ISSN 03781127. DOI 10.1016/j.foreco.2016.04.041. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.041>.
- STEEL, Z.L., CAMPOS, B., FRICK, W.F., BURNETT, R. y SAFFORD, H.D., 2019. The effects of wildfire severity and pyrodiversity on bat occupancy and diversity in fire-suppressed forests. *Scientific Reports* [en línea], vol. 9, no. 1, pp. 1-11. ISSN 20452322. DOI 10.1038/s41598-019-52875-2. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-019-52875-2>.
- STEEL, Z.L., COLLINS, B.M., SAPSIS, D.B. y STEPHENS, S.L., 2021. Quantifying pyrodiversity and its drivers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [en línea], vol. 288, no. 1948. ISSN 14712954. DOI 10.1098/rspb.2020.3202. Disponible en: <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3202>.
- STEEL, Z.L., KOONTZ, M.J. y SAFFORD, H.D., 2018. The changing landscape of wildfire: burn pattern trends and implications for California's yellow pine and mixed conifer forests. *Landscape Ecology* [en línea], vol. 33, no. 7, pp. 1159-1176. ISSN 15729761. DOI 10.1007/s10980-018-0665-5. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0665-5>.
- STEIN, A., GERSTNER, K. y KREFT, H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* [en línea], vol. 17, no. 7, pp. 866-880. ISSN 14610248. DOI 10.1111/ele.12277. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/ele.12277>.

- STEVENS, J.T., KLING, M.M., SCHWILK, D.W., VARNER, J.M. y KANE, J.M., 2020. Biogeography of fire regimes in western U.S. conifer forests: A trait-based approach. *Global Ecology and Biogeography* [en línea], vol. 29, no. 5, pp. 944-955. ISSN 14668238. DOI 10.1111/geb.13079. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/geb.13079>.
- STILLMAN, A.N., LORENZ, T.J., FISCHER, P.C., SIEGEL, R.B., WILKERSON, R.L., JOHNSON, M. y TINGLEY, M.W., 2021. Juvenile survival of a burned forest specialist in response to variation in fire characteristics. *Journal of Animal Ecology* [en línea], vol. 90, no. 5, pp. 1317-1327. ISSN 13652656. DOI 10.1111/1365-2656.13456. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13456>.
- STILLMAN, A.N., SIEGEL, R.B., WILKERSON, R.L., JOHNSON, M. y TINGLEY, M.W., 2019. Age-dependent habitat relationships of a burned forest specialist emphasise the role of pyrodiversity in fire management. *Journal of Applied Ecology* [en línea], vol. 56, no. 4, pp. 880-890. ISSN 13652664. DOI 10.1111/1365-2664.13328. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13328>.
- TAILLIE, P.J., BURNETT, R.D., ROBERTS, L.J., CAMPOS, B.R., PETERSON, M.N. y MOORMAN, C.E., 2018. Interacting and non-linear avian responses to mixed-severity wildfire and time since fire. *Ecosphere* [en línea], vol. 9, no. 6. ISSN 21508925. DOI 10.1002/ecs2.2291. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/ecs2.2291>.
- TAYLOR, R.S., WATSON, S.J., NIMMO, D.G., KELLY, L.T., BENNETT, A.F. y CLARKE, M.F., 2012. Landscape-scale effects of fire on bird assemblages: Does pyrodiversity beget biodiversity? *Diversity and Distributions* [en línea], vol. 18, no. 5, pp. 519-529. ISSN 13669516. DOI 10.1111/j.1472-4642.2011.00842.x. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00842.x>.
- TINGLEY, M.W., STILLMAN, A.N., WILKERSON, R.L., SAWYER, S.C. y SIEGEL, R.B., 2020. Black-backed woodpecker occupancy in burned and beetle-killed forests: Disturbance agent matters. *Forest Ecology and Management* [en línea], vol. 455, no. August 2019, pp. 117694. ISSN 03781127. DOI 10.1016/j.foreco.2019.117694. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117694>.

- TINGLEY, M.W., WILKERSON, R.L., HOWELL, C.A. y SIEGEL, R.B., 2016. An integrated occupancy and space-use model to predict abundance of imperfectly detected, territorial vertebrates. *Methods in Ecology and Evolution* [en línea], vol. 7, no. 5, pp. 508-517. ISSN 2041210X. DOI 10.1111/2041-210X.12500. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12500>.
- TRAUERNICHT, C., BROOK, B.W., MURPHY, B.P., WILLIAMSON, G.J. y BOWMAN, D.M.J.S., 2015. Local and global pyrogeographic evidence that indigenous fire management creates pyrodiversity. *Ecology and Evolution* [en línea], vol. 5, no. 9, pp. 1908-1918. ISSN 20457758. DOI 10.1002/ece3.1494. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/ece3.1494>.
- TREMBLAY, J., SAAB, V., PYLE, P., PATTEN, M. y DIXON, R., 2016. Black-backed Woodpecker (*Picoides arcticus*), version 3.0. *The Birds of North America Online* [en línea], DOI 10.2173/bna.bkbwoo.0. Disponible en: <https://doi.org/10.2173/bna.bkbwoo.0>.
- VAN WILGEN, B.W., BIGGS, H.C. y POTGIETER, A.L.F., 1998. *Fire management and research in the Kruger National Park, with suggestions on the detection of thresholds of potential concern* [en línea]. 1998. S.l.: s.n. Disponible en: <https://doi.org/10.4102/koedoe.v41i1.248>.
- VERNER, J., MCKELVEY, K., NOON, B., GUTIÉRREZ, R., GOULD, G. y BECK, T., 1992. The California Spotted Owl: A Technical Assessment. [en línea]. S.l.: Disponible en: <https://doi.org/10.2737/PSW-GTR-133>.
- WHITE, A.M., TARBILL, G.L., WILKERSON, R.L. y SIEGEL, R.B., 2019. Few detections of black-backed woodpeckers (*Picoides arcticus*) in extreme wildfires in the Sierra Nevada. *Avian Conservation and Ecology* [en línea], vol. 14, no. 1. ISSN 17126568. DOI 10.5751/ACE-01375-140117. Disponible en: <https://doi.org/10.5751/ace-01375-140117>.

ANEXO

Anexo N° 1. Resumen de los estudios que examinaron la hipótesis de la pirodiversidad-biodiversidad

Soporte inferido para PBH	Prueba directa o inferencia indirecta	Cómo se definió o conceptualizó la “pirodiversidad”	Variación dentro o entre unidades de muestreo	Conti-nente	Ecosis-tema	Taxones
sí	Indirecto	“Mosaico de fuego”; variación en el tiempo desde el incendio	Entre	Austra-lia	pastizales	Reptiles
sí	Directo	“mosaico irregular”; heterogeneidad estructural implícita dentro de las parcelas quemadas	Dentro de	Norte-amé-rica	bos-que/bos-que	Aves
sí	Directo	Variación en la composición y configuración del tipo de hábitat creada por el fuego	Dentro de	Europa	bos-que/bos-que	Aves
No	Directo	“Quema de mosaicos”; heterogeneidad de la vegetación	Dentro de	Norte-amé-rica	pastizales	escarabajos
No	Directo	Mezcla de etapas sucesivas; heterogeneidad estructural implícita dentro de las parcelas de quema prescrita	Dentro de un	Austra-lia	pastizales	Plantas

Soporte inferido para PBH	Prueba directa o inferencia indirecta	Cómo se definió o conceptualizó la “pirodiversidad”	Variación dentro o entre unidades de muestreo	Conti-nente	Ecosis-tema	Taxones
No	Directo	Lo mismo que arriba	Dentro de un	Austra-lia	pastizales	Reptiles
No	Directo	Lo mismo que arriba	Dentro de un	Austra-lia	pastizales	Mamíferos
No	Directo	Heterogeneidad sucesional implícita presente en áreas de incendios frecuentes versus áreas no quemadas durante mucho tiempo	Dentro de un	Austra-lia	Sabana	hormigas
sí	Indirecto	Variación en las edades posteriores al incendio, la escala o la intensidad del incendio	Entre	Austra-lia	pastizales	Arañas
No	Indirecto	Variación en la estacionalidad y frecuencia de incendios.	Entre	África	Sabana	termitas
No	Directo	Shannon diversidad de clases de edad del fuego	Dentro de	Austra-lia	matorral	Mamíferos

Soporte inferido para PBH	Prueba directa o inferencia indirecta	Cómo se definió o conceptualizó la “pirodiversidad”	Variación dentro o entre unidades de muestreo	Conti-nente	Ecosis-tema	Taxones
No	Directo	Índice de diversidad de Shannon de las clases de edad del fuego dentro de las unidades de muestreo	Dentro de	Austra-lia	matorral	Aves
No	Directo	Índice de diversidad de Shannon de la cobertura proporcional de tres clases de edad de incendios	Dentro de	Austra-lia	matorral	Reptiles
sí	Indirecto	Variación en la frecuencia y el tiempo de los incendios	Entre	Sud-ame-rica	Sabana	hormigas
No	Indirecto	Variación en la frecuencia y estacionalidad de los incendios	Entre	Austra-lia	Sabana	hormigas
No	Directo	Índice de diversidad de Shannon de las clases de edad del fuego	Dentro de	Austra-lia	matorral	Reptiles
sí	Directo	Variación en la diversidad y configuración de clases de edad	Dentro de	Austra-lia	bos-que/bos-que	Aves

Soporte inferido para PBH	Prueba directa o inferencia indirecta	Cómo se definió o conceptualizó la “pirodiversidad”	Variación dentro o entre unidades de muestreo	Conti-nente	Ecosis-tema	Taxones
No	Directo	Índice de diversidad de Shannon de las clases de edad del fuego	Dentro de	Austra-lia	matorral	termitas
sí	Directo	Número de clases de edad del fuego en una unidad de muestreo	Dentro de	Austra-lia	Bos-que/bos-ques	Plantas
No	Directo	Número de clases de edad del fuego en una unidad de muestreo	Dentro de	Austra-lia	Sabana	Mamíferos
No	Indirecto	Variación en el tiempo desde el incendio; optimización de una mezcla de etapas sucesivas	Entre	Austra-lia	matorral	Aves
No	Indirecto	Lo mismo que arriba	Entre	Austra-lia	matorral	Reptiles
No	Indirecto	Lo mismo que arriba	Entre	Austra-lia	matorral	Mamíferos
No	Directo	“Parches”; distancia promedio al área no quemada sobre la unidad de muestreo	Dentro de	Austra-lia	Sabana	Mamíferos

Soporte inferido para PBH	Prueba directa o inferencia indirecta	Cómo se definió o conceptualizó la “pirodiversidad”	Variación dentro o entre unidades de muestreo	Conti-nente	Ecosis-tema	Taxones
No	Directo	Índice de diversidad de Simpson de tipos de parches mediados por incendios	Dentro de	Austra-lia	Bos-que/bos-ques	Aves
sí	Directo	Desviación estándar de la gravedad de la quema continua (porcentaje de mortalidad del dosel) en una unidad de muestreo	Dentro de	Norte-amé-rica	Bos-que/bos-ques	Aves
sí	Directo	La diversidad de clases únicas de historia de incendios de Simpson	Dentro de	Norte-amé-rica	Bos-que/bos-ques	Abejas
sí	Directo	Lo mismo que arriba	Dentro de	Norte-amé-rica	Bos-que/bos-ques	Plantas flore-ciendo
sí	Directo	Lo mismo que arriba	Dentro de	Norte-amé-rica	Bos-que/bos-ques	Planta:poliniza-dor inxn

Soporte inferido para PBH	Prueba directa o inferencia indirecta	Cómo se definió o conceptualizó la “pirodiversidad”	Variación dentro o entre unidades de muestreo	Conti-nente	Ecosis-tema	Taxones
No	Indirecto	Variación en el tiempo desde el incendio	Entre	Austra-lia	Bos-que/bos-ques	Aves
sí	Directo	Variación en las clases de edad post-in-cendio y número de incendios	Dentro de	Austra-lia	Bos-que/bos-ques	Moscas
sí	Directo	Lo mismo que arriba	Dentro de	Austra-lia	Bos-que/bos-ques	avispas
sí	Indirecto	Variación en la severidad de las quemaduras, tiempo desde el incendio y su interacción	Entre	Norte-amé-rica	Bos-que/bos-ques	Aves
sí	Directo	Variación en el número de parches en una unidad de muestreo, intervalo de retorno del fuego y temporada de quema	Dentro de	Norte-amé-rica	pastizales	plantas de la pradera
No	Indirecto	Variación en la frecuencia de incendios	Entre	Austra-lia	Sabana	Mamíferos

Soporte inferido para PBH	Prueba directa o inferencia indirecta	Cómo se definió o conceptualizó la “pirodiversidad”	Variación dentro o entre unidades de muestreo	Conti-nente	Ecosis-tema	Taxones
No	Directo	Índice de diversidad de Shannon de las clases de edad del fuego dentro de la unidad de muestreo	Dentro de	Austra-lia	matorral	termitas
sí	Directo	Volumen del casco convexo mínimo del espacio de cuatro dimensiones descrito por todos los incendios dentro de una unidad de muestreo	Dentro de	África	Sabana	Aves
sí	Directo	Lo mismo que arriba	Dentro de	África	Sabana	Mamíferos
sí	Indirecto	Diversidad de Shannon de etapas sucesionales dentro de las unidades de muestreo	Dentro de	Austra-lia	matorral	Mamíferos (y una especie de reptil)
sí	Directo	Heterogeneidad en la gravedad de las quemaduras dentro de una unidad de muestreo, corregida por la gravedad media	Dentro de	Norte-amé-rica	Bos-que/bos-ques	Murciélagos
sí	Directo	Múltiples medidas, incluida la diversidad de Shannon en la clase de edad, la	Dentro de	África	Sabana	Aves

Soporte inferido para PBH	Prueba directa o inferencia indirecta	Cómo se definió o conceptualizó la “pirodiversidad”	Variación dentro o entre unidades de muestreo	Conti-nente	Ecosis-tema	Taxones
		complejidad de la forma, el índice de contraste de bordes y la frecuencia de incendios				
No	Directo	Variación en la clase de edad del fuego/sucesión de la vegetación	Dentro de	Austra-lia	Bos-que/bos-ques	Aves

Cada fila corresponde a una combinación de estudio y taxones porque algunos estudios examinaron el apoyo a la hipótesis en múltiples grupos taxonómicos.