

# 13 Grupos funcionales

---

AUTOR RESPONSABLE: Miguel Martínez Ramos

AUTORES DE RECUADROS: 13.1, Roberto Garibay Orijel • 13.2, Ileri Suazo Ortuño •  
13.3, Patricia Balvanera Levy

REVISORES: David Ackerly • Miguel Franco Baqueiro • Carlos Martorell

---

## CONTENIDO

- 13.1 Introducción / 366
- 13.2 Grandes grupos funcionales / 368
  - 13.2.1 Autótrofos / 369
  - 13.2.2 Heterótrofos / 372
    - Consumidores primarios / 373
    - Consumidores secundarios / 379
    - Saprótrofos / 380
  - 13.2.3 Relaciones entre grupos funcionales en redes tróficas / 381
- 13.3 Grupos funcionales en ecosistemas terrestres importantes de México / 382
  - 13.3.1 Grupos funcionales en ecosistemas áridos / 384
  - 13.3.2 Grupos funcionales en bosques tropicales / 385
    - Selvas estacionalmente secas / 385
    - Selvas húmedas / 389
  - 13.3.3 Grupos funcionales en bosques templados / 394
  - 13.3.4 Nuevos enfoques / 396
    - Diversidad de especies y diversidad funcional / 396
    - Redes complejas / 399
    - Dimensiones ecológicas y atributos funcionales / 400
- 13.4 Conclusiones y perspectivas / 400
- Referencias / 402

## Recuadros

- Recuadro 13.1. *Importancia funcional de los hongos ectomicorrizógenos* / 373
- Recuadro 13.2. *Patrones estacionales de anfibios en selvas estacionalmente secas* / 388
- Recuadro 13.3. *Biodiversidad y funcionamiento del ecosistema* / 397

---

Martínez Ramos, M. 2008. Grupos funcionales, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 365-412.

## Resumen

Las múltiples especies que habitan el país difieren en atributos fisiológicos, morfológicos, conductuales y de historia de vida, y con ello afectan de manera diferencial la estructura, dinámica o funcionamiento de las comunidades bióticas y de los ecosistemas. Además, las especies difieren en sus respuestas a cambios ambientales, como los disturbios (desastres) naturales o de origen humano. Las especies que son similares en sus atributos, en sus respuestas a disturbios, o que desempeñan un papel ecológico semejante conforman un grupo funcional. Existen grandes grupos funcionales que difieren en sus requerimientos alimenticios básicos (autótrofos y heterótrofos) y que han desempeñado un papel crucial en la evolución de las propiedades físico-químicas de la atmósfera, de la hidrosfera y de los suelos. Los autótrofos se separan en aquellos que usan fuentes químicas de los que utilizan la energía solar en la elaboración de alimentos, empleando carbono, agua y nutrientes minerales. Los heterótrofos se separan en consumidores primarios, consumidores secundarios y degradadores (saprótrofos). Cada uno de estos grupos afecta de manera diferente la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas; así, mientras los consumidores primarios transfieren energía y materiales desde los autótrofos hacia otros eslabones de la cadena trófica, los degradadores reintegran al sistema materiales que son básicos para los autótrofos y los heterótrofos. A su vez, estos grandes grupos tróficos se pueden segregar en muchos otros considerando atributos funcionales más específicos. La provisión de servicios aportados por los ecosistemas y que son básicos para

el desarrollo de las sociedades humanas dependen de la actividad de todos estos grupos funcionales.

El presente capítulo lleva a cabo una revisión del conocimiento que se tiene sobre el tema de grupos funcionales en el contexto de la diversidad biológica y los ecosistemas presentes en México. Se abordan cuatro aspectos principales: 1] la caracterización conceptual, la evolución y la historia natural de grupos funcionales generales (diferenciados mediante atributos tróficos básicos) y particulares (diferenciados por atributos funcionales de índole morfológico, fisiológico, conductual o de historia de vida de los organismos); 2] la exposición del conocimiento que se tiene sobre algunos de estos grupos en cuatro ecosistemas terrestres importantes de México; 3] la exposición de nuevos enfoques de estudio sobre la relación entre la diversidad de especies y la diversidad funcional, cuyo análisis en México puede ser importante, y 4] las conclusiones y perspectivas, enfatizando sobre todo la urgente necesidad de cubrir las lagunas de conocimiento en el país. El proceso actual de degradación de los ecosistemas, provocado por las actividades humanas, ha llevado a la desaparición de grupos funcionales fundamentales y con ello han emergido serios problemas ambientales con enormes repercusiones sociales y económicas. El estudio y entendimiento del valor que tiene la biodiversidad expresada en los grupos funcionales son obligados en la toma de decisiones y en las estrategias de desarrollo sustentable de las sociedades humanas en nuestro país y en el mundo.

### 13.1 INTRODUCCIÓN

La vida es un fenómeno que ocurre gracias a la propiedad que poseen los organismos de obtener, procesar e intercambiar energía y materiales con su entorno ambiental. Este intercambio permite a los organismos desarrollar tres funciones vitales básicas: 1] el mantenimiento de estructuras y tejidos; 2] la formación de nuevas estructuras, y 3] las actividades de reproducción que conllevan al nacimiento de nuevos organismos. Con estas funciones los seres vivos afectan de manera crucial las propiedades físico-químicas de la atmósfera, de la hidrosfera y de los suelos, determinando la estructura y dinámica de las comunidades bióticas y los flujos de materiales y energía en los ecosistemas. Como se verá en este capítulo, estos efectos condicionan de manera fundamental el desarrollo de las sociedades humanas.

Más allá de la vida como propiedad común, los millones de especies de bacterias, protozoos, hongos, líquenes, algas, musgos, plantas vasculares y animales difieren en algún grado en cómo obtienen y usan energía y recursos durante el desarrollo de sus funciones vitales y por ende en el papel que tienen en los ecosistemas. Sin embargo, dentro de esta variación, existen especies que son funcionalmente más semejantes que otras, sin importar su linaje evolutivo y su distribución biogeográfica (Reich *et al.* 1997; Duckworth *et al.* 2000). Estas especies similares constituyen lo que se denomina un *grupo funcional*, es decir, un conjunto de especies que poseen atributos (morfológicos, fisiológicos, conductuales o de historia de vida) que son semejantes y que desempeñan papeles ecológicos equivalentes (Chapin III *et al.* 2002). Los grupos funcionales pueden incluir especies cercanamente emparentadas que poseen atributos comunes por descendencia, por

especies de diferentes linajes con atributos funcionales convergentes o por una mezcla de estos dos tipos de especies. Los grupos funcionales pueden identificarse por sus *efectos* sobre las propiedades de las comunidades bióticas y de los ecosistemas así como por sus *respuestas* a cambios en el ambiente, provocados, por ejemplo, por disturbios (desastres) naturales o de origen humano (Smith *et al.* 1997; Duckworth *et al.* 2000; Hooper *et al.* 2002; Lavorel y Garnier 2002). El concepto de grupo funcional puede incluir el de *gremio ecológico*, considerando que este último, en su sentido más amplio (*sensu* Root 1967), hace énfasis en la agrupación de especies que explotan de manera semejante un mismo recurso del ambiente.

El estudio de grupos funcionales vincula el análisis de la biodiversidad con el análisis de comunidades bióticas y ecosistemas. Explora la forma en que diferentes grupos de organismos afectan la estructura y dinámica de las comunidades bióticas y la importancia que tienen estos grupos para diferentes funciones de los ecosistemas (definidas como las actividades, procesos o propiedades del ecosistema que son influidos por la actividad de los seres vivos (Loreau *et al.* 2002). El conocimiento de los grupos funcionales es crítico para las sociedades humanas ya que, por ejemplo, servicios de los ecosistemas como la provisión de agua dulce, la fertilidad de suelos agrícolas (por ejemplo, Mikola *et al.* 2002), la regulación del clima (Chapin III *et al.* 2002), el control de plagas y enfermedades, la producción de alimentos, la prevención de desastres naturales (como tormentas y deslaves) y la regeneración de la vegetación (Voigt y Perner 2004), entre muchos otros, dependen de manera crítica de la actividad de diferentes grupos funcionales (Townsend 2007) y de la biodiversidad contenida en ellos (Balvanera *et al.* 2006).

En este capítulo se lleva a cabo una revisión del tema de grupos funcionales y su relación con la diversidad biológica, con la estructura y dinámica de las comunidades bióticas y con la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Se hace énfasis en el conocimiento científico que se tiene sobre estos temas considerando particularmente la biodiversidad y los ecosistemas presentes en México. Tomando en cuenta que el concepto de grupo funcional puede ser laxo y que no existe una clasificación funcional de las especies que sea universal (Gitay y Noble 1997), el capítulo comienza con un marco conceptual que distingue cuatro grandes grupos (que podemos llamar *primarios*) identificados con base en atributos tróficos fundamentales y excluyentes, tratando de minimizar esta laxitud. Tal clasificación trófica es semejante a la propuesta por Naeem (2000). Dentro de estos grupos

primarios hay otros que se segregan dependiendo de atributos fisiológicos, morfológicos, conductuales o de la historia de vida de los organismos que son más específicos. A medida que el nivel de diferenciación se hace más fino, la agrupación es más laxa. En este nivel no existe una clasificación funcional a priori, inequívoca, de los organismos y es común que la clasificación dependa de los propósitos de cada estudio (Petchey y Gaston 2006). Como veremos, dentro de estos grupos laxos existe una gran variación funcional entre las especies y entender el significado ecológico, evolutivo y utilitario de tal variación, más que el de los grupos mismos, constituye el objeto más importante de estudio (Duckworth *et al.* 2000; Westoby *et al.* 2002; Wright *et al.* 2004). En esta primera parte del capítulo se hace el esfuerzo de presentar los grupos funcionales en un contexto evolutivo con el afán de subrayar la magnitud de tiempo y la gran complejidad de los procesos que estuvieron involucrados en el origen de la diversidad funcional de los seres vivos que actualmente pueblan nuestro país y el planeta.

Posteriormente, se lleva a cabo una revisión de algunos grupos funcionales importantes en cuatro de los ecosistemas terrestres del país sobre los cuales se tiene mayor conocimiento ecológico. Enseguida, usando como ejemplo algunos grupos funcionales relevantes, se discuten aspectos de la relación entre la diversidad de especies y las funciones (y servicios) de los ecosistemas, puntualizando nuevos enfoques de estudio. Por último, se exploran las consecuencias ecológicas de la desaparición o deterioro de los grupos funcionales debido a disturbios humanos y se proveen perspectivas prioritarias de investigación y lineamientos generales de conservación de grupos funcionales críticos para nuestro país.

El tema de grupos funcionales como área de conocimiento, en el contexto de la biodiversidad presente en México, se encuentra en una fase inicial. Una muestra de ello es que el número de artículos científicos, hasta finales del año 2007 en la base de datos del Institute for Scientific Information (ISI, Thomson) sobre el tema de grupos funcionales en México, no es mayor de 20. La mayoría de estos trabajos se publicaron durante el presente siglo, 40% de ellos en los últimos tres años. Sin embargo, existe una abundante literatura que no hace referencia propiamente al tema pero que es de gran relevancia para el mismo. Las secciones siguientes se desarrollaron con base en esta literatura, que es abundante y diversa, tratando de dar una visión general de los avances del conocimiento que se tiene sobre grupos funcionales y biodiversidad en México.

### 13.2 GRANDES GRUPOS FUNCIONALES

Un primer nivel de diferenciación funcional ocurre entre dos grandes grupos de organismos que contrastan por la forma en que obtienen su alimento. Por un lado, existen aquellos que procesan sus alimentos a partir de la energía presente en la radiación solar o en algunas fuentes químicas y de los elementos minerales y gases encontrados en el suelo, en los cuerpos de agua o en la atmósfera. Por otro lado, existen organismos que adquieren su alimento consumiendo otros seres vivos o sus tejidos muertos (Fig. 13.1).

El primer grupo lo constituyen los denominados *autótrofos*, palabra derivada del griego que significa “con alimentación propia”. Este incluye los microorganismos quimiosintéticos que obtienen su energía a partir de re-

acciones químicas tales como la reducción del azufre (S) a ácido sulfhídrico (H<sub>2</sub>S, por ejemplo, bacterias del género *Salmonella*), de la oxidación del amonio (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) a nitratos (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, bacterias del género *Nitrosolobus*) o de la oxidación de nitritos (NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) a nitratos (bacterias del género *Nitrobacter*, Chapin III *et al.* 2002). En el grupo de autótrofos también se encuentran los organismos que usan energía solar en la elaboración de compuestos de carbono mediante el proceso de fotosíntesis. Los organismos fotosintéticos, a su vez, se pueden subdividir en tres grupos, dependiendo de las variantes fotosintéticas: aquellos que en el proceso de la fotosíntesis forman moléculas con tres átomos de carbono (organismos C3), los que forman moléculas orgánicas con cuatro átomos de carbono capturando este gas durante el día (organismos C4) y los que forman moléculas de cuatro carbonos cap-

TIPO DE ALIMENTACIÓN	FUENTE DE ENERGÍA	VARIANTES METABÓLICAS	HÁBITAT	
Autótrofos	Quimiosintéticos	Sulfatos Amonio Nitritos	Terrestres	Acuáticos
	Fotosintéticos	C3 C4 CAM		
Heterótrofos	Consumidores primarios	Herbívoros Bacterias FN Hongos micorrizógenos Fitopatógenos Fitoparásitos Polinívoros Nectarívoros Granívoros Frugívoros Folívoros		
	Consumidores secundarios	Micoheterótrofos Depredadores Zoopatógenos Zooparásitos Parasitoides		
	Degradadores	Saprófagos Saprófitos		

**Figura 13.1** Categorización de grupos funcionales considerando atributos generales de índole trófico y de hábitat de los organismos, incluyendo tipo de alimentación, fuente de energía empleada en la elaboración de alimentos, variantes metabólicas o del sustrato de alimentación y tipo de hábitat ocupado. En esta secuencia se parte de grupos amplios que contienen a otros cada vez más específicos. Por ejemplo, todos los grupos indicados en la tercera columna pueden separarse dependiendo del hábitat (terrestre o acuático) que ocupan. Cada grupo en un hábitat dado puede subdividirse en otros más finos considerando atributos fisiológicos, morfológicos, conductuales o de historia de vida, que son específicos para el efecto que tienen los organismos sobre la estructura o dinámica de una comunidad biótica/ecosistema o para la respuesta a cambios bruscos del ambiente (véanse detalles en el texto).

tando el carbono durante la noche (organismos CAM, metabolismo de las plantas crasuláceas). En términos comparativos, los organismos C4 y CAM tienen mayor capacidad que los organismos C3 para desarrollarse en ambientes con elevada disponibilidad de luz, temperaturas elevadas y baja disponibilidad de agua (Lambers *et al.* 1998).

Los organismos fotosintéticos se encuentran actualmente representados por centenas de miles de especies. En México, se estima que existen alrededor de 30 000 de estas especies, incluyendo, por ejemplo, las cianofitas, las diatomeas y los dinoflagelados del fitoplancton marino, las algas espirulinas del lago salino de Texcoco, las plantas acuáticas del género *Elodea* (Hydrocharitaceae) de las lagunas de Zempoala (Estado de México), las gramíneas o poáceas de pastizales y sabanas (que son del grupo de plantas C4), los cactus de las zonas áridas (que son del grupo de plantas CAM), las grandes coníferas de las áreas montañosas, los mangles de las costas así como las caobas y los cedros de las selvas húmedas del sureste del país. Autótrofos originarios de México como el maíz, la calabaza, el tomate, la papaya y el aguacate, entre muchos otros, tienen un papel fundamental para la sociedad y la economía de nuestro país y de todo el planeta.

Los organismos que obtienen su alimento de otros seres vivos (*heterótrofos*) se encuentran representados en el mundo por millones de especies de microbios, plantas parásitas y animales invertebrados y vertebrados, desde virus que causan enfermedades como la viruela y el sarampión, los hongos que nos sirven de alimento (por ejemplo, el huitlacoche, *Ustilago maydis*) y aquellos que causan enfermedades (por ejemplo, tiñas), las plantas parásitas (la cuscuta, *Cuscuta americana*, y el muérdago tropical, *Psittacanthus schiedeanus*), las plantas micoheterótrofas (Bidartondo 2005) que carecen de clorofila y se nutren de hongos micorrizógenos (por ejemplo, especies de *Monotropa*, llamadas pipas de indio), las mariposas, abejas, peces y escarabajos hasta tortugas marinas (por ejemplo, la tortuga verde *Chelonia midas*) y los grandes mamíferos que habitan el territorio mexicano como la ballena azul (*Balaenoptera musculus*), el coyote (*Canis latrans*), el oso negro (*Ursus americanus*), el jaguar (*Panthera onca*) y nosotros mismos. Entre los heterótrofos se encuentran los animales domésticos que nos proveen de alimento así como los organismos patógenos y parásitos que causan enormes efectos negativos de índole social y económica al disminuir la salud de los seres humanos y la producción agrícola, forestal, pecuaria y piscícola.

Como veremos en detalle, cada uno de estos dos gran-

des grupos funcionales puede subdividirse en otros más específicos (Fig. 13.1), considerando las fuentes y hábitos de alimentación de los organismos así como los hábitats en que se encuentran y sus propiedades fisiológicas, conductuales, ecológicas y de historia de vida.

### 13.2.1 Autótrofos

Los autótrofos han desempeñado un papel crucial en el desarrollo de las propiedades ambientales actuales de la Tierra. Se tiene la hipótesis, aunque controvertida, de que hace 4 400 a 3 500 millones de años el planeta sostenía una atmósfera reductora con abundantes moléculas que contienen hidrógeno. Esta es definida como la segunda atmósfera histórica del planeta. La primera estaba conformada primordialmente por átomos de hidrógeno y helio. La segunda atmósfera contenía bióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), metano (CH<sub>4</sub>), amoníaco (NH<sub>3</sub>), hidrógeno (H<sub>2</sub>), vapor de agua y otros gases. Esta composición química determinó temperaturas que mantuvieron la superficie del mundo sin congelarse (Kesler y Ohmoto 2006). Los primeros seres vivos evolucionaron después de transcurridos mil millones de años a partir del origen de la Tierra. Hay controversia sobre la naturaleza metabólica que tenían estos organismos. Por un lado, una hipótesis propone que eran quimioautótrofos que obtenían su energía a partir de sustancias químicas inorgánicas y que tenían la capacidad de procesar sus propias moléculas vitales. Por otro, una segunda hipótesis propone que eran total o parcialmente quimioheterótrofos, los cuales consumían moléculas orgánicas que eran sintetizadas en el medio externo por actividad físico-química (Campbell *et al.* 1999; Peretó 2005). Muy probablemente, los primeros seres fueron semejantes a las actuales arqueobacterias, que usaban en la elaboración de sus alimentos el CO<sub>2</sub> como recurso y el hidrógeno y el sulfuro (Philippot *et al.* 2007) como fuentes de energía y habitaban ambientes anaeróbicos (carentes de oxígeno) de temperatura elevada (Kesler y Ohmoto 2006).

Actualmente, los descendientes de estos microorganismos tienen un papel fundamental para las sociedades humanas. Por un lado, el metabolismo de las arqueobacterias quimioautótrofas produce gas metano, uno de los combustibles más importantes en las actividades domésticas, del transporte y de la industria. Asimismo, las arqueobacterias fueron fundamentales en el proceso biótico de producción de los depósitos de petróleo que son la base de la economía contemporánea (Flannery 2005; Ollivier y Margot 2005). Por otro lado, algunas especies

de arqueobacterias viven en los intestinos de insectos (por ejemplo, termitas) y de mamíferos rumiantes, incluyendo reses, cabras y borregos, y desempeñan una función fundamental en la digestión de celulosa. Consecuentemente, estos microorganismos ancestrales tienen un papel vital en la industria de la producción de carne y lácteos, que es parte importante del sustento alimenticio y la economía en México y la mayoría de los países.

Un gran salto en la evolución de estas formas primitivas ocurrió hace 2 000 a 2 500 millones de años con el surgimiento de microorganismos con pigmentos fotosensibles y con la función de fotosíntesis. Esta usa la energía solar en la elaboración de carbohidratos a partir de bióxido de carbono y agua, liberando oxígeno como producto de desecho metabólico (Schlesinger 1997). Los primeros seres fotosintéticos fueron las cianobacterias (comúnmente conocidas como algas verde azules, aunque no sean algas) y otros procariontes (microbios con una sola célula simple carente de un núcleo verdadero y otros organelos, semejantes a las bacterias actuales). Desde entonces, varias especies de cianobacterias desarrollan en ciertos ambientes acuáticos grandes colonias, en tapices o láminas calcáreas que se acumulan formando domos conocidos como estromatolitos. Actualmente existen representantes modernos de estas cianobacterias primitivas en varias partes de la Tierra. En México, en la región de Cuatrociénegas, existe una localidad excepcional del país que conserva estromatolitos formados por cianobacterias de linaje antiguo (Souza *et al.* 2006). En ecosistemas hipersalinos, como los de Guerrero Negro, Baja California, las cianobacterias son microorganismos que tienen la capacidad de degradar contaminantes agroquímicos (Gröttschel *et al.* 2004).

La proliferación histórica de organismos fotosintéticos y la formación de carbonatos en los océanos tuvo efectos profundos sobre la composición química y las propiedades físicas de la atmósfera y los océanos, disminuyendo notablemente el carbono y aumentando el oxígeno como uno de sus gases principales (Schlesinger 1997). La reacción del oxígeno atmosférico con el amonio (más la fotólisis de este compuesto) liberó a lo largo del tiempo grandes cantidades de nitrógeno, con lo que se desarrolló, hace más de 500 millones de años, la tercera atmósfera de la Tierra. En su composición química actual, la atmósfera posee 78% de nitrógeno, 20.8% de oxígeno, 0.034% de bióxido de carbono, > 1% de vapor de agua, más otros gases raros. Otro efecto de la producción de oxígeno fue la formación de una capa de ozono (oxígeno triatómico) en las partes superiores de la atmósfera. Esta capa ha ac-

tuado desde entonces como un filtro eficiente de la energía ultravioleta proveniente del Sol y que incide sobre la superficie del planeta. La ausencia de este filtro impedía el desarrollo de la vida en superficies expuestas directamente a la radiación solar. Con la formación de la capa de ozono se abrió la posibilidad de un nuevo salto evolutivo: la colonización y diversificación de la vida en los ambientes terrestres. Actualmente, la capa de ozono es fundamental para la salud de los seres humanos, ya que sin ella proliferarían daños carcinogénicos sobre nuestra piel.

Durante millones de años, gran parte del carbono presente en la segunda atmósfera fue capturado por organismos fotosintéticos sencillos, semejantes a las actuales algas (dinoflagelados y diatomeas) que conforman el fitoplancton marino. Con el tiempo, grandes cantidades de biomasa de estos autótrofos quedaron sepultadas en los fondos oceánicos, sujetas a un proceso de transformación biológica y química que dio origen a los depósitos actuales de petróleo (Dukes 2003; Ollivier y Margot 2005), tan importantes para la economía de México y del mundo. Este proceso fue muy lento (ocurrió a lo largo de millones de años) e implicó enormes cantidades de biomasa. Por ejemplo, Dukes (2003) calculó que se requieren 100 toneladas de biomasa fósil para producir un solo galón (3.8 litros) de gasolina y que la cantidad de combustibles fósiles que la humanidad consumió en un solo año (1997) involucró 44 000 millones de toneladas de carbono capturado por los antiguos autótrofos durante 420 años de energía solar. En tiempos actuales, esta cantidad de carbono es 400 veces mayor a la producción primaria neta anual (cantidad de carbono capturada por organismos fotosintéticos por año) de la biota de todo el planeta. Para reemplazar la energía obtenida de los combustibles fósiles por energía generada a partir de biomasa actual (biocombustibles), Dukes (2003) estima que se requeriría emplear 22% de la productividad primaria neta del planeta, lo que aumenta la apropiación humana de este recurso en 50% sobre el nivel actual utilizado.

Hoy día, los autótrofos fotosintéticos incluyen un diverso grupo de organismos verdes: algas de ecosistemas acuáticos de agua salada y dulce, plantas no vasculares (hepáticas, antocerotes y musgos), plantas vasculares sin semillas (selaginelas, equisetos, licopodios y helechos) y plantas vasculares que forman semillas (fanerógamas, incluyendo gimnospermas y angiospermas). Al considerar las algas de ambientes marinos y dulceacuícolas, se estima para México alrededor de 2 700 especies, incluyendo 1 006 especies marinas en el Pacífico y 553 en el Atlántico, así como 1 102 especies de ecosistemas de



agua dulce (Pedroche *et al.* 1993). Estas especies son en gran medida las responsables de la producción primaria de los ecosistemas marinos, esteros, manglares, ríos y lagos, y son el soporte alimenticio de una diversidad grande de animales invertebrados y vertebrados, incluyendo los animales acuáticos que consumimos.

Las plantas no vasculares afectan de manera muy importante el funcionamiento de los ecosistemas, capturando carbono y generando materia orgánica en el suelo, principalmente en ambientes terrestres húmedos. Se ha estimado que en México se encuentran 1 200 especies de musgos y cerca de 800 de hepáticas y antocerotes (Delgadillo 1998). Además, entre las plantas vasculares sin semillas se han registrado entre 1 000 y 1 100 especies de helechos (200 endémicas de nuestro país), siendo las regiones cálido-húmedas de Oaxaca (690 especies) y de Chiapas (609) las de mayor diversidad de especies (Lira y Riba 1993; Riba 1998). Muchas especies de líquenes, musgos y helechos forman grupos de autótrofos que inician la regeneración vegetal en sitios con disturbios severos que eliminan todo germoplasma; al colonizar estos sitios, estos organismos facilitan la formación de suelo y la entrada de otras formas de crecimiento vegetal en la llamada sucesión ecológica (proceso de sustitución temporal de especies que ocurre en un ecosistema y que comienza con un disturbio). Por ejemplo, sobre los derrames de lava producidos hace 2 000 años por la actividad del volcán Xitle y de otros volcanes menores en el área del Ajusco, se desarrolló una rica comunidad de musgos y helechos que han tenido un papel importante en el proceso de sucesión que ha dado lugar a la fase vegetal xerófita dominante en este paisaje (Castillo-Argüero *et al.* 2004).

Las gimnospermas incluyen las plantas superiores sin flores con el linaje evolutivo más antiguo (primeros registros fósiles de hace más de 300 millones de años, en el periodo Carbonífero). En México, este grupo comprende plantas básicamente arbóreas de cicadáceas y coníferas. Mientras que las coníferas se encuentran primordialmente en zonas templadas y frías, formando bosques a lo largo de las cadenas montañosas y en lugares muy particulares de tierras tropicales bajas (por ejemplo, bosques de *Pinus caribaea* en ciertas áreas de Chiapas y Oaxaca), las cicadáceas (principalmente de los géneros *Dioon*, *Zamia* y *Ceratozamia*) se encuentran en regiones tropicales y subtropicales de tierras bajas y de montaña. La riqueza de especies de pinos en el país es excepcional (57 especies, y 72 incluyendo variedades y formas; Perry 1991), es decir, 45.5% del total de las del género *Pinus* conocidas en el mundo (Styles 1998).

El grupo más diverso en especies y formas de crecimiento de plantas es el de las angiospermas (plantas con flor), cuyos primeros registros fósiles se encuentran en el periodo Cretácico, de hace 135 a 65 millones de años. Este grupo de plantas se despliega en todos los ambientes de México con formas herbáceas, arbustivas, arbóreas y trepadoras (enredaderas y lianas). Habitan ecosistemas terrestres y acuáticos, tanto de zonas áridas, templadas y alpinas como de regiones tropicales de tierras bajas y de montaña. En los ambientes acuáticos de México se encuentran en ecosistemas de lagunas costeras (cinco especies de mangle y otras formas de arbóreas), de ríos, de lagos de agua dulce (116 especies) y de sistemas marinos (nueve especies, que corresponden a 17.3% de la flora marina registrada en el mundo (Lot *et al.* 1998). De acuerdo con Rzedowski (1998), México posee aproximadamente 22 800 especies de plantas vasculares (algunos autores estiman 22 411 considerando solo especies nativas; Magaña y Villaseñor 2002), de las cuales 92% son fanerógamas (gimnospermas más angiospermas). En particular, las familias Asteraceae (~3 000 especies), Leguminosae<sup>1</sup> (~2 000 especies), Poaceae (~1 200 especies), Orchidaceae (~1 200 especies), Cactaceae (~700 especies) y Rubiaceae (~580 especies) son notables por su riqueza de especies en México, contribuyendo con alrededor de 25% de las especies de plantas vasculares del país (véase el capítulo 11).

La familia Asteraceae (girasoles, margaritas y cempasúchil) son plantas fundamentalmente herbáceas que dominan áreas abiertas pero también el sotobosque de comunidades boscosas de regiones templadas. Las Poaceae (familia de los pastos y los bambúes), con su sistema fotosintético tipo C4, dominan comunidades vegetales de baja estatura como pastizales áridos, sabanas tropicales y praderas alpinas. Muchas especies de compuestas o asteraceae y gramíneas o poáceas poseen atributos ecológicos como un ciclo de vida corto, una producción abundante de semillas que tienen gran capacidad de dispersión, amplia plasticidad fenotípica y una elevada resistencia a condiciones limitantes para el crecimiento vegetal. Tales atributos permiten a estas plantas ser colonizadoras importantes de sitios perturbados. Estos mismos atributos han determinado que muchas especies de estas dos familias (y de otras más) se conviertan en especies invasoras y malezas que causan serios problemas agrícolas (Espinoza y Sarukhán 1997). En México, el grupo de plantas malezas incluye 2 814 especies (22% de las cuales son exóticas y el resto nativas; Espinoza-García *et al.* 2004).

Las especies de Leguminosae presentan formas herbá-

ceas, arbustivas, arbóreas y trepadoras. Muchas de ellas constituyen un grupo funcional importante en diferentes ecosistemas áridos y tropicales de México, ya que al asociarse con bacterias fijadoras de nitrógeno afectan de manera positiva la provisión de este nutriente para el resto de la comunidad vegetal y animal, sobre todo en suelos de baja fertilidad (Nutman 1976). Las orquídeas (familia de la vainilla) constituyen un grupo diverso de especies primordialmente de hábito epífita (es decir, plantas que desarrollan toda su vida creciendo sobre otras plantas) en áreas boscosas, sobre todo de tierras bajas y de regiones montañosas tropicales húmedas. Estas plantas tienen flores de gran belleza y fragancia y el néctar que producen es el alimento de muchas especies de abejas silvestres con las que mantienen relaciones mutualistas estrechas.

Las cactáceas presentan el sistema fotosintético tipo CAM y almacenan cantidades importantes de agua en sus tejidos carnosos. Con tales atributos, estas plantas suculentas dominan los ecosistemas áridos y desérticos, proveyendo recursos alimenticios a una gran variedad de animales que consumen sus tallos, raíces, flores o frutos (véase adelante). Las plantas de la familia Rubiaceae, de la cual forma parte el café, se presentan fundamentalmente en los bosques tropicales húmedos y los mesófilos de montaña, donde proveen recursos alimenticios para insectos y aves que consumen el néctar de sus flores (véase adelante). Finalmente, un grupo con un papel central en la estructura y el funcionamiento de ecosistemas forestales de ambientes templados en México es el de los encinos, árboles del género *Quercus*. México es el país con mayor riqueza de especies nativas de este género, estimada en 161 especies (Valencia 2004). Estos árboles forman bosques monoespecíficos (llamados encinares) o en asociación con especies de pino (bosques templados mixtos).

### 13.2.2 Heterótrofos

Con el desarrollo de la tercera atmósfera hubo nuevas presiones de selección que promovieron la diversificación de los organismos heterótrofos. Estas especies usan oxígeno en la función de respiración, la cual permite liberar la energía y los nutrientes almacenados en los tejidos de otros seres vivos. Esta función produce como residuos metabólicos bióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) y agua. Así, mientras los organismos fotosintéticos consumen CO<sub>2</sub> y agua y liberan oxígeno, los heterótrofos absorben oxígeno y liberan CO<sub>2</sub> y agua, un intercambio que afecta

profundamente la composición de gases y las propiedades físicas-químicas de la atmósfera, cuerpos de agua y suelos (Chapin III *et al.* 2002). La actual composición química de la atmósfera depende en gran medida de la actividad metabólica de autótrofos y heterótrofos, y en ausencia de estos grupos esta composición cambiaría radicalmente.

Hace más de 1 000 millones de años aparecieron los primeros seres heterótrofos eucariontes (organismos formados por células que presentan un núcleo verdadero que contiene al material hereditario y organelos como mitocondrias y cloroplastos), los arqueozoa (Campbell *et al.* 1999). Estos fueron organismos unicelulares semejantes a los actuales protozoos (como las amebas, los plasmodios y los paramecios contemporáneos). Entre los primeros registros fósiles de estos seres se encuentran formas semejantes a los actuales foraminíferos (protozoarios marinos, Pawlowski *et al.* 2003). Al consumir autótrofos, estos heterótrofos formaron parte de un grupo funcional, o eslabón, importante en la cadena trófica: los consumidores primarios. Los primeros registros fósiles de organismos heterótrofos multicelulares (metazoarios) aparecen en la llamada edad Proterozoica, con formas parecidas a las actuales esponjas marinas (hace 2 700 a 542 millones de años). Hacia el periodo del Cámbrico (hace ca. 540 millones de años), los registros fósiles de seres heterótrofos son ya muy abundantes, aunque los primeros registros fósiles de animales vertebrados aparecen hasta el periodo Siluriano (hace entre 440 y 410 millones de años).

La proliferación de consumidores primarios favoreció la evolución y diversificación de un tercer gran grupo funcional o eslabón trófico: los consumidores secundarios. Estos heterótrofos consumen organismos que se alimentan de autótrofos. Los cuerpos muertos o las partes muertas de los organismos también representaron una fuente de alimento que fue explotada por otro conjunto de especies que constituyeron el grupo de los saprótrofos.

Actualmente, entre los heterótrofos se encuentran millones de especies que incluyen microorganismos (virus, bacterias, hongos, protistas), plantas parásitas (como la cuscuta y el muérdago), plantas micoheterótrofas, animales invertebrados y vertebrados. México alberga una enorme diversidad de heterótrofos en la gran variedad de ecosistemas que cubren su territorio. Como se verá a continuación, los heterótrofos pueden diferenciarse en varios grupos funcionales particulares.



## Consumidores primarios

Las especies heterótrofas que se alimentan de plantas incluyen las bacterias fijadoras de nitrógeno (por ejemplo, las del género *Rhizobium*), los hongos que forman micorrizas (red de filamentos, o hifas, íntimamente asociada a las raíces de muchas especies de plantas), los microorganismos fitopatógenos, las plantas parásitas y los animales herbívoros. A su vez, estos últimos pueden segregarse en otros grupos más específicos, dependiendo de las partes vegetales que consumen y del papel ecológico que desempeñan.

Las bacterias fijadoras de nitrógeno (BFN) y los hongos micorrizógenos se encuentran en muchos ecosistemas terrestres. Al intercambiar nutrientes básicos con las plantas (mediante relaciones de mutualismo), estos heterótrofos afectan la circulación de nutrientes y otros recursos en todo el ecosistema. Por ejemplo, no obstante que la atmósfera contiene 78% de nitrógeno ( $N_2$ ), este es el elemento que generalmente llega a limitar el crecimiento de plantas y animales puesto que el  $N_2$  no sirve para la mayoría de los organismos; las BFN transforman el  $N_2$  en amonio ( $NH_4^+$ ) y con el ello el nitrógeno se hace

accesible para otros organismos. En 80% de las especies de angiospermas, en todas las especies de gimnospermas y en algunas de helechos se pueden encontrar hongos micorrizógenos cuyas hifas extienden el área de las raíces y hacen más eficiente la captura de nutrientes del suelo para las plantas (principalmente fosfatos y amonio en sitios con bajas tasas de nitrificación); se ha estimado que por cada centímetro de raíz las hifas extienden la longitud de absorción en 1 a 15 metros. Las plantas proveen alimento a los hongos, transfiriéndoles entre 4 y 20% de su producción de carbohidratos (Chapin III *et al.* 2002).

Existen dos grupos funcionales principales de hongos micorrizógenos, las llamadas endomicorrizas y las ectomicorrizas (Allen *et al.* 1995). Las primeras también reciben el nombre de micorrizas vesículo-arbusculares (MVA), las cuales se desarrollan dentro de las células de las raíces desde donde proyectan estructuras arbusculares, muy ramificadas, que permiten el intercambio de nutrimentos y carbohidratos entre los hongos y las plantas. Los hongos ectomicorrizicos (EM) se desarrollan externamente a las plantas, formando un manto de hifas especializadas que se ubican entre las paredes de las células de la corteza de la raíz (recuadro 13.1). Existen otros

### RECUADRO 13.1 IMPORTANCIA FUNCIONAL DE LOS HONGOS ECTOMICORRIZÓGENOS

Roberto Garibay Orijel

Las micorrizas resultan de la asociación benéfica de hongos con las raíces de plantas (Fig. 1). Se desarrollan en 95% de las plantas vasculares y algunos musgos. Esta asociación simbiótica cumple un papel fundamental en las funciones de los ecosistemas. Los hongos desarrollan una extensa red de filamentos muy delgados (hifas) llamada micelio, que al ser similar a un sistema de raíces altamente efectivo, ayuda a la planta a adquirir nutrientes minerales (principalmente fósforo y nitrógeno) y agua del suelo en cantidades que la planta no podría obtener por sí misma. También protegen a la planta del ataque de organismos patógenos. A cambio, las plantas les proporcionan energía en forma de azúcares producto de la fotosíntesis. Por su estructura y morfología existen varios tipos de hongos micorrizógenos, principalmente los llamados ectomicorrizógenos y los arbusculares. Los primeros desarrollan estructuras reproductivas (cuerpos fructíferos, productores de esporas, llamados esporóforos) visibles sobre el suelo o subterráneos, de forma, tamaño y color muy variable (forma típica de hongo, como costras, tubérculos, mucílago, etc.). En los segundos no existe reproducción

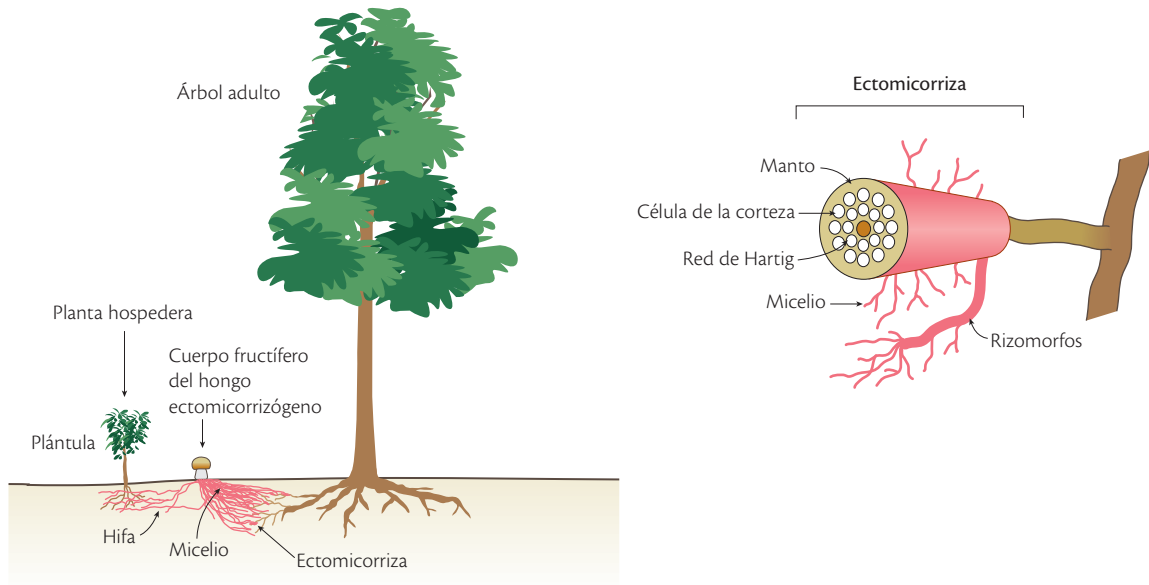
sexual y sus esporas se desarrollan directamente del micelio asociado a las raíces.

Las ectomicorrizas se caracterizan por que el hongo forma una capa de hifas que rodea las raicillas y modifica su crecimiento normal (Fig. 1). Dicha capa se denomina manto; sus hifas penetran exclusivamente los espacios intercelulares de la corteza de la raíz formando la denominada red de Hartig. Esta red es el órgano mediante el cual la planta y el hongo intercambian agua y nutrimentos. Forman ectomicorrizas aproximadamente 5 000 especies de Basidiomycetes y Ascomycetes, que se asocian principalmente con especies de árboles de zonas templadas, como pinos, oyameles, encinos, hayas, numerosas leguminosas y muchos otros grupos de plantas.

Uno de los aspectos más asombrosos de esta asociación es que un árbol adulto suele tener en sus raíces hifas de hasta 20 especies de hongos ectomicorrizógenos, y a su vez los hongos pueden estar asociados simultáneamente con varias plantas, incluso de especies diferentes. El resultado es un sistema complejo que se extiende por el suelo del bosque, que

RECUADRO 13.1 [continúa]

Redes micorrícicas: transferencia de nutrientes, carbohidratos y agua

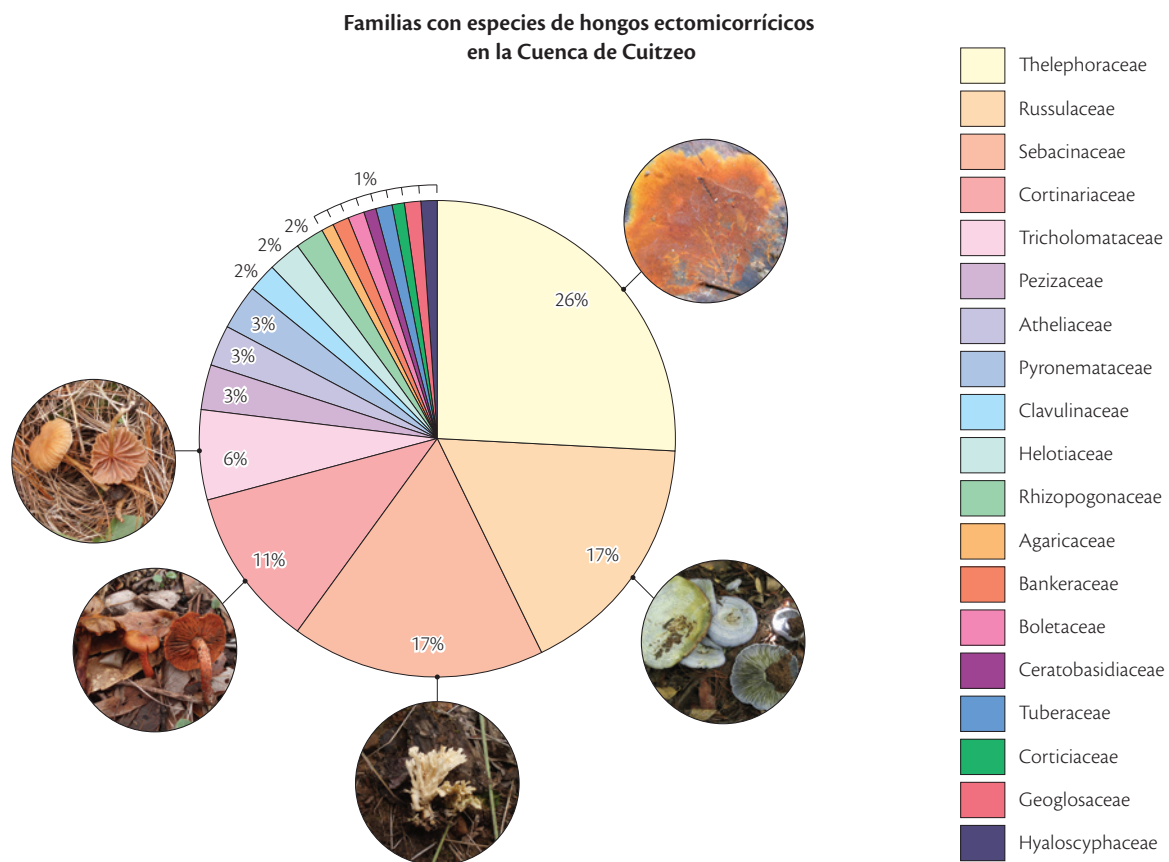


**Figura 1** Representación del sistema planta-hongo ectomicorrizógeno. El hongo se desarrolla formando múltiples filamentos (hifas) que envuelven e invaden las raíces finas de las plantas formando la micorriza. Al conjunto de hifas que forma una masa compacta se le conoce como micelio, el cual al rodear a las raicillas forma el manto de la micorriza. Algunas hifas penetran la raíz formando una malla (red de Hartig) que entra en contacto estrecho con los tejidos de la raíz de la planta. Es esta red donde se hace la transferencia de recursos entre el hongo y la planta. En el conjunto de fotografías se muestran diferentes tipos de ectomicorizas en bosques de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Del micelio del hongo encontrado en el suelo se forman sus cuerpos fructíferos, que son los encargados de producir esporas por medio de las cuales se pueden formar nuevos hongos. Modificado de Ingleby *et al.* (2004).

interconecta plantas adultas y plántulas de diferentes especies por medio del micelio de cientos de especies de hongos. A este sistema se le conoce como redes ectomicorrícicas y se ha documentado que por medio de ellas los vegetales pueden compartir agua, carbohidratos y minerales. El valor de esta conexión aumenta cuando alguna de las plantas en contacto se encuentra en condiciones desventajosas de nutrientes o agua, por lo que sus oportunidades de supervivencia son mayores ya que puede usar recursos de sus vecinos gracias a su intermediario, el hongo micorrizógeno. De la existencia de esta red depende en gran medida la supervivencia de las plántulas e incluso aquellas que crecen en condiciones de sombra pueden sobrevivir gracias a los carbohidratos producidos en árboles circundantes.

No se conoce con certeza la diversidad de especies que forman al grupo de hongos micorrizógenos que viven en un

ecosistema dado. Esto se debe a que no es fácil su identificación usando solo los cuerpos fructíferos o los micelios. Sin embargo, el empleo de técnicas (moleculares) basadas en la identificación con ADN promete grandes avances en este aspecto. Por ejemplo, empleando esta técnica en bosques templados en la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, se ha encontrado una gran diversidad de estos hongos (Fig. 2): 231 especies de 22 géneros y 19 familias. Los géneros más representados son *Tomentella*, *Russula*, *Inocybe* y *Sebacina*, y las especies más abundantes son *Pezizales* sp., *Phialocephala fortinii*, *Russula* grp. *delica*, *Cenococcum geophilum* s.l. y *Rhizoscyphus* sp. De las 36 especies de *Tomentella*, solo nueve constituyen especies conocidas, el resto son probablemente nuevas para la ciencia.



**Figura 2** Muestra de la diversidad taxonómica presente en un grupo funcional. La gráfica representa el porcentaje de especies incluidas en diferentes familias de hongos ectomicorrícicos presentes en el suelo de bosques templados (de pino-encino y encinares) de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Aunque cinco familias representan más de 75% (Thelephoraceae, Russulaceae, Sebacinaceae, Cortinariaceae y Tricholomataceae), se han detectado otras 14 familias.

contrastes importantes entre estos dos grupos funcionales. Mientras que los EM habitan primordialmente ecosistemas méxicos y templados (bosques de coníferas, bosques de pino-encino y bosques de encino), en los que el suelo contiene abundante materia orgánica, las MVA habitan primordialmente ecosistemas tropicales, semiáridos y áridos, en los que predominan suelos pobres en materia orgánica. Además, mientras que los EM son taxonómicamente diversos y se asocian con un bajo número de especies de plantas (por ejemplo, se han encontrado más de 1000 especies de EM en bosques donde dominan muy pocas especies de coníferas que se asocian a estos hongos), las MVA son taxonómicamente pobres y se relacionan con un alto número de especies de plantas. Por ejemplo, en el bosque tropical caducifolio de Chame-la, Jalisco, solo se han encontrado 25 especies de MVA en una comunidad de más de 1000 especies de plantas (Allen *et al.* 1995).

Las bacterias fijadoras de nitrógeno se encuentran mucho menos distribuidas entre las especies de plantas. Los casos más conocidos son el de la asociación entre BFN del género *Rhizobium* con especies de plantas leguminosas (soya, chícharo, frijol, etc.) y el de las BFN del género *Frankia* con especies de plantas no leguminosas (por ejemplo, arbustos del género *Ceanothus*; Chapin III *et al.* 2002). En condiciones de laboratorio se ha estimado que las plantas gastan 25% de su producción de carbohidratos en el mantenimiento de las bacterias.

Una importante diversidad de microorganismos fitopatógenos (como virus, bacterias, protozoos, micromicetos, micoplasmas) y de invertebrados fitoparásitos (por ejemplo, nemátodos) se alimentan de material vegetal vivo, causando a sus plantas hospederas serias enfermedades. En el caso de plantas de importancia agrícola y forestal, estos heterótrofos causan grandes pérdidas económicas. Entre estos últimos se encuentran el virus que causa el mosaicismo del tabaco y las royas o chauistles (hongos basidiomicetos del orden Uridinales, cuyos principales géneros son *Puccinia* y *Uromyces*) que se desarrollan en múltiples especies agrícolas; se estima que al menos 60% de las especies y variedades de plantas agrícolas de México son susceptibles a las royas (López-Ramírez 2002). En los ecosistemas naturales, la presencia de patógenos es prominente. Por ejemplo, en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, cerca de 60% de las hojas de los árboles y las lianas del dosel forestal (techo del bosque formado por la yuxtaposición de las copas de los árboles) y cerca de 65% de las hojas de las plantas del sotobosque (parte inferior del bosque formado por las plantas bajo el

dosel forestal) muestran daños (< 1 a 25% de área foliar) por hongos patógenos (García-Guzmán y Dirzo 2001, 2004). En los bordes y en el interior de la selva húmeda de Chajul, Chiapas, más de 68% de las especies de plántulas muestran síntomas de infección por patógenos (Benítez-Malvido y Lemus-Albor 2005).

Las enfermedades causadas por microorganismos desempeñan un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de especies en los ecosistemas. Por ejemplo, en las selvas húmedas los fitopatógenos y fitoparásitos pueden provocar la formación de claros en el dosel del bosque, donde ocurre la regeneración natural de múltiples especies de árboles, al propiciar la muerte y caída de los árboles grandes infectados. Además, los fitopatógenos son agentes de mortalidad que actúan dependiendo de la densidad de las poblaciones de sus plantas hospederas, limitando con ello que una sola especie vegetal monopolice el espacio y otros recursos disponibles de la comunidad vegetal (Gilbert y Hubbell 1996).

Las plantas parásitas poseen estructuras especializadas en sus raíces denominadas haustorios, con los que penetran los tejidos de sus plantas hospederas en la búsqueda de recursos alimenticios. Algunas son totalmente dependientes de estos recursos (holoparásitas) mientras que otras pueden elaborar por sí mismas parte de sus alimentos (hemiparásitas). Las plantas parásitas conforman un grupo encontrado en todos los ambientes terrestres (Press y Graves 1995). En el mundo se han identificado cerca de 4000 especies y en México se han encontrado 386 especies (Cházaro 2006). Las plantas parásitas forman un grupo funcional importante ya que pueden afectar la estructura y dinámica de las poblaciones y comunidades naturales de plantas (*e.g.* Marvier 1998, Press y Phoenix 2005) y pueden constituirse en malezas para varios cultivos, ocasionando grandes pérdidas en la producción agrícola y forestal (Riches y Parker 1995).

Un primer grupo de herbívoros incluye animales que consumen néctar de flores (nectarívoros). Este grupo puede formarse por especies de hormigas, mariposas, palomillas, abejas, colibríes y algunas especies de murciélagos. Los animales que se alimentan de polen conforman el grupo de polinívoros, que incluye especies de insectos, aves y murciélagos. Muchas especies nectarívoras y polinívoras tienen una relación mutualista con especies de plantas de géneros separados (plantas femeninas y plantas masculinas) o bien con ambos sexos en la misma planta, pero requieren un animal para efectuar la polinización. En todos los ecosistemas terrestres, pero con mayor profusión en los bosques tropicales, existe un grupo

de animales nectarívoros y polinívoros al que colectivamente se les conoce como polinizadores. Estos herbívoros desempeñan un papel crucial en la reproducción de más de 70% de las especies de angiospermas (Fontaine *et al.* 2006). Al alimentarse en las flores, los granos de polen se adhieren a sus cuerpos y cuando viajan de flor en flor transfieren el polen de las anteras a los estigmas. Con ello se lleva a cabo el proceso de polinización y el desarrollo de las semillas que darán lugar a nuevas generaciones de plantas. Así, al recibir alimento de las plantas, estos animales proveen el servicio de polinización. Los polinizadores desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento de la diversidad genética de las poblaciones y el de las especies en las comunidades vegetales y en la producción agrícola (Fontaine *et al.* 2006).

Los animales herbívoros que se alimentan de frutos, o de arilos de las semillas, conforman el grupo de frugívoros, el cual incluye muchas especies de aves (como el tucán, *Ramphastos sulphuratus*; el tucanete, *Pteroglossus torquatus*, y especies de crácidos como el hocofaisán, *Crax rubra*), de murciélagos y otros mamíferos (por ejemplo, monos araña y monos saraguato). Al igual que con los polinívoros, el grupo de animales frugívoros tiene relaciones de mutualismo con las plantas. Al consumir frutos, estos animales ingieren las semillas que posteriormente regurgitan o defecan en lugares alejados del sitio ocupado por la planta materna. Esta función de dispersión aumenta la probabilidad que tienen las semillas de llegar a desarrollarse en una nueva planta, puesto que la presión por depredación, la competencia entre plántulas hermanas o entre estas y la planta materna, es mayor cerca que lejos de la planta madre (Janzen 1970a; Dirzo y Domínguez 1986). Además, la dispersión favorece que las semillas se depositen en lugares donde las condiciones microambientales puedan resultar mejores para la germinación y el desarrollo de las plántulas. Al igual que los polinizadores, la función que desempeñan los animales dispersores de semillas es crucial para el mantenimiento de la diversidad vegetal y la dinámica de los ecosistemas, sobre todo en los ambientes tropicales donde la mayoría de las especies de plantas (> 70%) tienen relaciones mutualistas con animales frugívoros (Estrada y Fleming 1986; Fleming y Estrada 1993; Levey *et al.* 2002).

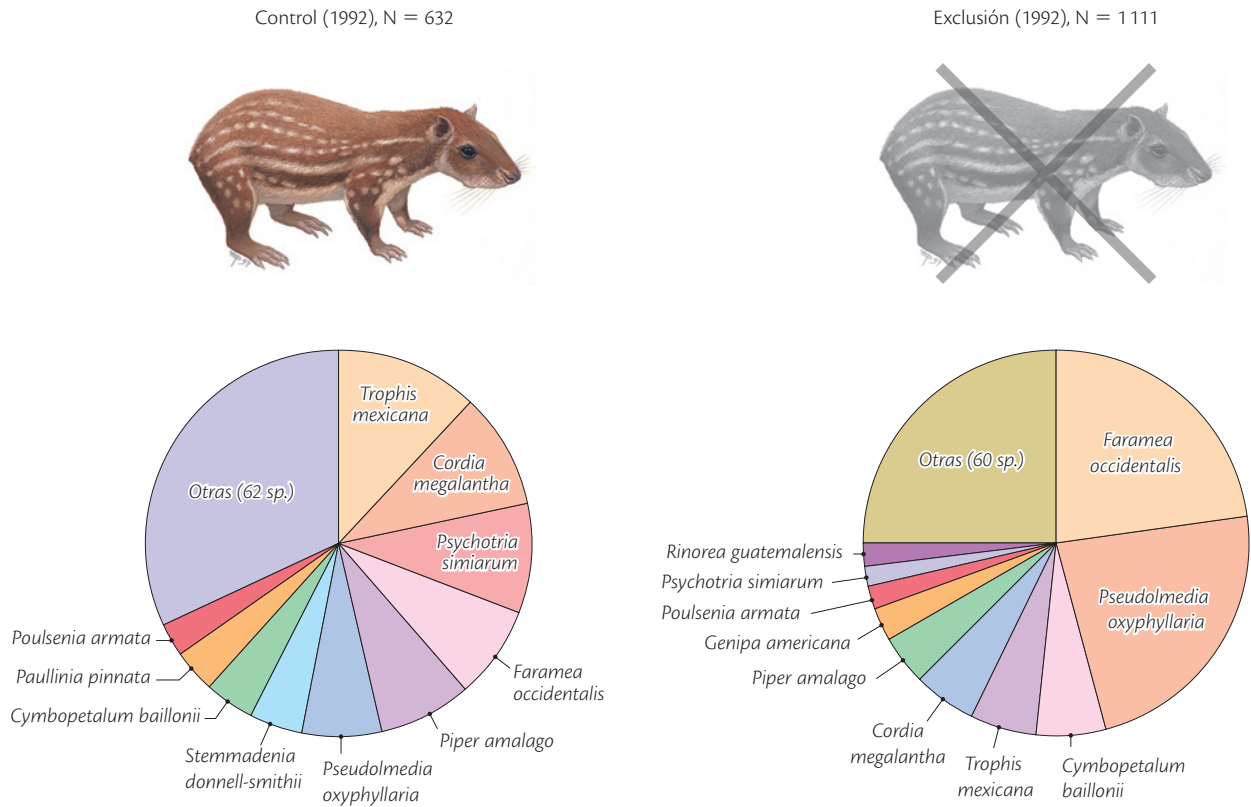
Los animales herbívoros que se alimentan de semillas conforman el grupo de granívoros, que incluye especies de insectos (hormigas y escarabajos —particularmente los curculiónidos y cerambícidos), de aves (por ejemplo, palomas, pericos, guacamayas y crácidos) y de mamíferos (sobre todo ratones, ardillas, otros roedores como el

tepezcuintle [*Agouti paca*] y el serete o guaunque [*Dasyprocta punctata*], y ungulados como el pecarí de collar [*Tayassu tajacu*] y el pecarí de labios blancos [*T. pecari*]). Contrario a los polinizadores y a los dispersores de semillas, los granívoros se relacionan de manera antagónica con las especies vegetales ya que funcionan, generalmente, como verdaderos depredadores (es decir, matan las semillas). Esta función de depredación puede ser un factor de regulación para el crecimiento de las poblaciones de plantas y de la biomasa vegetal. Además, cuando la depredación de semillas recae sobre especies que son competitivamente superiores en la comunidad vegetal, los granívoros pueden actuar como un factor que mantiene la diversidad de plantas (Fig. 13.2). Por ejemplo, un experimento de exclusión de mamíferos granívoros pequeños realizado en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, aumentó en casi cuatro veces la densidad de plántulas de *Pseudolmedia oxyphyllaria*, una especie arbórea dominante en ese bosque (Martínez-Ramos 1994) y cuyas semillas son consumidas por ratones (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998). Se puede esperar que en ausencia de estos granívoros la abundancia de *P. oxyphyllaria* aumente a costa de la disminución (y posiblemente de la desaparición) de otras especies arbóreas, lo que cambiaría la estructura y composición de especies en la comunidad arbórea (Dirzo y Miranda 1991).

Los animales herbívoros que se alimentan de tejido foliar conforman el grupo de folívoros, que incluye, por ejemplo, especies de mariposas y palomillas (solo en sus fases larvianas), de ortópteros (por ejemplo, chapulines y langostas) y de vertebrados como la iguana verde (*Iguana iguana* y especies de iguana negra del género *Ctenosaura*), las tortugas marinas (como la tortuga negra [*Chelonia agassizi*], que se alimenta primordialmente de pasto marino [*Thalassia testudinum*]), algunas tortugas terrestres (por ejemplo, la tortuga del desierto [*Gopherus agassizi*]) y tortugas acuáticas (como la tortuga blanca [*Dermatemys mawii*]), así como los rumiantes y venados, el tapir (*Tapirus bairdii*), el manatí (*Trichecus manatus*) y varias especies de monos (por ejemplo, los monos sarahuatos del género *Alouatta*). Al igual que los granívoros, las especies folívoras tienen relaciones antagónicas con las especies de plantas. Estos depredadores pueden no producir la muerte inmediata de sus plantas presa, pero al consumir tejido fotosintético pueden reducir su potencial para crecer y reproducirse.

Al igual que las especies granívoras, los folívoros pueden desempeñar un papel muy importante en el mantenimiento de la diversidad de especies vegetales al regular





**Figura 13.2** Efecto de la exclusión de vertebrados herbívoros (ratones, ardillas, seretes y agutíes) sobre la comunidad de plántulas de la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz. La exclusión experimental (usando malla metálica tipo gallinero) de este grupo funcional durante cuatro años aumentó la cantidad de plántulas pero redujo la diversidad de especies de la comunidad. En presencia de los herbívoros (tratamiento control), la cantidad de plántulas después de cuatro años fue casi la mitad de aquella registrada en ausencia (tratamiento de exclusión) de estos animales. En ausencia de los herbívoros, dos especies (*Faramea occidentalis* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*) aumentaron notablemente hasta abarcar casi 50% del total de plántulas de la comunidad. Este ejemplo muestra que los herbívoros afectan de manera importante la estructura de la comunidad vegetal de la selva al mantener la diversidad de especies de árboles (modificado de Martínez-Ramos 1991). Ilustración: Marco Pineda/Banco de imágenes CONABIO.

el crecimiento de las poblaciones de plantas de mayor abundancia (Dirzo y Miranda 1991; Martínez-Ramos 1991, 1994). Al consumir una parte de la producción primaria (entre 1 y 10%), los folívoros son fundamentales para el flujo de nutrientes en los ecosistemas (Chapin III *et al.* 2002; Townsend 2007). Otros grupos de herbívoros se alimentan de flores, ramillas (por ejemplo, el escarabajo *Oncideres albomarginata chamela*, que se alimenta de las ramillas del árbol *Spondias purpurea* en Chamela, Jalisco; Uribe-Mú y Quesada 2006), tallos (por ejemplo, conejos), savia (áfidos) o raíces (vertebrados como las tuzas). Globalmente, los herbívoros afectan el funcionamiento de los ecosistemas mediando la circulación de energía y materiales entre diferentes niveles tróficos (Roy *et al.* 2001).

En México existe una enorme diversidad de animales herbívoros. Entre los insectos, las especies de mariposas y abejas son notables por su función de polinización. El país es muy rico en mariposas (que además de ser polinizadoras son folívoras en su fase de oruga), ya que se estima la existencia de aproximadamente 25 000 especies (Llorente y Luis 1998). De las 1 589 especies de abejas silvestres registradas para México, 90% son recolectoras de polen (Ayala *et al.* 1998). En México, las avispas de los géneros *Tetrapus* (*T. costaricanus* y *T. mexicanus*) y *Pegoscopus* (*P. baschierii*, *P. kraussii* y *P. mexicanus*) son polinizadores fundamentales de muchas especies arbóreas del género *Ficus* (Cuevas-Figueroa y Carvajal 2005). Asimismo, existe una gran diversidad de especies de dípteros, homópteros, tisanópteros y avispas herbívoras que

inducen la formación de agallas en las hojas de sus plantas presa; por ejemplo, entre 14 y 22% de los individuos y entre 54 y 66% de las especies de plantas de sotobosque (de hasta 2 m de altura) de las selvas húmedas de Los Tuxtlas y de Chajul presentan en sus hojas agallas producidas por el ataque de insectos herbívoros (Cuevas-Reyes *et al.* 2003; Oyama *et al.* 2003). En la selva baja caducifolia y mediana subperennifolia de Chamela, Jalisco, en una muestra de 173 especies de plantas leñosas se encontraron 39 especies de insectos formadores de agallas, las cuales infestaron a 22% de las especies; estos insectos depredan plantas hospederas de manera muy específica, de modo que la riqueza de especies de insectos agalleros aumenta linealmente con la riqueza de especies de plantas (Cuevas-Reyes *et al.* 2004).

Respecto a los vertebrados herbívoros, se estima que entre las 1 200 especies de aves encontradas en México, 57 (~5%) son de colibríes, pequeñas aves que se alimentan primordialmente de néctar (Torres-Chávez y Navarro 2000). En la selva seca de Chamela, Jalisco, de entre 67 especies de aves que habitan el bosque maduro, 6.2% son nectarívoras, 9.2% frugívoras y 10.8% granívoras estrictas (Jorge Schondube, com. pers.). De las 137 especies de murciélagos reportadas en el país, 10.2% son nectarívoras y, en general, de las 480 especies de mamíferos terrestres, 321 (67%) son herbívoras, incluyendo folívoras (51%), frugívoras (39%) y nectarívoras (10%). En Chamela, de 15 especies de murciélagos encontradas en el bosque maduro, la mitad son frugívoras y una cuarta parte nectarívoras (Katheryn Stoner, com. pers.).

### Consumidores secundarios

Dentro de este grupo encontramos la misma variedad de organismos que en el caso de los consumidores primarios, es decir, microorganismos (virus, bacterias, protozoos y hongos micromicetos), plantas parásitas de hongos micorrizógenos (micoheterótrofas), animales invertebrados (por ejemplo, nemátodos parásitos, medusas, corales, pulpos, arañas y muchas especies de hormigas, ortópteros y coleópteros) y animales vertebrados (peces, anfibios, serpientes, la mayoría de las lagartijas y lagartos, águilas, halcones, lechuzas, coyotes, jaguares, entre muchos otros). Además, existen carnívoros que se alimentan de otros carnívoros, como las orcas (*Orcinus orca*), cuya dieta incluye focas y tiburones (que a su vez consumen peces).

A los consumidores secundarios que se alimentan de otros animales vivos se les denomina carnívoros. Entre

los carnívoros se distinguen aquellos que al atacar a sus presas las matan (depredadores *sensu stricto*), los que no necesariamente causan la muerte inmediata de las presas (parásitos, indicados en la figura 13.1 como zooparásitos, cuyo tamaño corporal es mucho menor que el de sus animales presa) y aquellos que inician su ciclo de vida como parásitos pero que al alcanzar el estado adulto causan la muerte de la presa (parasitoides, generalmente insectos).

La importancia ecológica de los parásitos se hace evidente cuando se considera que cada ser vivo puede ser el hospedero de cuando menos una especie de parásito, representado por uno o más individuos. Es decir, al menos 50% de todas las especies que habitan el planeta son parásitas (y parasitoides, véase más adelante) de animales o de plantas, y más de la mitad de todos los organismos vivos son parásitos (Begon *et al.* 1986). Múltiples especies de virus, bacterias y protozoos actúan como parásitos que causan enfermedades (indicados como zoopatógenos en la figura 13.1, organismos que completan todo su ciclo de vida dentro de sus presas huéspedes). Los virus son patogénicos por excelencia y causan un amplio ámbito de enfermedades a los animales. Baste mencionar, entre los que afectan a los humanos, a los causantes del sida, del sarampión, de la viruela y de la influenza. Entre las bacterias encontramos más de 200 especies patógenas que causan diversas enfermedades a los seres humanos y otros mamíferos, como tuberculosis, cólera, tifoidea, sífilis, difteria y lepra, entre muchas otras. Algunos patógenos protozoarios producen enfermedades muy serias y de grandes costos sociales y económicos, como paludismo (*Plasmodium vivax*), leishmaniasis o enfermedad de los chicleros (producido por *Leishmania mexicana*) y mal de chagas (*Tripanosoma cruzi*). Hay invertebrados parásitos (que completan su ciclo de vida con una fase de vida libre fuera de sus hospederos) como los nemátodos (por ejemplo, las tenias), tremátodos (como *Fasciola hepatica*), anélidos (por ejemplo, las sanguijuelas) e insectos como pulgas, piojos y garrapatas que provocan graves problemas de salud y pérdidas en la industria de productos agrícolas, pecuarios y piscícolas, con consecuencias sociales y económicas importantes para las poblaciones humanas. Entre los invertebrados existen grandes grupos que actúan como parasitoides de animales, como las avispa de la familia Hymenoptera. Las avispas hembra depositan huevecillos dentro o sobre orugas de palomillas, mariposas y escarabajos que sirven como alimento al eclosionar las larvas. Esta propiedad ha sido usada como una herramienta importante en progra-

mas de control biológico de plagas y especies invasoras (Van Driesche y Bellows 1996).

En México habita una gran diversidad de vertebrados depredadores. Todas las especies de anfibios (361) y la mayoría de las 804 especies de reptiles (incluyendo lagartijas y serpientes, pero exceptuando especies de iguanas y algunas tortugas) presentes en el país son carnívoras (Flores-Villela y Canseco-Márquez 2004). Con respecto a las aves, es notable la riqueza de halcones, águilas, gavilanes y búhos, entre los que destacan el águila arpía (*Harpia harpyja*) por su gran tamaño (los individuos femeninos miden 1 m de largo, 2 m de envergadura y tienen un peso promedio de casi 8 kg) y el águila real (*Aquila chrysaetos*) por su simbolismo para el país. Entre los mamíferos existe todo un orden, Carnívora, que incluye los depredadores de mayor tamaño en ecosistemas áridos, templados y tropicales. Felinos como el jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*) y el margay (*Leopardus wiedii*) son los depredadores superiores de la red trófica presente en diferentes ecosistemas tropicales y subtropicales terrestres de México. En áreas templadas, los pumas, el oso negro (*Ursus americanus*) y los gatos monteses (*Lynx rufus*), junto con los cánidos como el coyote (*Canis latrans*) y el lobo (*Canis lupus baileyi*), desempeñan este papel. En zonas áridas algunos de estos felinos (puma, jaguar) también actúan como tales. Alrededor de 58% de las especies de mamíferos en México son carnívoras (Ceballos y Oliva 2005). En los ecosistemas, muchas especies de aves son carnívoras. Por ejemplo, en la selva seca de Chamela, 51% de las especies de aves son carnívoras, se alimentan estrictamente de insectos, y otro 18% son carnívoras facultativas que pueden incluir también alimento vegetal en su dieta (J. Schondube com. pers.).

Todos estos grupos de patógenos, parásitos, parasitoides y depredadores tienen un papel importante como reguladores de la dinámica de las poblaciones de animales herbívoros y de organismos heterótrofos, y con ello afectan la estructura de las comunidades (Lima y Valone 1991) y el funcionamiento de los ecosistemas. Así, por ejemplo, los ratones *Peromyscus maniculatus*, *P. spicilegus* y *Microtus mexicanus*, junto con dos especies de aves (*Pheucticus melanocephalus*, de la familia de los cardenales, y la calandria [*Icterus galbula*]), son depredadores importantes de las poblaciones de mariposas monarca (*Danaus plexippus*) que pasan la época invernal en la Sierra Chincua, Michoacán (Brower *et al.* 1985; Glendinning y Brower 1990). Se ha estimado que tan solo una

población de *P. maniculatus* es capaz de consumir en una noche cerca de 10% de las mariposas encontradas sobre el suelo (alrededor de 65 000 por hectárea; Glendinning y Brower 1990). A su vez, las mariposas monarca son notables polinizadores, que junto con otros animales llamados polinizadores migratorios desempeñan un papel fundamental para la reproducción y el mantenimiento de muchas especies de plantas (varias de importancia comercial) encontradas a lo largo de su trayecto migratorio (Withgott 1999; Brower *et al.* 2006).

En Chamela, Jalisco, los jaguares cazan ocho especies de mamíferos que tienen pesos mayores de un kilogramo; generalmente, consumen cuatro especies que constituyen más de 95% de la biomasa contenida en su dieta, incluyendo el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el pecarí de collar (*Tayassu pecari*), el coatí (*Nasua narica*) y el armadillo (*Dasybus novemcinctus*; Núñez *et al.* 2002). En la misma región, los pumas comparten con los jaguares una dieta semejante de presas (80% de similitud en la composición de especies), pero tienen una amplitud de dieta mayor al cazar el doble de especies de mamíferos que los jaguares (Núñez *et al.* 2002). Los coyotes depredan en esa región a 12 especies de mamíferos (principalmente pequeños roedores y venados), aves, dos especies de reptiles (iguanas) y varias de insectos (Hidalgo-Mihart *et al.* 2001). Todas estas presas, sobre todo los venados, pecaríes e iguanas, tienen un papel fundamental como herbívoros grandes que consumen follaje o semillas en las selvas de la costa de Jalisco y otras regiones de México.

### Saprótrofos

Aquellos organismos que se alimentan de cuerpos o tejidos muertos, o bien de residuos orgánicos digiriéndolos internamente, conforman el grupo de saprófagos. En este grupo se incluyen muchas especies de anélidos (gusanos segmentados como las lombrices de tierra y los gusanos marinos [poliquetos]), ácaros, crustáceos (por ejemplo, cangrejos), insectos (como colémbolos, moscas, derméstidos, termitas y escarabajos que se alimentan de madera muerta) y vertebrados, incluyendo cuervos (*Corvus corax*), zopilotes (*Coragyps atratus* y *Catartes burrovianus*) y el cóndor real (*Sarcoranphus papa*). Estos organismos tienen una función crucial en los ecosistemas al llevar a cabo la transformación de la materia orgánica en elementos minerales con la participación del último eslabón de la cadena trófica: los saprófitos (los cuales secretan enzimas que descomponen la materia orgánica hasta for-

mas simples que pueden absorber como alimento). Estos últimos son microorganismos que descomponen la materia orgánica liberando carbono a la atmósfera y nutrientes en formas químicas que pueden ser utilizadas por las plantas y animales (como nitrógeno, fósforo, potasio y calcio). Entre estos degradadores se encuentran muchas especies de bacterias, hongos y protozoos. En ausencia de organismos degradadores, los ecosistemas tendrían un colapso en su estructura y funcionamiento ya que no habría manera de mantener la productividad primaria de los mismos; de hecho existe una relación lineal entre la productividad primaria neta (véase adelante) de los ecosistemas y la tasa de respiración de la biota del suelo, cuya biomasa se compone entre 80 y 90% de hongos y bacterias (Chapin III *et al.* 2002).

### 13.2.3 Relaciones entre grupos funcionales en redes tróficas

En todo ecosistema, acuático o terrestre, encontramos los cuatro grupos funcionales básicos (autótrofos, consumidores primarios, consumidores secundarios y degradadores). La energía y los materiales fluyen desde los autótrofos hasta los degradadores por medio de una red de interacciones bióticas y relaciones tróficas. La producción de biomasa en cada nivel trófico, la magnitud y velocidad con que fluyen la energía y los materiales por la red trófica, así como la complejidad de la red misma varían entre ecosistemas (véase adelante) pero, en general, la mayor proporción de energía y materiales se encuentra en el grupo de autótrofos y disminuye hacia los consumidores primarios, los consumidores secundarios y los degradadores (Saugier *et al.* 2001). Dado que los autótrofos capturan el carbono y la energía desde fuentes abióticas, se les denomina como el grupo funcional de *productores primarios*, mientras que a los organismos que se alimentan de productores primarios se les denomina *productores secundarios* (Chapin III *et al.* 2002).

La cantidad de carbono capturada por los autótrofos por medio de rutas quimiosintéticas y fotosintéticas (fitomasa) por unidad de área y unidad de tiempo se conoce como productividad primaria neta (PPN; Saugier *et al.* 2001). *Grosso modo*, se estima que la producción secundaria es una milésima parte de la PPN en cualquier ecosistema terrestre (Chapin III *et al.* 2002). Por ejemplo, entre diferentes bosques tropicales la PPN varía entre 1.7 y 21.7 toneladas de carbono por hectárea al año (Clark *et al.* 2001), mientras que la producción de biomasa de todos los animales no pasa de algunas centenas de kilos.

Así, en una selva de la Amazonia central se estimó que la biomasa vegetal en peso fresco fue de 940 toneladas por hectárea y la de la biomasa animal fue tan solo de 200 kilos (0.02% de la biomasa total), la mitad de la cual correspondió a la fauna del suelo (Fittkau y Klinge 1973). Este tipo de análisis no existe aún para los ecosistemas terrestres de México. En los ecosistemas marinos, sin embargo, la producción secundaria es notablemente mayor que en los ecosistemas terrestres, dado que la elevada producción primaria del fitoplancton es transferida con mayor eficiencia por el zooplancton y los carnívoros marinos (Townsend 2007).

El decaimiento de energía entre los grupos funcionales se debe a que la transferencia de esta entre un grupo y otro no es total debido a que los productores secundarios no son 100% eficientes (existen compuestos químicos y estructuras físicas en los autótrofos que los protegen de ser consumidos por microorganismos y animales) y hay factores que limitan la abundancia de las poblaciones de consumidores primarios. Parte de la energía se disipa como calor generado por la respiración de los organismos y parte de la biomasa de los productores primarios se incorpora a la materia orgánica del suelo sin ser consumida por heterótrofos. Esta materia orgánica entra al proceso de descomposición efectuado por los degradadores (véase antes). En el suelo y en ambientes acuáticos el grupo de degradadores conforma una compleja red de interacciones tróficas, tan compleja o más que aquella formada por los productores primarios y secundarios (Ruf y Beck 2005).

Existen algunos estudios en México que ilustran la complejidad de las relaciones entre grupos funcionales y el flujo de energía y la estructura trófica de ecosistemas acuáticos. En un análisis de la estructura trófica de un ecosistema marino del Golfo de California se definieron 29 grupos funcionales (entre diferentes grupos de productores primarios, productores secundarios y degradadores) con una PPN de 6 633 toneladas de biomasa por kilómetro cuadrado al año. De la energía contenida en esta producción, 52% circuló por la red trófica de consumidores, 20% se perdió por respiración, 16% se convirtió en detritos y 12% se removió por actividades de pesquería comercial (Morales-Zárate *et al.* 2005). El estudio sugiere que la pesca no ha afectado el balance energético del ecosistema ya que los controladores principales de este balance fueron la competencia y la depredación entre los componentes de la red trófica. Una situación contraria se encontró en un ecosistema bentónico marino del Golfo de California impactado por la cosecha de



camarones. En este ecosistema se definieron 27 grupos funcionales y una producción primaria neta de 4 000 toneladas de biomasa por kilómetro cuadrado al año; 52% de esta producción pasó a la red de consumidores, 40% se perdió por respiración y 8% se convirtió en detritos. En este caso, el ecosistema se encontró energéticamente balanceado (la producción primaria fue casi igual a la respiración, o bien la producción total del sistema fue similar al consumo), pero la cosecha de camarones ha reducido la complejidad de la red trófica y disminuido la producción del sistema (Arreguín-Sánchez *et al.* 2002).

La estructura y el flujo de energía en ecosistemas de lagunas costeras difieren de los observados en los ecosistemas marinos. Por ejemplo, para la laguna costera de Huizache-Caimanero, Sinaloa, se desarrolló un modelo de flujo de energía semejante a los anteriores, considerando 26 grupos funcionales de diferentes niveles tróficos. La mayor parte de la producción de las macrofitas se convirtió en detritos, mientras que la producción del fitoplancton pasó en su mayoría al zooplancton; a diferencia de los ecosistemas marinos antes mencionados, en los que la producción secundaria se basa en el consumo de autótrofos, en esta laguna, que es representativa de los estuarios tropicales encontrados en México, gran parte de la energía (alrededor de 50%) que mantiene a la red de consumidores provino de detritos, los cuales son también fundamentales para la producción pesquera (Zetina-Rejón *et al.* 2003). Otra diferencia entre estos ecosistemas es que mientras en el mar la energía fluye de manera importante entre los niveles tróficos superiores (consumidores), en la laguna costera fluye principalmente en los niveles tróficos inferiores (productores). Muchas de las especies de consumidores que habitan la laguna son formas juveniles transitorias que pasan una etapa de su desarrollo o se protegen de los depredadores en la laguna.

Finalmente, existe un estudio sobre la estructura trófica y el flujo de energía para un ecosistema de manglar en México (en la Península de Yucatán) que muestra una situación diferente (Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez 2001). En este caso se describieron 19 grupos funcionales que abarcan a los productores primarios y a tres niveles de consumidores secundarios (incluyendo nueve grupos funcionales de peces que difieren en su similitud trófica). Al ser un sistema abierto y conectado al mar, gran parte de la producción primaria neta (estimada en 156.5 toneladas por kilómetro cuadrado al año) sale del manglar a otros ecosistemas. Solo 4% de la producción primaria del manglar es consumido por los herbívoros y 7% de esta

producción se convierte en detritos que mantienen a una buena parte de los consumidores (67% de los detritos pasa al grupo de peces por medio de microcrustáceos bentónicos). En este sentido, el ecosistema de manglar es más semejante al de una laguna tropical que a un ecosistema marino. Dado que dentro de este manglar existe un bajo nivel de depredación natural sobre los peces, resulta altamente productivo.

Los estudios anteriores son de los pocos que existen sobre grupos funcionales y la estructura y dinámica de la red trófica en ecosistemas naturales de México. A la fecha no hay un estudio semejante para algún ecosistema de agua dulce (sin embargo, véase Zambrano *et al.* 2001 para el caso de un sistema de posa de crianza de peces) o terrestre del país.

### 13.3 GRUPOS FUNCIONALES EN ECOSISTEMAS TERRESTRES IMPORTANTES DE MÉXICO

Más allá de la propiedad trófica, las especies difieren en otras propiedades funcionales que tienen efectos importantes sobre la estructura y dinámica de las comunidades y los ecosistemas. La orografía de México es muy heterogénea y su territorio cubre ambientes tropicales, subtropicales, templados, áridos y desérticos. Por ello, existen gradientes amplios de temperatura desde las partes alpinas de los volcanes elevados hasta las zonas cálidas de las regiones tropicales de tierras bajas. Asimismo, hay fuertes contrastes en la disponibilidad de agua de lluvia entre las zonas desérticas y las regiones tropicales húmedas. Del mismo modo, la capacidad de retención de agua, el contenido y la cantidad de nutrientes y la textura del suelo, así como la topografía del terreno, varían ampliamente entre regiones geográficas. A lo largo de estos gradientes se segregan diferentes grupos de plantas y animales que contrastan en sus respuestas a diferentes regímenes de temperatura, de disponibilidad de agua y de condiciones fisicoquímicas del suelo.

Las plantas de diferentes áreas climáticas pueden agruparse por la forma en que enfrentan y responden a cambios en las condiciones ambientales locales (por ejemplo, a periodos de sequía, a heladas e inundaciones). A lo largo de la historia se han propuesto varios esquemas de clasificación de plantas en grupos (o tipos) funcionales, algunos de ellos revisados por Duckworth *et al.* (2000). Globalmente, las especies vegetales terrestres pueden distinguirse en grupos que contrastan en las dimensiones, la forma y el funcionamiento de sus raíces en



relación con la disponibilidad de agua de lluvia (Schenk y Jackson 2002). El prominente ecólogo inglés Philip Grime (1974) propuso un esquema de clasificación funcional de plantas, conocido como estrategias C-S-R, que se basa en considerar la habilidad de las plantas para: 1] competir con plantas vecinas por recursos (estrategia competitiva, C), 2] tolerar el estrés (estrategia de tolerancia al estrés S; el estrés es la limitación a la producción de biomasa impuesta por agentes externos, como la escasez o el exceso de energía solar, agua o nutrientes minerales), y 3] colonizar áreas abiertas (estrategia ruderal, R) producidas por disturbios (reducción de la biomasa vegetal por agentes naturales de origen abiótico o biótico). Así, en los ambientes tropicales húmedos (donde los recursos de luz y nutrientes del suelo son escasos) dominan plantas con una estrategia C; en los ambientes alpinos y desérticos (donde las temperaturas son extremas y la disponibilidad de agua escasa) dominan plantas con estrategia S, y las plantas que habitan sitios sujetos a disturbios recurrentes (quemadas, deslaves, apertura de brechas) presentan una estrategia R. Grime (2001) ha discutido a profundidad los detalles de la teoría C-R-S y las ventajas y limitaciones para explicar la diversidad funcional encontrada en el universo vegetal (y también animal).

También suele agruparse a las especies vegetales en un sistema de clasificación de grupos funcionales que toma en cuenta la posición (y exposición a factores ambientales favorables o adversos) que tienen las yemas de crecimiento de la planta, las cuales son fundamentales para la supervivencia, el desarrollo y la reproducción de las mismas. Este sistema, conocido como *espectro de formas de vida* de Raunkaier (1934), distingue seis grupos: 1] fanerofitas, plantas cuyas yemas están totalmente expuestas en ramas y tallos aéreos (por encima de 25 cm del suelo); 2] camaefitas, plantas cuyas yemas se encuentran cerca del nivel del suelo; 3] hemicriptofitas, plantas con yemas de crecimiento sobre el suelo; 4] criptofitas, plantas con yemas por debajo del suelo; 5] terofitas, plantas con yemas en las semillas que permanecen latentes en el suelo, y 6] epífitas, plantas que viven sobre otras plantas.

La frecuencia de especies de cada uno de estos grupos varía entre localidades con diferente régimen climatológico y tipo de suelo. En ambientes áridos predominan las terofitas, en ambientes fríos las criptofitas y en ambientes cálidos y húmedos las fanerofitas y epífitas. Aun dentro de una misma zona geográfica, la frecuencia de especie por grupo funcional varía como función de variables de suelo y regímenes de disturbio. Por ejemplo, en la región tropical estacionalmente seca de Nizanda, Oaxaca,

se encuentran juntas sabanas dominadas por plantas hemicriptofitas (que crecen en los sitios con un suelo somero y en los cuales los incendios son frecuentes) y bosques tropicales caducifolios dominados por fanerofitas (que crecen en los sitios con suelo más profundo y en los cuales no se presentan fuegos; Pérez-García y Meave 2004). Además, las plantas con diferentes formas de vida tienen vulnerabilidad distinta a disturbios; por ejemplo, la supervivencia de las especies vegetales a la ocurrencia de un fuego depende de su forma de vida (Chapman y Crow 1981).

Las diferentes formas de vida representan en el mundo vegetal soluciones distintas para capturar carbono y absorber agua y explotar nutrientes del suelo dependiendo de las circunstancias del ambiente imperante. La diversidad de formas de vida en un ecosistema dado, entonces, puede indicar las posibles alternativas para conservar/manejar funciones del ecosistema, como la de captura y almacenamiento de carbono y de agua (en el suelo y mantos freáticos) y la de retención de suelos. Este análisis, sin embargo, ha sido poco explorado en México y, en todo el país, aún carecemos de análisis globales, regionales y locales de los espectros de formas de vida vegetal que nos den la posibilidad de explorar este tipo de alternativas de manejo de los ecosistemas.

De igual manera, en los animales es posible diferenciar grupos funcionales considerando atributos morfológicos, fisiológicos, conductuales o de historia de vida que expresan formas contrastantes para enfrentar las condiciones físicas adversas de su ambiente o de explotar diferencialmente los recursos del mismo. Por ejemplo, en los bosques existen grupos de especies de insectos, anfibios, reptiles y mamíferos, que habitan principalmente el dosel del bosque (animales arborícolas), con estructuras particulares que les permiten explorar, alimentarse, anidar, descansar y transportarse entre troncos, ramas y ramillas. Otros desarrollan todas sus actividades sobre el suelo (animales terrestres), mientras que otro grupo habita por debajo del suelo (animales fosoriales). Aun dentro de un mismo tipo de animales, por ejemplo entre las aves, existen grupos básicamente terrestres con pobre habilidad para volar (el tinamú, el pavón, la chachalaca, el guajolote, la codorniz y el correcaminos) y que cosechan sus recursos al nivel del suelo; otros forrajean principalmente en el dosel del bosque, como muchas especies de pericos, tucanes, guacamayas y carpinteros, y otros más explotan sus recursos por encima del dosel gracias al vuelo libre (como las águilas y los halcones). Las especies de aves pueden mostrar una notable diversidad funcional

de acuerdo con sus estrategias de forrajeo. Por ejemplo, en el Desierto Chihuahuense, en Nuevo León, se clasificaron 48 especies de aves en siete grandes grupos funcionales y 12 subgrupos considerando diferentes estrategias de forrajeo (Contreras-Balderas *et al.* 2000). En la selva seca de Chamela, la comunidad de aves ha sido caracterizada en seis grupos funcionales (insectívoros, carnívoros –depredadores de vertebrados–, polinívoros, frugívoros, granívoros y omnívoros), predominando los insectívoros con 51% de las especies, casi el doble del grupo de herbívoros (26%; Jorge Schondube, com. pers.).

La presencia de este tipo de grupos funcionales y la frecuencia de especies que compone cada uno varía entre diferentes ecosistemas y con la definición de los grupos funcionales. En la siguiente sección se hace una somera revisión del conocimiento que se tiene para diferentes grupos funcionales en cuatro de los ecosistemas terrestres más importantes (por su extensión, biodiversidad y nivel de conocimiento ecológico) en México.

### 13.3.1 Grupos funcionales en ecosistemas áridos

En los ambientes desérticos o áridos cálidos (precipitación < 500 mm por año) de México existen grupos de plantas que difieren en sus respuestas a los periodos extensos de sequía. La dinámica de producción primaria en los ecosistemas áridos se ve afectada por la habilidad de diferentes grupos de plantas para sobrevivir a los periodos de sequía y usar eficientemente los escasos eventos de lluvia. Así, se ha encontrado una clara relación entre la producción primaria y la cantidad de lluvia, y entre la cantidad de nitrógeno reabsorbido por la vegetación y esta última (Pavón *et al.* 2005).

Un grupo conformado por plantas terofitas, básicamente plantas herbáceas anuales, responde a la sequía produciendo grandes cantidades de semillas que son dispersadas ampliamente y que pueden permanecer vivas en el suelo sin germinar durante los largos periodos en los que no llueve; estas semillas germinan tan pronto se presenta un evento importante de lluvia (Pake y Venable 1996). En el lapso de unos cuantos meses, las semillas germinadas se desarrollan en plantas maduras que florecen de manera sincrónica y que después de producir sus semillas mueren. Al caer las semillas al suelo comienza un nuevo ciclo de espera. Estos eventos de lluvia son poco frecuentes, erráticos y efímeros, y junto con otros factores, como el tipo de sustrato y la temperatura, determinan las fases de crecimiento y reproducción de estas

plantas (Rivas-Arancibia *et al.* 2006). Las plantas anuales, así como los pastos y los arbustos cuyo ritmo de crecimiento y reproducción también es marcado por la ocurrencia de la lluvia, proveen recursos alimenticios que son críticos para diferentes grupos de herbívoros (por ejemplo, granívoros, nectarívoros y polinívoros), lo que afecta la estructura y dinámica de las comunidades de animales invertebrados y vertebrados (Brown y Venable 1991; Desmond 2004; Camargo-Ricalde *et al.* 2005; Hernández *et al.* 2005).

Otro grupo de plantas, de hábito leñoso y arbustivo, poseen hojas muy reducidas (denominadas micrófilas), con frecuencia transformadas en espinas, que reducen la pérdida de agua por transpiración. Estos arbustos, predominantemente leguminosas en el caso de las zonas áridas de México, poseen con frecuencia raíces someras pero extensas (Schenk y Jackson 2002), lo cual puede facilitar la captura de agua durante las lluvias esporádicas. Existen también algunos arbustos y árboles como el mezquite (especies del género *Prosopis*, Mimosaceae), la gobernadora (*Larrea tridentata*, Zygophyllaceae) y el palo fierro (*Olneya tesota*, Fabaceae) que producen raíces robustas que se extienden a grandes profundidades en el suelo en búsqueda de agua del manto freático (C. Martorell com. pers.). Otro grupo resuelve el problema de escasez de agua almacenando este recurso vital en tejidos carnosos. Los magueyes, los nopales, los cactus columnares y las biznagas son ejemplo de esta forma funcional. En los magueyes, las hojas tienen esta función de almacenamiento, mientras que en los otros tres tipos de plantas carnosas son los tallos los que almacenan el agua. Muchas de estas especies suculentas reducen la pérdida de agua cerrando sus estomas durante el día y llevando a cabo la fijación de carbono durante la noche gracias a su metabolismo CAM (Martin *et al.* 1982). Las forma de roseta de las especies de las familias Agavaceae (géneros *Agave*, *Furcraea* y *Yucca*), Nolinaceae (*Nolina*, *Beaucarnea* y *Dasylyrion*), Bromeliaceae (*Hechtia*) y Crassulaceae (*Echeveria*, *Dudleya* y *Graptopetalum*) desempeñan un papel muy importante en la captura de agua de lluvia y neblina (Martorell y Ezcurra 2002).

En las zonas áridas existe una relación estrecha entre diferentes grupos funcionales que ejemplifica cómo la existencia de un ecosistema depende de la interdependencia entre diferentes grupos funcionales. Tal interdependencia determina que la desaparición de un grupo lleve a la pérdida de otros y a cambios importantes del ecosistema como un todo. Un grupo de especies arbustivas tiende a establecerse en áreas de suelo expuesto a la

radiación solar directa (Flores *et al.* 2004). Una vez que se desarrollan, estos arbustos crean bajo su cobertura condiciones de sombra y de mayor disponibilidad de agua, lo cual favorece la germinación, el establecimiento y la supervivencia en las etapas tempranas de desarrollo de otro grupo de plantas (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Flores *et al.* 2004; Martínez-Berdeja y Valverde 2008). Este fenómeno, llamado nodricismo, es fundamental en el mantenimiento de la mayoría de las especies de cactus (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Godínez-Álvarez *et al.* 1999, 2003). Aun la cobertura de arbustos y árboles puede ser fundamental para el mantenimiento de diferentes grupos funcionales de insectos, como se encontró en el Desierto Sonorense en la parte sur del estado de Sonora (Bestelmeyer y Schooley 1999). Algunas especies de arbustos (por ejemplo, *Acacia bilimekii*) son tolerantes a niveles altos de disturbio humano (Jiménez-Lobato y Valverde 2006), pero su completa remoción podría desencadenar la desaparición de especies de cactáceas y de hormigas. Por ejemplo, la dinámica de las poblaciones de la pequeña cactácea *Mammillaria pectinifera*, de densidad poblacional muy baja, es muy sensible a cambios en la tasa de reclutamiento de plántulas y los arbustos proveen parte de los micrositios que favorecen el establecimiento y sobrevivencia de ellas (Valverde y Zavala-Hurtado 2006). En este caso, bajo la nodriza disminuye notablemente la depredación que sufren las plántulas por parte de escarabajos (Peters *et al.* 2008). La mayoría de las especies de arbustos que funcionan como nodrizas son leguminosas (de los géneros *Acacia* y *Mimosa*). Las leguminosas, en general, tienden a formar en sus raíces nódulos que contienen bacterias que fijan nitrógeno en una forma que es accesible para las plantas. Es posible que además de proveer condiciones abióticas más apropiadas para el desarrollo de las cactáceas, los arbustos leguminosos también faciliten el desarrollo de las plantas suculentas aumentando la disponibilidad de nitrógeno, como ha sido demostrado para otros sistemas de nodricismo en ambientes mediterráneos (Gómez-Aparicio *et al.* 2004).

Las cactáceas, a su vez, proveen recursos alimenticios básicos para el mantenimiento de la fauna ecológicamente importante de las zonas áridas (Rico-Gray *et al.* 1998). Por ejemplo, en varias zonas áridas y semiáridas de México, murciélagos como *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana* y varias especies de aves dependen para su alimentación del polen, néctar o frutos provistos por especies de *Neobuxbaumia tetetzo*, *Stenocereus queretaroensis* y otras especies de cactáceas co-

lumnares (Valiente-Banuet *et al.* 1996; Pimienta-Barrios *et al.* 2004; Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005). A su vez, muchos de estos animales son polinizadores obligados de estas cactáceas (Valiente-Banuet *et al.* 1996, 1997; Ibarra-Cerdeña *et al.* 2005; Molina-Freaner *et al.* 2005). Por ejemplo, en Sonora, la producción de semillas del cacto *Stenocereus eruca* depende de la presencia de palomillas esfíngidas que son sus principales polinizadores (Clark-Tapia y Molina-Freaner 2005). En otros casos, sin embargo, las cactáceas pueden tener un abanico de opciones que aseguran la polinización cuando el polinizador principal está ausente o en baja disponibilidad, como se demostró (Valiente-Banuet *et al.* 1996) para *Marginatoce-reus marginatus* (Dar *et al.* 2006). En un grupo de especies de *Agave* se ha encontrado que estas muestran periodos desfasados de floración, con lo que se minimiza la competencia por polinizadores (Rocha *et al.* 2005). Las flores de los nopales (género *Opuntia*) y de los agaves proveen recursos alimenticios para especies de abejas y palomillas, y los frutos sirven de alimento a una amplia variedad de aves y mamíferos frugívoros dispersores de semillas (Silva-Montellano y Eguiarte 2003; Reyes-Agüero *et al.* 2006). Estudios en Tehuacán, Puebla, muestran la gran importancia de los animales frugívoros (aves y murciélagos) como agentes de dispersión de semillas de varias especies de cactáceas, ya que depositan las semillas bajo la cobertura de los arbustos nodriza (*e.g.* Godínez-Álvarez *et al.* 2002) y de esta manera la relación biológica entre las plantas suculentas, los arbustos nodrizas y los animales polinizadores y frugívoros permite en gran medida el mantenimiento de la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas áridos de México.

### 13.3.2 Grupos funcionales en bosques tropicales

#### Selvas estacionalmente secas

En ambientes tropicales de México, en regiones donde la lluvia tiene una marcada estacionalidad, con una época severa de sequía (precipitación mensual menor a 60 mm durante 4 a 6 meses del año) y la precipitación anual por año no pasa de 1 400 mm, se desarrollan bosques con plantas que enfrentan la sequía desprendiéndose completamente de sus hojas (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990; García-Oliva *et al.* 1991). Estos bosques son conocidos como selvas bajas caducifolias (*sensu* Miranda y Hernández-Xolocotzi 1963), bosques tropicales caducifolios (*sensu* Rzedowski 1978) o simplemente selvas secas.

La cobertura potencial histórica de la selva seca en el

territorio del país fue de 14% (Rzedowski 1978; Trejo y Dirzo 2002). Este ecosistema es sumamente importante por sus altos niveles de diversidad vegetal (Trejo y Dirzo 2002) y animal, ya que contiene entre 23 y 42% de los diferentes grupos de vertebrados terrestres en México (Ceballos y García 1995).

En las selvas secas dominan las fanerofitas, incluyendo árboles que no superan los 12 m de altura y formas arbustivas que dominan el sotobosque. Las plantas suculentas (sobre todo cactáceas) y las especies de lianas constituyen también una parte importante de la estructura de la selva seca (Gentry 1995). Los grupos de especies de arbustos y, sobre todo, de árboles aportan la mayor parte (92 a 94%) de la biomasa vegetal por arriba del suelo (69.7 a 318.8 toneladas por hectárea) y el resto lo aporta el grupo de lianas (6 a 8%, Jaramillo *et al.* 2003). Dada la extensión de la selva seca en México, estos grupos afectan de manera muy importante la función de almacenamiento de carbono de nuestro país. Se ha estimado que este acervo es de alrededor de 2 300 millones de toneladas de carbono (Jaramillo *et al.* 2003). Con las quemaduras asociadas a la deforestación y al cambio de uso de suelo, este acervo crítico se está reduciendo, liberando grandes cantidades de CO<sub>2</sub> a la atmósfera. Se estima que tan solo en el año de 1997 se liberaron 21 millones de toneladas de carbono producto de las quemaduras de selvas secas en México (Maser *et al.* 1997).

Un atributo funcional común a los diferentes grupos de plantas de las selvas secas es el comportamiento de tirar las hojas durante la larga época de sequía. Con esta conducta estas plantas evitan la pérdida de agua por transpiración. Existe un grupo muy reducido de especies heliófilas que no tiran las hojas en la época de sequía, como los arbustos *Jacquinia pungens* (que tira las hojas en la época de lluvias; Janzen 1970b) y *Coccoloba liebmanni*, las cuales son comunes en sitios perturbados. Con las primeras lluvias en el verano, la comunidad de plantas produce rápidamente hojas que funcionan ganando carbono durante un lapso menor a seis meses (Bullock y Solís-Magallanes 1990; Maass *et al.* 1995). La producción de hojas y ramas por unidad de superficie aumenta con la cantidad de lluvia que cae por año (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990) y la cantidad de agua disponible en el suelo parece ser un determinante de la riqueza de especies de árboles y de lianas que pueden encontrarse en una selva seca (Trejo y Dirzo 2002).

Además del hábito caducifolio, la disponibilidad estacional del recurso agua ha moldeado de manera importante otros atributos funcionales de las plantas en las

selvas secas (Murphy y Lugo 1986; Mooney *et al.* 1995). En Chamela, Jalisco, por ejemplo, varias especies arbóreas florecen hacia el final de la época de sequía (inicio del periodo de lluvia), entre junio y julio (Bullock y Solís-Magallanes 1990), quizá para maximizar la función de los polinizadores nectarívoros. Tal comportamiento sincrónico sugiere que estas plantas poseen mecanismos que les permiten almacenar los recursos y la energía obtenidos durante las épocas de lluvia de años anteriores (Bullock y Solís-Magallanes 1990). Así, la exclusión experimental de los insectos herbívoros que consumen las hojas del árbol *Ipomea wolcottiana* durante la época de lluvias aumentó en casi dos veces la producción de flores de este árbol durante la subsiguiente época de sequía, así como también el tamaño de las semillas (Parra-Tabla y Bullock 1998). En otras selvas secas de México y de Centroamérica se presenta otro grupo de especies de plantas leñosas que florecen en el periodo de sequía (Borchert *et al.* 2004), lo cual necesariamente indica este principio de almacenamiento de energía y recursos.

Con la llegada de la sequía, los diferentes grupos de plantas aportan grandes cantidades de necromasa que cae al piso del bosque en forma de hojas, tallos y ramas secas (material colectivamente llamado hojarasca). En Chamela se ha encontrado una producción de entre 43 y 56 toneladas de hojarasca por hectárea (Jaramillo *et al.* 2003) y entre 62 y 71% de esta producción cae durante la época de sequía (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990). Además, en un año dado, entre 12 y 18% de los árboles del bosque se encuentran muertos en pie (Jaramillo *et al.* 2003).

Varios grupos funcionales de animales saprófagos (incluyendo termitas, escarabajos, invertebrados del suelo) y organismos saprófitos (bacterias y hongos) afectan el ciclo de carbono y los nutrientes en el ecosistema de selva seca degradando la necromasa según el ritmo estacional de la lluvia (García-Oliva *et al.* 2003). Al inicio de la estación de lluvias, la actividad de degradación se acelera, favorecida por la acumulación de hojarasca y el cambio químico que esta materia sufre durante la época de sequía (por ejemplo, aumenta la concentración de celulosa), lo cual libera rápidamente nutrientes importantes para el crecimiento vegetal y animal. Como producto del crecimiento y de la actividad vegetal durante la época de lluvias, se reduce la cantidad de nutrientes y de carbono en el suelo, lo que conduce a una reducción en la abundancia y la actividad de los microorganismos saprófitos y a una disminución en las tasas de descomposición de la materia orgánica del suelo (García-Oliva *et al.* 2003). En Chamela se ha encontrado que la composición de espe-



cies del grupo de bacterias saprófitas del suelo es muy heterogénea espacialmente, ya que varía de manera notable en una escala de unos cuantos metros (Noguez *et al.* 2005). Finalmente, para la selva seca de Chamela se sabe que la infección de hongos micorrizógenos varía en intensidad con la estacionalidad de la lluvia, siendo mayor cuando las plantas están más activas en la época de lluvias, aunque el arbusto *Jacquinia pungens* tuvo su mayor infección de micorrizas en la época de sequía, cuando tiene hojas (Allen *et al.* 1998).

Diferentes grupos funcionales de animales responden de manera acoplada a la variación estacional de la lluvia y la vegetación. En Yucatán, por ejemplo, un grupo de especies de hormigas depende de manera crítica para su alimentación del néctar floral producido por las plantas que florecen durante la época de sequía (Rico-Gray 1989). A su vez, muchas especies de plantas dependen de la función de polinización de este grupo de nectarívoros, como ocurre con la orquídea *Schomburgkia tibicinis* (Rico-Gray y Thien 1989). Las hormigas *Camponotus planatus* cambian su dieta de néctar por una de insectos al llegar la época de lluvias, que es más rica en recursos alimenticios (Rico-Gray y Sternberg 1991), alterando su función de ser un posible polinizador a un depredador. En la selva seca de Chamela, los anuros (ranas y sapos) disminuyen notablemente en abundancia y diversidad durante la época de sequía debido a que muchas especies entran en estivación (recuadro 13.2). En contraste, los reptiles (lagartijas y serpientes) continúan activos durante la sequía (Irerer Suazo, com. pers.). Así, los reptiles forman un grupo de depredadores que actúa todo el año, mientras que los anuros constituyen un grupo de depredadores que actúa de manera intermitente, con mayor intensidad en la época de lluvias.

La disponibilidad de alimento para los herbívoros fluctúa estacionalmente pero la intensidad de la escasez de alimento durante el periodo de sequía puede depender de la ocurrencia de fenómenos climáticos globales como la Oscilación Térmica del Sur, El Niño, como ocurre para el venado cola blanca, *Odocoileus virginianus* (Mandujano 2006). Los mamíferos depredadores pueden cambiar sus preferencias alimenticias dependiendo de la disponibilidad estacional de recursos alimenticios. Así, en Chamela se ha registrado que los coyotes depredan principalmente ratones (por ejemplo, *Sigmodon mascotensis*) durante la época de sequía, cuando estos pequeños roedores son más abundantes, y depredan venados, insectos y frutos durante la época de lluvias, cuando los venados tienen a sus crías y los insectos y frutos abundan (Hidal-

go-Mihart *et al.* 2001). Estas conductas cambiantes en función de la estacionalidad de la lluvia son determinantes en el papel de los depredadores como reguladores de las poblaciones y comunidades de los animales presas.

En México (y en el mundo) se desconoce la existencia de grupos funcionales relacionados con las respuestas de las plantas de las selvas secas a las perturbaciones naturales y de origen humano. Bajo condiciones experimentales de invernadero, en Chamela se encontró que las especies arbóreas que habitan sitios perturbados producen semillas más pequeñas y plántulas que tienen mayor habilidad para capturar y usar fósforo del suelo que las especies que habitan en sitios de selva no perturbados (Huante *et al.* 1995b). En otro estudio experimental se encontró un amplio gradiente de variación en la velocidad de crecimiento de plántulas entre 37 especies arbóreas de Chamela (Huante *et al.* 1995a). En un extremo se encontraron especies con crecimiento muy rápido, como *Mimosa tenuiflora* (Mimosaceae), *Lagrezia monosperma* (Amaranthaceae) y *Tabebuia donnell-smithii* (Bignoniaceae). Las plántulas de este grupo de especies asignaron más biomasa a la formación de raíces cuando los nutrientes fueron escasos, mostraron una plasticidad amplia en respuesta a cambios en la disponibilidad de nutrientes, tuvieron una asociación débil o nula con micorrizas y demandaron altos niveles de luz y fósforo para crecer. En el otro extremo se encontraron especies con plántulas que tuvieron bajas tasas de crecimiento independientemente de la cantidad de nutrientes disponibles; entre éstas se encontraron *Trichilia trifolia* (Meliaceae), *Celaenodendron mexicanum* (Euphorbiaceae) y *Thevetia ovata* (Apocynaceae). Estas plántulas mostraron una inversión elevada de biomasa en raíces (aun cuando la disponibilidad de nutrientes fuese elevada), una plasticidad reducida en respuesta a cambios en la cantidad de los nutrientes disponibles y una tolerancia elevada a condiciones de sombra (Rincón y Huante 1993; Huante *et al.* 1995a). No se sabe con certeza si estos dos grupos funcionales extremos tienen un papel diferencial en los procesos de regeneración natural de la selva seca. En un estudio realizado en selvas secas secundarias de la Península de Yucatán, sin embargo, se encontró evidencia de que las especies arbóreas que son fuertes demandantes de luz y de fósforo son buenas colonizadoras de ambientes perturbados por actividades agrícolas (Ceccon *et al.* 2003).

En las selvas secas es el agua y no la luz el recurso más limitante para el crecimiento de las plantas. Existe evidencia de la existencia de grupos de especies arbóreas

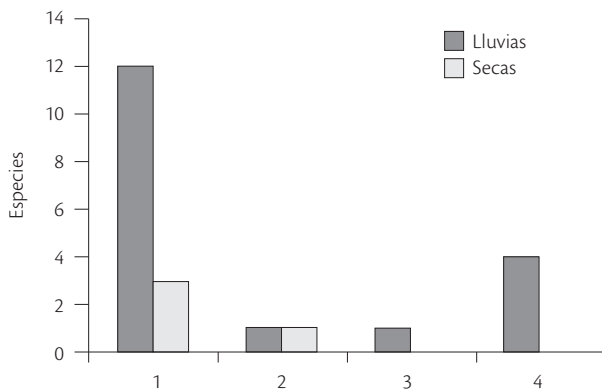
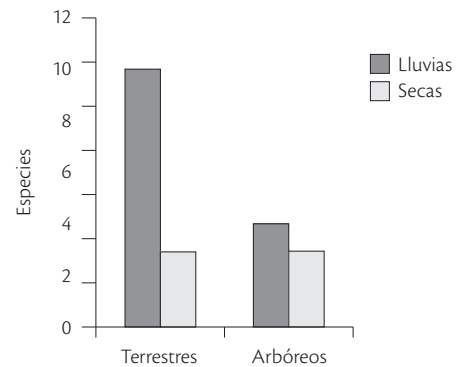
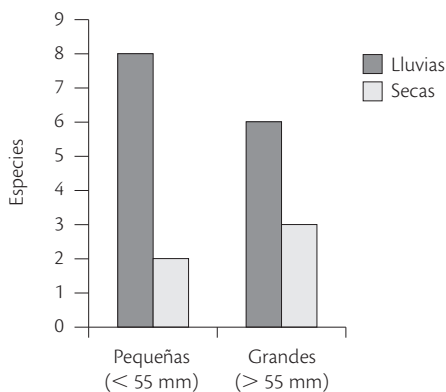


**RECUADRO 13.2** PATRONES ESTACIONALES DE ANFIBIOS EN SELVAS ESTACIONALMENTE SECAS

Ileri Suazo Ortuño

En las selvas bajas caducifolias, la estacionalidad climática ha moldeado la historia de vida de diferentes grupos de vertebrados depredadores. Por ejemplo, en los depredadores ectotermos (de “sangre fría”) como los anfibios, la puesta de una sola nidada es característica en estos ecosistemas estacionales. La actividad reproductiva de los anuros se encuentra estrechamente asociada con la temporada de lluvias, en gran medida debido a la rareza o inexistencia de sitios de oviposición durante la época de sequía. Generalmente, los anfibios evaden la sequía mediante la hibernación o estivación de los adultos. Mecanismos como la reproducción sincrónica, el desarrollo rápido de larvas y las adaptaciones que permiten conservar los fluidos del cuerpo son frecuentes en los anuros tropicales que viven bajo una

fuerte estacionalidad climática. En la selva seca de Chamela, Jalisco, durante la época de estiaje desaparecen las especies de anfibios que depositan sus huevos sobre sitios húmedos del suelo y que tienen un desarrollo embrionario directo (Fig. 1a). Durante la sequía ocurre una drástica disminución de especies con hábito terrestre, mientras que aquellas con hábito arbóreo son más constantes a lo largo del año (Fig. 1b). Además, las especies con tamaños corporales pequeños tienden a desaparecer durante la sequía (Fig. 1c), por lo que predominan en esa época las especies de anuros grandes (género *Buffo*). Las especies de tamaño pequeño tienen una superficie de transpiración relativamente mayor en relación con su peso que las especies de tamaño grande, lo cual puede resultar fatal si se exponen a periodos prolongados de sequía.

**a) Modo reproductivo****b) Hábitos****c) Tamaño del cuerpo**

**Figura 1** Grupos funcionales de especies de anfibios en Chamela, Jalisco, durante la temporada de lluvias y secas. **(a)** Modos reproductivos: 1] cigotos puestos directamente en los cuerpos de agua, con larvas de vida acuática de nado libre; 2] cigotos depositados sobre el agua, suspendidos en la vegetación que rodea los cuerpos de agua, y larva acuática de nado libre; 3] cigotos depositados en nidos de espuma en el agua o cerca del agua, con larva de nado libre, y 4] cigotos depositados en el suelo húmedo, con desarrollo embrionario directo; **(b)** hábitos, y **(c)** tamaño del cuerpo.

que responden de manera diferencial a los gradientes de disponibilidad de agua en el suelo. En Chamela se encontró un grupo de especies que tienen su mayor abundancia y biomasa en los sitios con menor disponibilidad de agua en el suelo (crestas de los lomeríos). Este grupo de especies *tolerantes a la sequía* fue reemplazado por otro grupo de especies *demandantes de agua* en los sitios con mayor disponibilidad de agua (zonas aluviales), donde estas últimas tuvieron su mayor abundancia y biomasa (Balvanera y Aguirre 2006). Un estudio experimental realizado con 12 especies arbóreas de Chamela encontró que las plántulas de las especies de hábitats más secos producen plántulas que se caracterizan porque invierten más biomasa en la formación de raíces, tienen menor área foliar por gramo, producen raíces más gruesas y tienen menor plasticidad fenotípica que las plántulas de las especies de hábitats más húmedos (Pineda 2007). La sustitución de grupos funcionales a lo largo de gradientes ambientales contribuye al elevado recambio espacial de especies, que es una característica estructural de las selvas secas de México (Trejo y Dirzo 2002; Balvanera y Aguirre 2006).

La formación de rebrotes es un mecanismo de regeneración importante de muchas especies leñosas de la selva seca, tanto en campos agrícolas recién abandonados (Miller y Kauffman 1998a, 1998b) como en selvas secundarias y maduras (Rico-Gray y García-Franco 1992; Ceccon *et al.* 2002). El rebrote es una respuesta funcional a eventos de sequía o a disturbios como el fuego y el ramoneo (Miller 1999a). La propiedad de rebrotar debe ser estudiada a profundidad ya que puede tener mucha utilidad en acciones de restauración, reforestación o aprovechamiento de productos forestales no maderables (Viera y Scariot 2006). Estudios en marcha en Chamela han encontrado que en los sitios perturbados por actividades pecuarias (praderas ganaderas abandonadas) la abundancia y diversidad de murciélagos dispersores de semillas es muy baja (Katheryn Stoner, com. pers.). En tales situaciones, se puede esperar que la regeneración por rebrote tenga un papel importante en el proceso de sucesión ecológica de la selva seca, como ya se encontró en milpas abandonadas de Yucatán (Illsley-Granich 1984).

El banco de semillas parece ser un atributo regenerativo (y una respuesta funcional a los eventos de disturbio) más importante para el grupo de plantas herbáceas que para el de plantas leñosas. En una selva no perturbada de Chamela, la proporción de semillas viables de árboles en el suelo fue de tan solo 2%, el de lianas fue de 10%, el de arbustos 12% y el de plantas herbáceas 66% (Miller

1999b). En Chamela y en Tixcacaltuyub, Yucatán, cuando la selva es talada y quemada para establecer praderas ganaderas, las semillas de árboles desaparecen y el banco de semillas se compone casi exclusivamente de plantas herbáceas exóticas (Rico-Gray y García-Franco 1992; Miller 1999b). Después de tres años de sucesión, diferentes grupos de árboles y arbustos se establecen en las praderas abandonadas (Magaña-Rodríguez 2005), lo que muestra que la dispersión de semillas y los rebrotes desempeñan un papel importante para la regeneración de estos grupos de plantas leñosas en los campos agropecuarios abandonados. En particular, un grupo de arbustos leguminosos (principalmente de los géneros *Mimosa* y *Acacia*), que se asocian a las bacterias fijadoras de nitrógeno, son importantes como especies pioneras en la sucesión ecológica de los campos agropecuarios abandonados (Miller y Kauffman 1998a, 1998b). Aunque se piensa que estos arbustos disminuyen la velocidad de la sucesión en estos campos (Burgos y Maass 2004), estudios recientes han encontrado varias evidencias que indican que estas especies colonizadoras son, por el contrario, facilitadoras de la sucesión (Chazdon *et al.* 2008a). Por ejemplo, bajo la cobertura de estos arbustos se desarrolla una abundante y diversa comunidad de especies arbóreas del bosque maduro, las cuales con el tiempo reemplazan a las especies de *Mimosa* y *Acacia* (Romero-Duque *et al.* 2007). Queda por averiguar los mecanismos que determinan esta sustitución de especies.

### Selvas húmedas

En las regiones tropicales donde el agua de lluvia es abundante a lo largo del año (precipitación promedio anual mayor a los 2 000 mm) y las temperaturas son cálidas (promedio de temperatura mensual anual mayor a 21 °C), las plantas conservan follaje verde de manera permanente. Las angiospermas arbóreas (y las fanerofitas en general) constituyen la estructura vegetal principal de los bosques tropicales perennifolios de tierras bajas (*sensu* Rzedowski 1978), de las selvas altas perennifolias (*sensu* Miranda y Hernández-Xolocotzi 1963) o simplemente de las selvas húmedas. Comparando una misma unidad de terreno, estos bosques representan los ecosistemas terrestres más ricos en especies de plantas y animales en el país y en el mundo (Martínez-Ramos 1994). Históricamente, las selvas húmedas cubrieron más de 15% del territorio del país (Rzedowski 1978). El conocimiento que se tiene sobre la ecología de diferentes grupos funcionales de selvas húmedas de México es amplio y profundo,

en gran medida gracias a los estudios realizados en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, y en la región de la Selva Lacandona, Chiapas (González-Soriano *et al.* 1997; Martínez-Ramos 2006).

Las selvas húmedas se caracterizan por una elevada variedad de palmas y árboles que maduran a diferentes alturas, los más grandes superan los 30 m. Sobre estos árboles se desarrolla una rica diversidad de plantas trepadoras (herbáceas y leñosas, estas últimas conocidas como lianas o bejucos), epífitas (helechos, bromelias y orquídeas), musgos y líquenes. La superposición de hojas, ramas y tallos de estas formas vegetales forma un dosel cerrado que limita y filtra la energía solar hacia el interior del bosque. A nivel del suelo llega menos de 5% de la cantidad de luz que incide sobre la parte superior del dosel forestal, lo que limita fuertemente el crecimiento de la vegetación cerca del piso del bosque (Martínez-Ramos 1985). En las selvas húmedas, la baja disponibilidad del recurso lumínico, y no la del recurso agua, es el factor más importante en la evolución de los atributos funcionales de las plantas y, con ello, los de la comunidad animal y del ecosistema como un todo.

A lo largo del gradiente vertical de luz podemos encontrar grupos de plantas que completan su ciclo de vida en diferentes zonas lumínicas. Cerca del suelo se desenvuelven plantas herbáceas y algunas especies de arbustos, palmas y árboles de talla pequeña (menores a 15 m de altura) que completan todo su ciclo de vida bajo condiciones de sombra. Estas plantas conforman el grupo llamado *plantas del sotobosque o tolerantes a la sombra* (Martínez-Ramos 1985) y se caracterizan por poseer tasas lentas de respiración y ganancias positivas de carbono bajo niveles reducidos de disponibilidad de energía lumínica (Bazzaz y Pickett 1980). En general, las hojas de las plantas tolerantes a la sombra tienden a ser delgadas (Wright *et al.* 2007), es decir, poseen valores altos de área foliar específica (relación entre área y peso foliar), lo que facilita la llegada de luz al parénquima fotosintético. A su vez, la mayoría de los árboles del sotobosque despliegan copas que son amplias en relación con su altura, lo cual favorece la intercepción de luz y en consecuencia a su vigor. Por ejemplo, en la selva de Los Tuxtlas se encontró que la sobrevivencia o crecimiento en altura de los ejemplares jóvenes de los árboles tolerantes a la sombra *Trophis mexicana* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Moraceae) aumenta con la amplitud de la copa (Sterck *et al.* 2003).

En el otro extremo se encuentran árboles, lianas y plantas epífitas (orquídeas, bromelias y aráceas) cuyo follaje se expone en la parte más alta del bosque a la radia-

ción solar directa. Estas plantas conforman el grupo de plantas del dosel. Sus tasas respiratorias y de fotosíntesis son, en promedio, entre dos y tres veces mayores que aquellas presentes en las plantas del sotobosque (Bazzaz y Pickett 1980). Las hojas de las plantas del dosel tienden a ser gruesas (Wright *et al.* 2007), lo que permite que la luz interceptada pase a través de varias capas de parénquima fotosintético y se reduzca el área de transpiración. Las plantas epífitas (orquídeas y bromelias) que exponen sus tejidos a la luz solar directa durante prolongados periodos del día viven en un ambiente de relativa aridez. Al igual que las especies de cactáceas de las regiones áridas (véase apartado anterior), estas epífitas poseen la función fotosintética tipo CAM que permite capturar carbono durante la noche y cerrar los estomas durante el día, evitando pérdidas fuertes de agua por transpiración (Fu y Hew 1982). Aun árboles epífitos como los del género *Clusia* (Tinoco Ojanguren y Vázquez-Yanes 1983; Ting *et al.* 1985; Franco *et al.* 1994) tienen un funcionamiento CAM.

Los diferentes grupos de plantas, que contrastan en sus formas de crecimiento y en sus atributos de historias de vida, desempeñan papeles diferentes en la estructura y el funcionamiento de la selva húmeda. Las epífitas, las cuales llegan a constituir hasta un tercio de las especies y la mitad del total de plantas vasculares de una selva húmeda (Gentry y Dodson 1987), proveen recursos importantes (sitios de protección, de anidamiento y fuentes de alimentación) a animales herbívoros y carnívoros (insectos y algunas especies de vertebrados), y con ello afectan la estructura de estas comunidades bióticas. Por ejemplo, en una plantación de café de Coatepec, Veracruz, se encontró que la remoción de epífitas disminuyó la abundancia y diversidad de especies de aves (Cruz-Angón y Greenberg 2005). Las lianas forman un grupo abundante y diverso de plantas en las selvas húmedas de México (Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos 2002); es el tercer grupo, después de los árboles y las epífitas, con el mayor número de especies en las selvas húmedas y diferentes linajes taxonómicos han adoptado esta forma de crecimiento, destacándose aquellos de las familias Vitaceae, Hippocrateaceae, Bignoniaceae, Leguminosae, Acanthaceae (Putz 1984; Gentry y Dodson 1987). Aunque es un grupo funcional que se caracteriza básicamente por depender de otras plantas para su sostén mecánico, exhiben gran diversidad en otros atributos funcionales. Por ejemplo, existen cuatro tipos generales de lianas de acuerdo con las estructuras morfológicas (zarcillos, espinas, ramas o tallos flexibles que se enredan) que usan

para trepar (Putz 1984; Pérez-Salicrup *et al.* 2001). Además, aunque una elevada proporción de las especies de lianas producen semillas que se dispersan con el viento (más de 42% de las especies), mecanismo que es compartido con varias especies arbóreas del dosel alto que exponen sus frutos al viento, existe un grupo de lianas que producen semillas que son dispersadas por animales frugívoros (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991).

Las lianas afectan el desempeño de las especies arbóreas y por lo tanto la estructura general del bosque. Algunos estudios han mostrado que la sombra producida por el espeso follaje de las lianas reduce el crecimiento de las plántulas de los árboles (Pérez-Salicrup 2001). También se ha encontrado que las lianas reducen la disponibilidad de agua para los árboles adultos (Pérez-Salicrup 2001). Además, estas crecen agregadas sobre algunos árboles y pueden alcanzar varias centenas de metros de longitud, entrelazando varios árboles; esta red de lianas provoca un mayor riesgo de caída para aquellos árboles que las cargan, y a su vez que cuando un árbol cae otros sean arrastrados, lo que ocasiona grandes claros en el dosel forestal (Pérez-Salicrup *et al.* 2001). Estos claros grandes tienen un papel muy importante en la dinámica de regeneración de las selvas húmedas (véase más adelante). Por otro lado, se ha encontrado que las lianas aportan más recursos a la fauna que se alimenta de néctar que otras formas de vida vegetal de la selva húmeda (Schuppe y Feener 1991).

Otro grupo funcional importante es el de las palmas. Algunas al madurar pueden alcanzar menos de un metro de altura, pero otras se desarrollan hasta el dosel superior de la selva. Ciertas especies de palmas del sotobosque pueden alcanzar densidades poblacionales muy elevadas (Piñero *et al.* 1984) y con ello interferir en la disponibilidad de recursos importantes para el desarrollo de las plantas con otras formas de crecimiento (Álvarez-Sánchez y Guevara 1999). Por ejemplo, en Los Tuxtlas, Veracruz, las copas de la palma *Astrocaryum mexicanum* interceptan una gran cantidad de hojarasca que cae del dosel forestal, entre 4.4 y 27.1 toneladas por hectárea al año, que es una cantidad equivalente a 0.5 a 2.4 veces la producción anual de hojarasca estimada para esta selva; ello afecta los flujos de nutrientes de todo el ecosistema (Álvarez-Sánchez y Guevara 1999). La densidad de copas de las poblaciones de *A. mexicanum* es elevada y tiende a formar un estrato bien definido entre 3 y 8 m sobre el nivel del suelo (Popma y Bongers 1988); este estrato puede interferir la luz para las semillas que caen del dosel, lo que afecta el reclutamiento de plántulas de especies

arbóreas (Dyer 1990). Se ha encontrado una relación negativa entre la densidad de individuos jóvenes de especies arbóreas y la de palmas de *A. mexicanum*, lo cual sugiere un efecto inhibitorio de las palmas sobre la regeneración de la comunidad de árboles (Piñero *et al.* 1986). En los claros naturales de la selva, la densidad de árboles demandantes de luz y de rápido crecimiento es significativamente menor en los sitios con más palmas (Martínez-Ramos, datos no publicados). Por otro lado, las palmas producen frutos o semillas que son alimento para una amplia variedad de animales invertebrados y vertebrados (frugívoros y granívoros), de modo que se les ha llegado a considerar como un recurso clave para la vida animal en las selvas húmedas (Terborgh 1986). Así, las palmas representan un grupo funcional con efectos muy importantes para la estructura, funcionamiento y flujos energéticos de las selvas húmedas de México, donde especies de los géneros *Astrocaryum*, *Acrocomia*, *Chamaedorea*, *Bactris* y *Scheelea*, entre otros, son abundantes. Por otro lado, muchas especies de palmas del sotobosque tienen un valor comercial importante debido a su gran belleza ornamental. Este es el caso particular de las pequeñas palmas del género *Chamaedorea*, conocidas en México como palmas xate o camedor, de las cuales existen más de 40 especies en las regiones tropicales de México (Hodel 1992).

El grupo de plantas herbáceas del sotobosque es el componente menos diverso de las selvas húmedas de México y está dominado por especies de varias familias, entre las que destacan Araceae, Zingiberaceae, Maranthaceae, Musaceae y Acanthaceae (Calvo-Irabién 1997; Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Dentro de este grupo pueden diferenciarse subgrupos que difieren en su afinidad con diferentes hábitats que son resultado de la dinámica de formación de claros (Dirzo *et al.* 1992). Las especies herbáceas producen flores y estructuras reproductivas que mantienen a una comunidad importante de herbívoros vertebrados e invertebrados florívoros, polinizadores y dispersores de semillas. Por ejemplo, en la selva de Los Tuxtlas, las flores de la planta herbácea *Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae) mantienen a una variada comunidad de insectos (coleópteros, dípteros y hormigas) que consumen más de 40% de las flores y hasta 80% de los frutos producidos por planta (Calvo-Irabién e Islas-Luna 1999). En la misma selva, la herbácea *Calathea ovoidensis* (Marantaceae) mantiene una estrecha relación mutualista con hormigas que dispersan sus semillas (Horvitz y Beattie 1980; Horvitz y Schemske 1986) y favorecen el reclutamiento de sus plántulas (Horvitz y Schemske

1994). Las herbáceas del sotobosque como un todo pueden afectar a la comunidad de especies de formas arbóreas. En Los Tuxtlas se llevó a cabo un experimento: bajo la cobertura de estas plantas las semillas son menos aparentes para los animales granívoros, lo que favorece el reclutamiento y el mantenimiento de la diversidad de especies en la comunidad de plántulas de especies arbóreas (Martínez-Ramos 1991).

Los árboles son el principal sostén funcional y estructural de todo el ecosistema. Aportan una gran cantidad y variedad de recursos alimenticios en la forma de estructuras florales, frutos, follaje, cortezas, raíces, renuevos y gomas que son consumidos por una amplia variedad de microorganismos y animales invertebrados y vertebrados. Este gran grupo funcional determina a una comunidad biótica muy dinámica, afectada por la actividad de diferentes agentes de perturbación natural. De manera recurrente, la acción de lluvias, vientos, huracanes, descargas eléctricas, deslaves y el ataque de animales y enfermedades (que debilitan las raíces y troncos) provocan la caída de ramas y árboles que abren claros en el dosel del bosque. En los claros aumenta la energía solar, lo que acelera el crecimiento de las plantas (Martínez-Ramos 1985). Diferentes grupos de especies de árboles responden de manera distinta a esta dinámica natural de disturbio (Denslow 1987).

Por un lado, existe un grupo de árboles cuyo ciclo de vida se encuentra completamente acoplado a la ocurrencia de claros en el dosel forestal. Estas especies solo pueden establecerse, desarrollarse y reproducirse en los claros, y mueren bajo la sombra. A este grupo se le conoce como el de árboles pioneros, que se caracterizan por tener semillas ortodoxas (capaces de mantenerse vivas aun perdiendo la humedad; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993), una rápida maduración y copiosa producción de semillas pequeñas ( $< 0.1$  cm de largo). Una amplia diseminación de las semillas permite a las especies pioneras la colonización de claros nuevos (Martínez-Ramos *et al.* 1989). Las semillas tienen la capacidad de permanecer latentes en el suelo formando un banco (Quintana-Ascencio *et al.* 1996). Este banco de semillas se recambia de manera dinámica ya que sufre fuertes pérdidas por depredación, pero se renueva con una cantidad abundante de semillas nuevas que llegan por dispersión (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1990). Aves, murciélagos y otros mamíferos son importantes dispersores de las semillas de las especies de árboles pioneros (Estrada *et al.* 1984; Medellín y Gaona 1999), aunque algunas dispersan sus semillas gracias al viento (Martínez-Ramos 1985;

Ibarra-Manríquez *et al.* 1991). Las plántulas inician su desarrollo por medio de cotiledones (estructuras de la semilla) que funcionan como órganos fotosintéticos (Ibarra-Manríquez *et al.* 2001), produciendo raíces con una amplia superficie de captura de agua y nutrientes del suelo por unidad de tejido foliar (Ricaño-Rocha 2007) y manteniendo un área foliar grande en relación con su biomasa total (Popma y Bongers 1988). Los árboles juveniles de diferentes especies pioneras pueden obtener una misma área foliar mediante diferentes arreglos del número y tamaño de las hojas; orientan sus copas de manera tal que maximizan la captura de luz difusa y no la luz directa de los claros (Ackerly y Bazzaz 1995), tal vez evitando con ello una excesiva evapotranspiración.

Por medio de tasas de fotosíntesis muy rápidas, en promedio seis veces mayores que aquellas de las plantas del sotobosque y más de dos veces las de los árboles del dosel de crecimiento lento (Bazzaz y Pickett 1980), las especies pioneras crecen aceleradamente, algunas con velocidades de 3 m de altura por año, alcanzando 30 m en menos de 10 años (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992). El elevado gasto energético empleado en crecer y reproducirse reduce la energía dedicada al mantenimiento de los tejidos y a la defensa contra enemigos naturales. Por ello, las especies pioneras sufren grados elevados de herbivoría y mortalidad; como resultado, la longevidad es corta, de modo que contadas especies sobrepasan los 50 años (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1998). En las selvas húmedas cerca de 15% de las especies arbóreas son pioneras y provienen de familias taxonómicas poco emparentadas, como Cecropiaceae, Leguminosae, Melastomataceae, Malvaceae, Piperaceae, Tiliaceae y Ulmaceae (Martínez-Ramos 1985).

Con el tiempo, los árboles pioneros son sustituidos en los claros por un grupo diverso de especies arbóreas que se desarrollan bajo la sombra de las especies colonizadoras; son denominadas especies persistentes o no pioneras. Estas producen semillas grandes ( $> 0.5$  cm de largo) que son recalcitrantes, es decir, semillas que requieren mantener niveles altos de agua para conservarse vivas (Martínez-Ramos *et al.* 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). El tamaño grande de estas semillas limita la distancia a la que pueden dispersarse. La dispersión de las semillas, sin embargo, es crucial para la supervivencia de los árboles persistentes, ya que diferentes grupos de depredadores (incluyendo patógenos, así como animales invertebrados y vertebrados) actúan con mayor intensidad bajo la copa de la planta madre, donde cae la mayor parte de las semillas producidas (Dirzo y Domínguez



1986). En las selvas húmedas de México, la mayoría de las especies persistentes producen frutos carnosos (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991, 1997) que son consumidos por diferentes grupos de mamíferos frugívoros (por ejemplo, monos y murciélagos) y de aves frugívoras. Estos animales dispersan las semillas de muchas especies persistentes (Estrada y Coates-Estrada 1984, 1986a, 1991; Coates-Estrada y Estrada 1988). En el suelo, otros grupos de animales pueden dispersar secundariamente estas semillas, favoreciendo con ello el surgimiento de las plántulas, como es el caso de los escarabajos peloteros (Estrada y Coates-Estrada 1991; Avendaño-Mendoza *et al.* 2005) y algunos roedores (Jansen *et al.* 2004).

Las especies persistentes invierten más energía en el mantenimiento y la defensa de los tejidos vegetativos que en el crecimiento y la reproducción (Dirzo 1984). Por ello presentan, en promedio, menores daños por herbívoros y patógenos que los árboles pioneros (De la Cruz y Dirzo 1987; García-Guzmán y Dirzo 2001). Dado que las hojas jóvenes de los árboles no pioneros poseen menor concentración de compuestos secundarios y menor nivel de lignina, los herbívoros tienden a consumir hojas jóvenes más que maduras, como se ha documentado para los monos aulladores (*Alouatta palliata*) y las hormigas arrieras (*Atta cephalotes*) en la selva de Los Tuxtlas (Estrada y Coates-Estrada 1986b).

La mayoría de las especies persistentes producen plántulas con cotiledones que funcionan como órganos para almacenar recursos maternos (carbohidratos, lípidos, nutrientes) y que usan como fuente de alimento durante sus etapas iniciales de vida (Paz *et al.* 1999, 2005; Ibarra-Manríquez *et al.* 2001; Paz y Martínez-Ramos 2003; Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2004). Bajo la sombra estas plántulas se mantienen empleando de manera muy eficiente la escasa energía lumínica (Popma y Bongers 1988) y formando una superficie total de raíces que es relativamente reducida en comparación con su área foliar total (lo que sugiere que estas plántulas buscan más los recursos lumínicos que los nutrientes o el agua del suelo; Ricaño-Rocha 2007).

Muchas especies persistentes, sobre todo aquellas que alcanzan el dosel más alto del bosque, se agrupan en poblaciones de plántulas y formas juveniles que permanecen renovándose bajo la sombra. La apertura de los claros del dosel permite crecer a estos árboles hasta las tallas adultas (Martínez-Ramos 1985; Bongers *et al.* 1988; Popma y Bongers 1988). Los formas juveniles de estos árboles poseen típicamente copas estrechas y alargadas que crecen hacia los haces de luz, ganando una posición que

puede ser ventajosa al abrirse un claro. Además, en Los Tuxtlas se ha documentado que los árboles persistentes que alcanzan grandes alturas (más de 25 m), exponiendo sus copas directamente a la luz solar, presentan mayor plasticidad en atributos morfofuncionales de las hojas (área foliar específica, masa foliar, contenido de agua, entre otros) que los árboles persistentes de talla pequeña que crecen en el sotobosque. Tal plasticidad muestra la capacidad de los árboles grandes para ajustarse a los diferentes ambientes lumínicos que experimentan a lo largo de su ontogenia (Yáñez-Espinosa *et al.* 2003; Martínez-Garza y Howe 2005). Las especies persistentes son las más comunes en las selvas húmedas y varían en su tamaño máximo (unas alcanzan algunos metros de altura y otras hasta 80), tasa de crecimiento y longevidad; algunas viven poco más de cien años pero otras más de mil (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1998).

Con el establecimiento en el dosel alto del bosque de los árboles persistentes se cierra un ciclo de renovación que se reinicia cuando alguno de estos árboles se rompe o cae. Se ha estimado que un ciclo de renovación (tiempo que transcurre entre la formación de dos claros en un mismo sitio del bosque) dura entre 50 y 400 años (Martínez-Ramos *et al.* 1988), dependiendo de aspectos como la topografía, el tipo de suelo, la composición florística del bosque o el régimen climatológico (Clark 1990). Los grupos funcionales de árboles que han evolucionado con la dinámica natural de claros tienen un papel muy importante en el proceso conocido como sucesión secundaria (reemplazamiento temporal de especies que comienza en un sitio perturbado donde existen remanentes de la biota original; Begon *et al.* 1986). En las selvas húmedas el disturbio más frecuente es la caída natural de árboles, pero bajo la influencia humana los disturbios más importantes son la deforestación y el cambio de uso del suelo (generalmente dirigido hacia fines agropecuarios), los cuales son de mayor magnitud, extensión y frecuencia que los disturbios naturales (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). El estudio del papel desempeñado por diferentes grupos funcionales de plantas y animales en la sucesión secundaria en campos agropecuarios abandonados es uno de los temas ecológicos mejor estudiados en México (véase, por ejemplo, Gómez-Pompa *et al.* 1972, 1976; Gómez-Pompa y del Amo 1985; Guevara *et al.* 1992; Guevara y Laborde 1993; Medellín y Gaona 1999; Galindo-González *et al.* 2000; Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

Recientemente se ha establecido en nuestro país una nueva corriente de estudio que trata de entender la diná-

mica y los mecanismos ecológicos que guían el proceso de la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados, empleando parcelas permanentes de observación a largo plazo (Van Breugel *et al.* 2006; Chazdon *et al.* 2007; Van Breugel *et al.* 2007). Asimismo, se están explorando atributos funcionales de árboles pioneros y persistentes que pueden ser indicativos del potencial de estos árboles para ser usados como material biológico útil para la restauración ecológica (Holl y Kappelle 1999; Martínez-Garza y Howe 2003). Por ejemplo, en Los Tuxtlas se ha encontrado que las plántulas de especies persistentes con amplia plasticidad (en atributos funcionales como el área foliar específica) tienen mayor supervivencia y crecimiento que las plántulas de especies con baja plasticidad al ser transplantadas en pastizales ganaderos abandonados (Martínez-Garza *et al.* 2005). La remoción de los pastos en las praderas ganaderas abandonadas puede promover la regeneración de especies pioneras (Benítez-Malvido *et al.* 2001) y aumentar la abundancia, la diversidad de especies y la variedad de formas de crecimiento de las plantas presentes en las comunidades regenerativas (Benítez-Malvido 2006).

En las selvas húmedas de México, más de 97% de los acervos de carbono se encuentran en los tallos, ramas, hojas y estructuras reproductivas de los árboles (Hughes *et al.* 2000). En una selva mediana (con una altura promedio del dosel forestal de 18 m) que crece sobre suelos arenosos y de lutitas, pobres en nutrientes, de la región de Chajul, se estimó que los árboles vivos (exceptuando raíces) con más de 10 cm de diámetro a la altura del pecho mantienen un acervo de carbono de 95 toneladas por hectárea (Balvanera *et al.* 2005). En la selva alta de Los Tuxtlas (con una altura promedio del dosel forestal de 25 m) que crece sobre suelos de origen volcánico, ricos en nutrientes, se estimó un acervo de carbono dos veces mayor (195 toneladas por hectárea; Hughes *et al.* 2000) que el de Chajul. El grupo de árboles mantiene también acervos importantes de nutrimentos. Por ejemplo, en Los Tuxtlas se calculó que la vegetación arbórea mantiene un acervo, en toneladas por hectárea, de 1.7 de nitrógeno, 0.11 de fósforo y 0.23 de azufre (Hughes *et al.* 2000).

Los acervos de carbono de las selvas húmedas del país se han estado perdiendo a tasas elevadas debido a la deforestación, quemadas y cambio de uso de suelo, que han reducido de manera dramática la extensión cubierta por las selvas húmedas en México. Se estima que durante las últimas seis décadas se liberaron 32.8 Tg de carbono por año (Masera *et al.* 1997) y que si se siguen deforestando y quemando las selvas húmedas del país con esta intensi-

dad, se liberarían a la atmósfera 579 Tg de carbono (Jaramillo *et al.* 2003), que no sería compensado por las actuales tasas de secuestro de carbono, calculadas en menos de 3 Tg por año (Masera *et al.* 1997).

Una gran parte del acervo de carbono de las selvas húmedas se encuentra en el suelo. En la selva de Los Tuxtlas se encontró que el primer metro de espesor del suelo mantiene un acervo de carbono de 210 toneladas por hectárea, 8% más que el de la vegetación por encima del suelo (Hughes *et al.* 2000). Las raíces vivas de la vegetación constituyeron solo 5% de este acervo y el resto fue aportado por material orgánico proveniente de las hojas y demás detritos vegetales en descomposición. En la misma selva se calculó que la biomasa ganada por año (productividad primaria) fueron 16 toneladas, siendo aquella de raíces 12% (Sánchez-Gallén y Álvarez-Sánchez 1996).

El estudio de grupos funcionales que habita en el suelo de las selvas húmedas es incipiente en México. Se sabe, en general, que la dinámica de descomposición de la materia orgánica del suelo, llevada a cabo por un grupo de saprótrofos (incluyendo artrópodos, bacterias y hongos), es rápida. En Los Tuxtlas se encontró que las hojas de cuatro especies arbóreas (*Nectandra ambigens*, *Ficus yoponensis*, *Poulsenia armata* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*) se descomponen totalmente en un periodo de entre cuatro y 24 meses, siendo la tasa de descomposición más rápida en las hojas con mayor contenido de nutrientes y con menor concentración de metabolitos secundarios (Álvarez-Sánchez y Becerra-Enríquez 1996).

Existen algunos estudios acerca del papel que desempeñan los hongos micorrizógenos arbusculo-vesiculares sobre el crecimiento de las plántulas de especies arbóreas (Sánchez-Gallén y Guadarrama 2003; Álvarez-Sánchez *et al.* 2007), pero su estudio como grupo funcional se encuentra aún en etapas muy iniciales. Estos hongos constituyen un grupo funcional que afecta de manera crítica el ciclo de fósforo y otros recursos de todo el ecosistema, y la relación entre diferentes grupos funcionales. Por ejemplo, cambios en la abundancia de micorrizas, relacionados con la variación en el tamaño de sus árboles mutualistas (*Brosimum alicastrum*), afectan la abundancia y composición taxonómica del grupo de artrópodos saprófagos que a su vez afectan la descomposición de materia orgánica del suelo (Guevara y Romero 2007).

### 13.3.3 Grupos funcionales en bosques templados

En México, los árboles de pino y otras coníferas (como oyameles y cipreses), así como especies arbóreas de

hojas anchas (por ejemplo, encinos) constituyen los grupos vegetales más importantes de los ecosistemas boscosos templados de México. Se estima que una quinta parte de la superficie terrestre del país estuvo cubierta por estos ecosistemas antes del periodo industrial (Rzedowski 1978). Las plantas leñosas que habitan en ambientes fríos poseen atributos fisiológicos, morfológicos y anatómicos que les permiten enfrentar las heladas de la época invernal. Por ejemplo, el nivel de xilol y de fructano (un polímero de fructuosa), presente en las células de las coníferas, aumenta durante el invierno, lo cual evita el congelamiento del material intracelular (Begon *et al.* 1986). Los pinos y otras coníferas tienen hojas cerosas, resinosas, en forma de agujas que minimizan el riesgo de las heladas y las nevadas; los árboles de hoja ancha (por ejemplo, muchas especies de encinos y fresnos) enfrentan el periodo invernal desprendiéndose de sus hojas al finalizar el otoño, lo cual minimiza la pérdida de agua en un periodo en el que este recurso no se encuentra disponible.

Al igual que en las selvas húmedas, en el sotobosque de los bosques templados existen condiciones limitantes de recursos lumínicos y el dosel del bosque se renueva por medio de la dinámica de formación de claros y la participación de distintos grupos funcionales de árboles que responde de manera diferente a la perturbación (Arriaga 1988; González-Espinosa *et al.* 1991; Arriaga *et al.* 1994). En algunos bosques maduros de la región de Los Altos de Chiapas, varias especies de pino y de encino que dominan el dosel alto del bosque reclutan un número reducido o nulo de plántulas y juveniles bajo la sombra imperante en el sotobosque. En la sombra, las plántulas de un grupo de especies de encino sufren elevada mortalidad por hongos patógenos (Quintana-Ascencio *et al.* 1992), posiblemente porque las plántulas se encuentran en un estado de desnutrición con niveles bajos de defensas. Además, en los sitios cerrados del bosque, las bellotas de los encinos (*Quercus crispipilis*) sufren mayor depredación por granívoros vertebrados (ratones, ardillas y palomas) que en los sitios abiertos del bosque, lo que puede explicar en parte la ausencia de regeneración de encinos en el bosque maduro. Un grupo de especies de pinos y encinos tiene la conducta de producir grandes cantidades de semillas en algunos años (conocidos como años semilleros), mientras que en otros prácticamente no producen semillas. Se ha propuesto que esta conducta reproductiva permite a las semillas escapar de sus depredadores; durante los años con baja producción de semillas las poblaciones de animales granívoros dismi-

nuyen por la falta de alimento y durante los años semilleros las poblaciones reducidas de granívoros tienen muchas semillas y se sacian, lo que permite aumentar la cantidad de semillas que dan lugar a plántulas (Sork 1993; Vander Wall 2002).

La abundancia de plántulas y árboles juveniles del grupo de pinos y encinos aumenta considerablemente cuando se abren claros grandes en el dosel del bosque por la acción de agentes naturales (como deslaves) o por la actividad humana (por ejemplo, en campos agrícolas abandonados; González-Espinosa *et al.* 1991), sobre todo si el sitio abierto se encuentra libre de ramoneo y pisoteo de vertebrados herbívoros domésticos (Quintana-Ascencio *et al.* 1992). En los bosques templados de Los Altos de Chiapas se han identificado varios grupos funcionales de árboles (cada uno con una composición taxonómica diversa y con una baja afinidad fitogeográfica) que pueden ser importantes para la restauración ecológica (González-Espinosa *et al.* 2007). Para un grupo de encinos (*Quercus rugosa* y *Q. laurina*) de las faldas del Volcán Ajusco, en el D.F., se encontró que un tamaño grande de la semilla (mayor cantidad de reservas alimenticias) es determinante para la supervivencia y el vigor de las plántulas en situaciones de baja disponibilidad de agua y de fuertes presiones de herbivoría (Bonfil 1998).

Los pinos y encinos poseen atributos funcionales que responden a los disturbios provocados por fuegos y que pueden permitir la regeneración del bosque después de un incendio (Fulé y Covington 1996, 1999; Minnich *et al.* 2000; Park 2001). Cortezas profundas (que protegen los tejidos internos) y conos con semillas seróticas (que se abren y expulsan a las semillas por la acción del fuego, dejándolas bajo condiciones propicias de germinación y crecimiento en el campo abierto por este) son respuestas adaptativas de varias especies de pino al fuego. En los bosques templados de Los Altos de Chiapas, algunas especies de encino pueden regenerarse a partir de rebrotes (Alfonso-Corrado *et al.* 2007), atributo que puede verse como una respuesta funcional a la pérdida de biomasa provocada por el fuego (Peña-Ramírez y Bonfil 2003), la sequía o el ramoneo por animales. Los pinos y encinos (y otros árboles de hoja ancha) responden diferencialmente a la frecuencia temporal con que ocurren los fuegos. En la región de la Montaña de Guerrero (Peña-Ramírez y Bonfil 2003) y en Los Altos de Chiapas (González-Espinosa *et al.* 1991), los pinos reemplazan a los encinos cuando la frecuencia de fuegos es alta; lo contrario ocurre con una frecuencia baja de fuegos. Una incidencia muy frecuente de incendios, sin embargo, puede provo-

car la desaparición de ambos grupos al rebasarse los mecanismos de respuesta de estas plantas a los daños causados por el fuego.

Los grupos de árboles de los bosques templados desempeñan un papel fundamental en la captura y almacenamiento de carbono, en la formación y retención de suelos, en el mantenimiento y formación de cuerpos de agua dulce (ríos, arroyos y mantos acuíferos) y en la provisión de una enorme cantidad de recursos forestales (Maser *et al.* 1997). En promedio, se ha estimado que un bosque templado dominado por pinos en México mantiene un acervo de carbono de casi 180 toneladas por hectárea (conjuntando la biomasa en pie y en el suelo), que es 17% mayor que el estimado para los bosques templados de encinos, 48% mayor que el de las selvas secas y 23% menor que el de las selvas húmedas; los bosques templados almacenan más carbono (y materia orgánica) en el suelo (entre 61 y 65% del total presente en todo el ecosistema) que las selvas secas (50%) y más aún que las selvas húmedas (30%; Maser *et al.* 1997). La deforestación y la quema del bosque templado en México, ocurridas en las últimas décadas del siglo pasado, emitieron a la atmósfera cerca de 10 millones de toneladas de carbono por año, que es cinco veces mayor que la cantidad de carbono capturado por año por estos bosques (Maser *et al.* 1997).

Un grupo importante para el mantenimiento de los bosques templados son los hongos ectomicorrízicos, que forman asociaciones de mutualismo con especies de coníferas y de encino (recuadro 13.1). Este es un grupo funcional poco estudiado en México pero que amerita ser prioritario para la investigación ecológica dado su efecto fundamental para el desarrollo de especies forestales, para el mantenimiento de suelos y para los flujos de nutrientes y agua de los ecosistemas de bosque templado.

#### 13.3.4 Nuevos enfoques

En la sección anterior de este capítulo se revisó una buena parte del conocimiento sobre el tema de grupos funcionales en ecosistemas de México. Se ha partido de la idea de los grupos funcionales como si estos fuesen cohesivos y bien definidos. Sin embargo, durante la última década ha quedado claro que las especies incluidas en un grupo funcional no son equivalentes y difieren en su contribución a la función o el papel ecológico que ese grupo desempeña en la comunidad o ecosistema (Díaz y Cabido 2001; Loreau *et al.* 2002). Además, una misma especie puede ser incluida en diferentes grupos funcionales, de

modo que distintos grupos funcionales se superponen en algún grado en su composición taxonómica. Por ejemplo, una misma especie arbórea puede ubicarse dentro de los grupos funcional trófico (autótrofos), de forma de vida (fanerofitas), regenerativo (por ejemplo, pioneros) y fisiológico (por ejemplo, metabolismo fotosintético de la ruta  $C_3$ ). De esta manera, la caracterización de la diversidad biológica en grupos funcionales debe visualizarse con un enfoque de análisis multidimensional. Tal caracterización compleja, sin embargo, es fundamental y prioritaria en su estudio, para fines de conservación tanto de la diversidad biológica como de la diversidad funcional de los organismos presentes en un ecosistema (Petchey y Gaston 2006). En los últimos años se han desarrollado nuevos enfoques que ayudarán a entender la relación entre biodiversidad y grupos funcionales, y que son prioritarios para nuestro país. A continuación se presentan algunos de estos enfoques.

#### Diversidad de especies y diversidad funcional

Un primer enfoque trata de evaluar la contribución que tiene una especie al valor de una función ecosistémica (recuadro 13.3). Esta es un área de investigación que se encuentra francamente inexplorada en los diferentes ecosistemas del país. Teóricamente, tal contribución funcional puede ser aditiva o redundante (Loreau *et al.* 2002). Ambos escenarios teóricos son extremos y entre ellos puede existir toda una gama de variantes (Chapin III *et al.* 2000; Schwartz *et al.* 2000; Loreau *et al.* 2002; recuadro 13.3). Cuando es aditiva, cada especie tiene una participación única en la función, de modo que la magnitud de esta aumenta al incrementarse el número de especies. En este escenario, aun las especies raras (de muy baja abundancia y frecuencia de aparición) tienen una contribución a la función. Cuando en un ecosistema existe más de una especie que posee la misma función o bien las especies raras tienen una nula o imperceptible contribución, se dice que el papel funcional de estas especies es redundante (Walker 1992). De esta manera, la magnitud de la función aumenta hasta una asíntota que se mantiene constante aun cuando se vayan añadiendo más especies. Si este es el caso, cuando una especie se pierde otra puede desempeñar la función, y se da entonces una compensación funcional.

Se piensa que la presencia de grupos funcionales con muchas especies redundantes confiere al ecosistema resiliencia a disturbios. Sin embargo, existe un punto crítico de pérdida de especies por encima del cual esta compen-

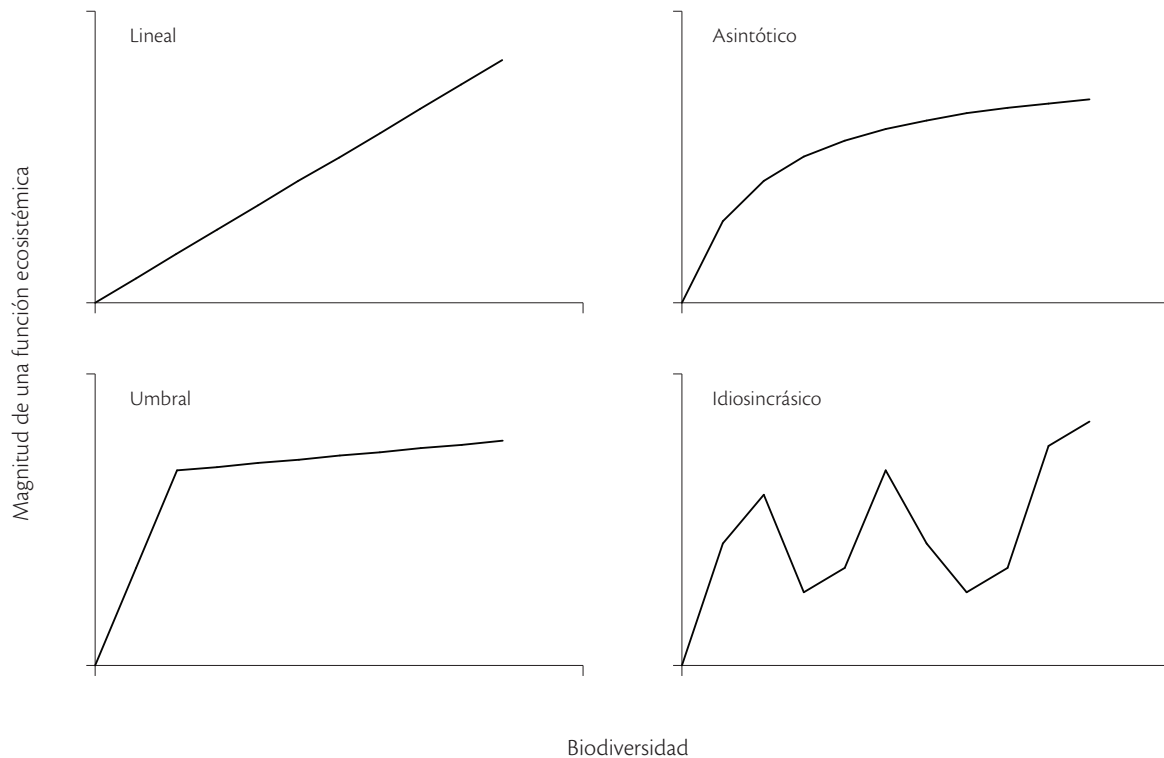
**RECUADRO 13.3** BIODIVERSIDAD Y FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA

Patricia Balvanera Levy

El término *funciones del ecosistema* se emplea para identificar las actividades, procesos o propiedades de un ecosistema que son influenciados por la actividad de los seres vivos (Loreau *et al.* 2002). Por ejemplo, el carbono atmosférico (CO<sub>2</sub>) que es capturado y almacenado por los organismos autótrofos de un ecosistema tiene dos funciones ecosistémicas importantes, así como la liberación de agua a la atmósfera debido a la transpiración de las plantas. Existe un escaso conocimiento de cómo la diversidad de especies afecta las funciones de los ecosistemas y del papel que desempeña cada especie de un grupo funcional en estas funciones. Se han planteado varios modelos teóricos para analizar la relación entre la diversidad y las funciones de los ecosistemas (Fig. 1). Un "modelo lineal" indica que cada especie tiene una contribución única, independiente y de la misma magnitud que la función. Un "modelo asintótico" implica que algunas especies son muy importantes para la

función mientras que otras contribuyen de formas muy similares a las primeras y, por lo tanto, no causan aumentos en la magnitud de la función; estas últimas especies se conocen como "redundantes", porque duplican las funciones de las primeras. Un "modelo de umbral" sugiere que al ganar o perder una o pocas especies hay un cambio dramático en la magnitud de la función, lo que ocurre cuando una o pocas especies contribuyen mucho más que las demás a la función. Un "modelo idiosincrásico" es aquel en que no existe algún patrón en la relación biodiversidad-función. En la naturaleza se han observado más los modelos asintóticos y de umbral (Loreau *et al.* 2002).

Las características intrínsecas de las especies (como la tasa de crecimiento, el tamaño, la duración del ciclo de vida de los organismos, las estrategias de adquisición de recursos) tienen un efecto profundo sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Hooper *et al.* 2005; Díaz *et al.* 2006). Sin embargo,



**Figura 1** Modelos propuestos para la relación entre la magnitud de una función ecosistémica y la biodiversidad (modificada de Chapin III *et al.* 2000; Loreau *et al.* 2002).

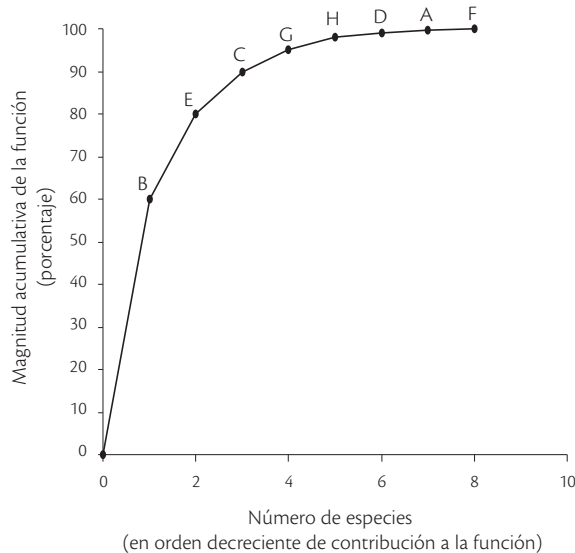


**RECUADRO 13.3** [concluye]

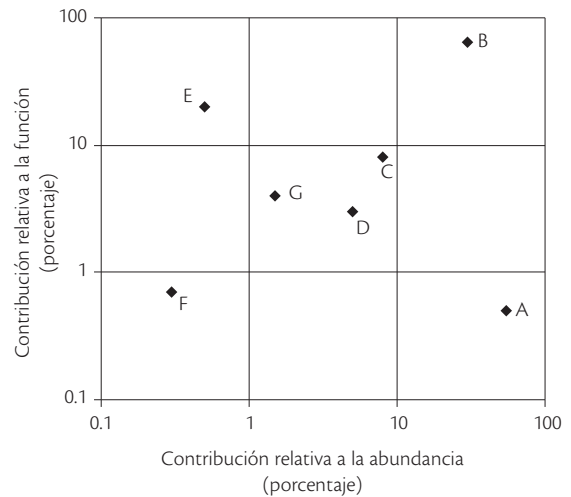
a la fecha el conocimiento disponible no permite generalizar acerca de los efectos que tienen diferentes características, pero se espera que existan efectos diferenciales de estas características sobre distintas funciones ecosistémicas (Hooper *et al.* 2005; Díaz *et al.* 2006). Por ello es importante documentar la contribución relativa de las distintas especies a cada una de las funciones del ecosistema. Para varias funciones ecosistémicas es posible calcular la contribución de cada especie, e incluso la contribución de cada uno de los individuos de estas especies, a una función y sumar todas estas contribuciones para obtener así el total de la función (Balvanera *et al.* 2005). Por ejemplo, es posible calcular la cantidad de carbono que almacena cada uno de los individuos de una especie vegetal leñosa con base en su dimensión (diámetro de sus tallos, altura), la densidad de su madera (cantidad de biomasa por unidad de volumen) y el contenido de carbono promedio por unidad de biomasa (Balvanera *et al.* 2005). Es posible entonces analizar cómo las distintas especies contribuyen a la función y cuáles son las

consecuencias de la pérdida de estas especies sobre la función (Fig. 2).

Las especies dominantes pueden tener efectos profundos sobre el funcionamiento del ecosistema; esta es una de las razones por las cuales las especies invasoras pueden tener efectos dramáticos sobre los ecosistemas que invaden y dominan. Sin embargo, algunas especies raras pueden también tener tales efectos, en cuyo caso se les conoce como especies clave o ingenieros ecosistémicos (Hooper *et al.* 2005; Díaz *et al.* 2006). Tal es el caso de especies raras que tienen interacciones fundamentales con un gran número de especies, o de aquellas que modifican por completo las condiciones físico-bióticas, como lo hacen los castores. Para poder explorar estos patrones en una comunidad es posible relacionar la contribución relativa de cada especie a la abundancia con su contribución relativa a la función (Fig. 3, Balvanera *et al.* 2005).



**Figura 2** Análisis de la contribución relativa de ocho especies (A a H) para una misma función del ecosistema. Se puede observar que la mayor parte de la función está dada por solo tres de las ocho especies y que las especies B, E y C son las que más contribuyen a tal función (Balvanera *et al.* 2005).



**Figura 3** Abundancia relativa y contribución relativa a la función. B, G, D, C, F son especies cuya contribución es solo una función de su abundancia relativa. A es una especie muy abundante pero funcionalmente poco importante, mientras que E es una especie rara pero funcionalmente muy importante (véanse más detalles en Balvanera *et al.* 2005).

sación ya no ocurre y el ecosistema pierde esa función, es decir, queda degradado. Esta idea fue expuesta por el renombrado ecólogo Paul Ehrlich, de la Universidad de Stanford, con la siguiente metáfora: si un avión pierde un tornillo, podría seguir volando, pero si se siguiesen perdiendo tornillos llegaría el punto en el que, si se pierde uno más, el avión se iría a pique (Ehrlich 2000). En este contexto, la identificación de grupos funcionales que incluyen un número reducido de especies es primordial para los fines de conservación y funcionalidad de los ecosistemas. Cuando una función del ecosistema depende de una sola especie se tiene a las llamadas especies clave (del inglés *keystone species*). Se sabe, por ejemplo, que los árboles tropicales del género *Ficus* tienen una función clave al ser la base de alimentación para una amplia variedad de especies de invertebrados y vertebrados frugívoros. Las especies clave deben ser prioritarias en los programas de conservación, pero existe un gran vacío de conocimiento acerca de estas especies en los diferentes ecosistemas del país.

Balvanera *et al.* (2005) desarrollaron un método para identificar especies que tienen una contribución relativamente mayor que otras a una función ecosistémica. El método considera la abundancia y la eficiencia relativas para la función de las especies que componen un grupo funcional (recuadro 13.3). Las especies funcionalmente más importantes son aquellas cuya contribución relativa a la función es mucho mayor que su abundancia relativa en el grupo funcional. Por ejemplo, para la selva húmeda de Chajul, Chiapas, se encontró que 90% de la función de almacenamiento de carbono depende de solo 13% de las 169 especies arbóreas del bosque. *Dialium guianense* contribuyó por sí misma con 28% de la función, aunque su abundancia relativa fue de 15%, y *Terminalia amazonia* tuvo una contribución funcional (más de 10%) que fue cinco veces mayor a su abundancia relativa en la comunidad (~2%). En la selva seca de Chamela, tres especies de árboles (*Caesalpinia eriostachys*, *Thouinia paucidentata* y *Apoplanesia paniculata*) contribuyen con 50% de la fitomasa aérea total en pie (Martínez-Yrizar *et al.* 1992). Estas especies en la selva húmeda de Chajul y en la selva seca de Chamela, respectivamente, tienen un valor elevado para la conservación de la función de almacenamiento de carbono.

El método también se ha usado para identificar especies de abejas nativas importantes para la función de polinización, tomando como ejemplo de estudio algunos cultivos de sandía en California (véase también Kremen *et al.* 2002). En este caso, *Bombus californicus* y una es-

pecie de *Lasioglossum* tuvieron los valores relativos más altos para esta función dentro del grupo de 26 especies de abejas nativas polinizadoras. El método de Balvanera *et al.* (2005) es una etapa inicial en el estudio del papel de las especies que forman un grupo funcional sobre la magnitud de una función/servicio de un ecosistema. Ajustes futuros a este método deberán incluir formas de evaluar el efecto de la posible interacción entre las especies sobre la función ecosistémica, así como el efecto que tiene una sola especie para diferentes funciones del mismo ecosistema (Balvanera *et al.* 2005).

### Redes complejas

Un segundo enfoque, aún pobremente explorado en México, es el análisis de las llamadas estructuras de interacciones bióticas y redes complejas. Este enfoque analiza las interacciones que se forman entre especies de grupos funcionales de diferente nivel trófico, por ejemplo, entre los polinizadores y las plantas, los herbívoros y las plantas, los dispersores de semillas y las plantas, los depredadores y sus presas (Lewinsohn *et al.* 2006; Rezende *et al.* 2007). En estas redes se distinguen especies que se relacionan de manera estrecha con otras formando vínculos tróficos únicos. A estas especies se les conoce como especialistas y se distinguen de otras que tienen vínculos tróficos con varias especies (generalistas). El análisis de redes complejas ha mostrado que la red trófica es asimétrica, es decir, la frecuencia de especies especialistas/generalistas varía entre diferentes niveles tróficos (Guimarães *et al.* 2006). Por ejemplo, la frecuencia de especies generalistas en el grupo de plantas por lo general es mayor que la encontrada en el grupo de polinizadores.

Teóricamente, en un ecosistema dado, pueden caracterizarse diferentes estructuras en las redes tróficas (Lewinsohn *et al.* 2006). En un extremo, la estructura en *gradiente* se presenta cuando cada especie de un grupo interactúa con un número reducido de especies de otro grupo, predominando las especialistas. En este caso, si una especie se pierde en un grupo, llevaría a la pérdida de la especie en el otro grupo, lo que reduciría el nivel de diversidad y la función del ecosistema. Una versión modificada de esta estructura es la llamada *en compartimentos*, que se distingue porque hay subgrupos de especies que interactúan dentro de los subgrupos, pero no entre ellos. En el otro extremo se presenta una estructura *anidada*. En esta, por ejemplo en un sistema de plantas-polinizadores, las especies de plantas especialistas estarán asociadas solo con polinizadores generalistas e,

inversamente, los polinizadores especialistas estarán asociados con plantas generalistas. Además, las especies generalistas de cada grupo tenderían a interactuar con las generalistas del otro, formándose un núcleo denso de interacciones. En este caso, la pérdida de una especie puede ser funcionalmente compensada, en algún grado, por otras especies, de modo que se reduce la diversidad de especies pero no las funciones del ecosistema. Finalmente, es posible una cuarta estructura que combina anidamiento y compartimientos, en cuyo caso hay diferentes subgrupos que no se traslapan entre sí y dentro de los cuales existe un arreglo de anidamiento (Lewinsohn *et al.* 2006).

El enfoque de redes complejas de interacciones bióticas ha sido escasamente usado en el estudio de grupos funcionales en México: hay un solo estudio sobre diferentes grupos de hormigas y sus plantas mutualistas (Guimarães *et al.* 2006).

### Dimensiones ecológicas y atributos funcionales

Un tercer enfoque, relativamente reciente, explora dimensiones ecológicas basadas en diferentes ejes de variación de atributos morfofuncionales que pueden ser fáciles de medir y que son indicadores de las estrategias ecológicas de las especies, del papel ecológico que desempeñan y de su capacidad para responder a disturbios (Westoby 1998; Westoby *et al.* 2002). Este enfoque se encuentra más desarrollado para los grupos de plantas. A continuación se ejemplifica el uso de estos atributos funcionales considerando el trabajo de Westoby *et al.* (2002).

La dimensión tamaño de las semillas-producción de semillas es un indicador de las oportunidades de dispersión y colonización, así como del éxito del establecimiento de las plantas ante situaciones de riesgo. Las especies que producen una abundante cantidad de semillas de tamaño reducido tienen mayor capacidad de colonización de los ambientes perturbados, mientras que las especies con cantidades relativamente pequeñas de semillas grandes tienen mayor capacidad para desarrollarse en hábitats limitados en recursos. La dimensión grosor de hoja-longevidad foliar muestra también este tipo de disyuntiva ecológica y funcional. Las especies con hojas más gruesas a su vez tienen hojas más longevas que se recambian lentamente y que poseen baja capacidad de fotosíntesis. Las hojas gruesas son más costosas en términos energéticos, pero proveen mayor protección contra daños físicos y defensa contra herbívoros. En el otro extremo, las

especies con hojas delgadas son menos longevas, se recambian rápidamente, tienen una capacidad fotosintética elevada y ofrecen menor protección contra herbívoros. Globalmente, y en un ecosistema particular, las hojas gruesas y longevas son indicativas de especies que habitan en lugares limitados en recursos, con condiciones físicas severas o con fuertes presiones de herbivoría. Las hojas delgadas son indicativas de especies que habitan lugares donde los recursos no se encuentran limitados o que están abiertos a la colonización (Westoby *et al.* 2002). Otra dimensión ecológica importante entre las plantas leñosas es la densidad de la madera-tamaño de semilla (Wright *et al.* 2007; Poorter *et al.* 2008). Las especies con madera blanda (de baja densidad) tienen semillas pequeñas y altas tasas de crecimiento, pero sufren una tasa de mortalidad mayor que las especies de madera dura (de elevada densidad). Las especies de madera blanda tienden a presentar estrategias de colonización de hábitats perturbados, mientras que las especies de madera dura se desarrollan en hábitats con limitaciones de recursos, condiciones físicas severas o bajo presiones fuertes de enemigos naturales.

Los tres enfoques presentados son complementarios e importantes desde una perspectiva básica y aplicada del conocimiento. Sería deseable que los esfuerzos futuros de estudio e investigación desarrollada en México consideren estas perspectivas en la búsqueda de un mejor entendimiento del origen, evolución y valor funcional de la gran biodiversidad presente en el país.

## 13.4 CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

A lo largo de este capítulo se ha tratado de exponer, por medio de la revisión de una diversa y creciente literatura ecológica en México, el significado ecológico-funcional que tiene la enorme diversidad biológica presente en nuestro país. No obstante estos avances, nos encontramos aún lejos de tener un cuerpo sólido de conocimientos sobre este tema, al considerar precisamente la gran diversidad de especies y ecosistemas presentes en México. Aún carecemos de principios generales que puedan ser utilizados, bajo márgenes de certeza conocidos, en la toma de decisiones sobre el manejo sustentable (incluyendo aspectos de conservación, aprovechamiento y restauración) de la biodiversidad de México en el contexto de grupos funcionales. A continuación se exponen algunos puntos que pueden ser importantes en la búsqueda de tales principios generales.

1. En el futuro cercano, deberá establecerse el tema de grupos funcionales como uno de alta prioridad en la agenda de investigación científica del país.
2. Deberá desarrollarse una estrategia nacional de obtención y organización de información sobre atributos funcionales de las especies. A la fecha no existe una base de datos integral sobre atributos funcionales de las especies y es prioritario añadir de manera sistemática a las listas taxonómicas información relevante sobre tales atributos.
3. Gran parte del conocimiento ha surgido de estudios sobre la historia natural y sobre la biología básica de una pequeña fracción del gran total de especies que se encuentran en el país. En el futuro, será importante seguir estudiando la historia natural y la biología de muchas más especies. Sin embargo, debería darse mayor empeño a documentar y cuantificar atributos que sean relevantes para el entendimiento del papel funcional de las especies. El uso de enfoques teóricos y experimentales, así como el desarrollo de estudios ecológicos de largo plazo son cruciales para pasar de una etapa descriptiva a una de carácter predicativo y aplicado.
4. Se tendrá que hacer un esfuerzo importante para estudiar especies funcionalmente claves. La desaparición de especies clave o importantes dentro de los grupos funcionales lleva a la rápida degradación de los ecosistemas por los efectos cascada de niveles tróficos superiores a inferiores (efectos *top-down* que ocurren cuando se elimina una especie clave de consumidores secundarios que ocupa un nivel tope en la red trófica) o de niveles tróficos inferiores a superiores (efectos *bottom-up*, que ocurren cuando se elimina una especie clave del grupo de productores primarios).
5. En México existen contados estudios que han abordado el entendimiento del papel desempeñado por diferentes grupos funcionales sobre la estructura, dinámica y funcionamiento de toda una comunidad biótica o de todo un ecosistema. Es primordial desarrollar estudios de este tema en ecosistemas terrestres y acuáticos importantes del país.
6. En el contexto anterior, deberá promoverse e incentivarse los programas de estudio que de manera específica se dirijan a explorar y entender el papel funcional de las especies en servicios de producción, regulación, culturales y de soporte de los ecosistemas que sean estratégicos para el bienestar y desarrollo sustentable de las sociedades humanas (*sensu* Millennium Ecosystem Assessment 2005).
7. En la actualidad, los estudios sobre grupos funcionales se han desarrollado en un contado número de sitios y de ecosistemas de México. Como se presentó en la revisión de la literatura, el conocimiento más completo sobre ecología y grupos funcionales ha surgido en las estaciones biológicas, donde es posible llevar a cabo estudios controlados, integrales (con acumulación del conocimiento), sistemáticos y de largo plazo. En México existe una red importante de estaciones de campo establecidas en casi todos los ecosistemas terrestres y marinos importantes (de zonas áridas, templadas, tropicales, de costa y marinas) del país que ofrecen las condiciones para ser sede de este tipo de estudios (Martínez-Ramos 1995). Estas estaciones deberían promover la investigación de grupos y atributos funcionales de las especies bajo diferentes perspectivas de investigación básica y aplicada, en un contexto de estudio de largo plazo.
8. Existen grupos funcionales prioritarios de estudio. Entre ellos destacan los que habitan el suelo de diferentes ecosistemas terrestres y en la zona de bentos de sistemas acuáticos, que incluyen especies de organismos degradadores (microorganismos y artrópodos), fijadores de nitrógeno y micorrizas. Estos grupos son fundamentales en el mantenimiento de los flujos de materiales y energía en los ecosistemas y en el mantenimiento de la fertilidad de suelos en sistemas productivos. Para los ecosistemas de selva existe un vacío de conocimiento importante en los grupos funcionales que ocupan el dosel superior (integrado por plantas epífitas, lianas y animales arbóricolas).
9. Existen ecosistemas prioritarios de estudio. Entre ellos, los ecosistemas acuáticos de agua dulce (ríos y lagos), salobre (lagunas costeras y mangles) y marina, así como los ecosistemas terrestres (como dunas costeras y bosques mesófilos) y los de humedal (manglares y petenes), ameritan un mayor esfuerzo en el estudio de grupos funcionales.
10. Las actividades humanas ocasionan diversos disturbios que están afectando, de manera sutil o dramática, los niveles de biodiversidad y la funcionalidad ecológica de las especies, con frecuencia degradando los ecosistemas. Por ello, es urgente desarrollar estudios sobre los efectos causados por los disturbios humanos sobre grupos funcionales estratégicos. La consideración de este conocimiento es fundamental para la toma de decisiones y la elaboración de políticas sobre conservación, aprovechamiento y restauración de

la biodiversidad y de los ecosistemas en una perspectiva de desarrollo sustentable (Harvey *et al.* 2008).

11. Es crucial entender y usar el potencial que tienen diferentes grupos funcionales en la mitigación de disturbios de los ecosistemas naturales causados por las actividades humanas. México ha perdido más de la mitad de sus bosques templados y selvas, se han contaminado muchos de sus cuerpos de agua, se han sobreexplotado sus bosques, sus ecosistemas áridos y acuáticos, lo que ha ocasionado graves problemas ambientales y una gran pérdida de diversidad biológica. Además, un número creciente de especies invasoras se ha establecido en el país, lo que representa un agente real o potencial de extinción de especies o de perturbación importante de los ecosistemas.
12. La modificación de los patrones del clima debido al aumento de gases de efecto invernadero en la atmósfera, o *cambio climático*, es uno de los efectos ambientales de alcance planetario que han surgido de la actividad humana contemporánea. Estudios recientes muestran que la abundancia, distribución geográfica o conducta de los organismos se están modificando como consecuencia del cambio climático (Parmesan y Yohe 2003; Charmantier *et al.* 2008) y es imperativo entender los efectos de estos cambios sobre grupos funcionales críticos en diferentes ecosistemas (por ejemplo, Condit *et al.* 1996; Díaz *et al.* 2006). En México existen algunos estudios sobre el efecto potencial del cambio climático sobre la distribución geográfica (Peterson *et al.* 2002) y el riesgo de extinción de especies de fauna (Thomas *et al.* 2004). Sin embargo, es de gran urgencia realizar estudios de campo de largo plazo, sobre todo a nivel de grupos funcionales críticos, ya que tales estudios tienen una enorme trascendencia para la conservación de la biodiversidad, de los ecosistemas y para la toma de decisiones sobre el desarrollo de las sociedades humanas (Duckworth *et al.* 2000; Díaz *et al.* 2006).
13. Cada vez es más claro que la conservación de la biodiversidad y de sus funciones ecológicas va más allá de establecer reservas y parques naturales protegidos. En los paisajes culturales, resultantes del manejo humano (como los paisajes agrícolas), existe una gran diversidad de especies que puede ser conservada. Esta diversidad tiene un alto valor para el mantenimiento de funciones y servicios ecosistémicos importantes. La conservación de la diversidad biológica nativa en paisajes culturales puede depender de que entendamos y utilicemos este potencial funcional.


Para ello será muy importante incentivar y llevar a cabo investigaciones sobre biodiversidad y grupos funcionales en los paisajes culturales, incluyendo temas como: *a*) evaluación de los niveles de biodiversidad y de diversidad funcional, *b*) análisis de las interacciones entre grupos humanos y esta diversidad, y *c*) restauración ecológica (Harvey *et al.* 2008; Chazdon *et al.* 2008b, en prensa).

Estos puntos quedan como retos urgentes de ser abordados. El estudio y entendimiento del valor biológico, social y económico que tiene la biodiversidad expresada en grupos funcionales es obligado en la toma de decisiones y en las estrategias de desarrollo sustentable de las sociedades humanas en nuestro país y en todo el mundo.

## AGRADECIMIENTOS

El autor agradece la minuciosa y cuidadosa revisión de este capítulo por parte de Miguel Franco, Carlos Martorell y David Ackerly. Sus comentarios y observaciones mejoraron y enriquecieron sustancialmente el texto. Agradezco también a Patricia Balvanera, quien fue una fuente de consulta y discusión importante para el desarrollo del capítulo, junto con Guillermo Ibarra, Erick de la Barrera, Jorge Schondube y Horacio Paz, quienes proveyeron literatura relevante sobre diferentes aspectos abordados en el trabajo.

## NOTAS

- 1 En trabajos taxonómicos recientes, la familia Leguminosae ha sido dividida en las familias Mimosaceae, Caesalpinaceae y Fabaceae. Para fines prácticos, en especial tratándose de la relación simbiótica con *Rhizobium*, en este capítulo se menciona en general a las especies de estas tres familias como 'leguminosas' (Allen y Allen 1981); sin embargo, al hacer referencia a alguna especie en particular se indica la familia en la que se ubica, conforme a la lista del  anexo.



---

**REFERENCIAS**

- Ackerly, D.D., y F.A. Bazzaz. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* **76**: 1134-1146.
- Alfonso-Corrado, C., R. Clark-Tapia y A. Mendoza. 2007. Demography and management of two clonal oaks: *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae) in central Mexico. *Forest Ecology and Management* **251**: 129-141.
- Allen, O.N., y E.K. Allen. 1981. *The Leguminosae. A source book of characteristics, uses, and nodulation*. The University of Wisconsin Press, Madison.
- Allen, E.B., M.F. Allen, D.J. Helm, J.M. Trappe, R. Molina *et al.* 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil* **170**: 47-62.
- Allen, E.D., E. Rincón, M.F. Allen, A. Pérez-Jiménez y P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **30**: 261-274.
- Álvarez-Buylla, E., y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* **84**: 314-325.
- Álvarez-Buylla, E., y M. Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of a Neotropical pioneer tree: An evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical trees. *Journal of Ecology* **80**: 275-290.
- Álvarez-Sánchez, F., y S. Guevara. 1999. Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) in a tropical rain forest. *Biotropica* **31**: 89-92.
- Álvarez-Sánchez, J., y R. Becerra-Enríquez. 1996. Leaf decomposition in a Mexican tropical rain forest. *Biotropica* **28**: 657-667.
- Álvarez-Sánchez, J., P. Guadarrama, I. Sánchez-Gallén y D. Olivera. 2007. Restauración de ambientes deteriorados derivados de la selva tropical húmeda: el uso de hongos micorrizógenos arbusculares. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80** (suplemento): 59-68.
- Arreguín-Sánchez, F., E. Arcos y E.A. Chávez. 2002. Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, Mexico. *Ecological Modelling* **156**: 167-183.
- Arriaga, L. 1988. Natural disturbance and treefalls in a pine-oak forest on the Peninsula of Baja California, Mexico. *Plant Ecology* **78**: 73-79.
- Arriaga, L., S. Díaz y C. Mercado. 1994. Conservation of commercial management of temperate forests of Baja California Sur, Mexico. *Conservation Biology* **8**: 1132-1140.
- Avendaño-Mendoza, C., A. Morón-Ríos, E. Cano y J. León-Cortés. 2005. Dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeidae; Scarabaeinae) in a tropical landscape at the Lachua Region, Guatemala. *Biodiversity and Conservation* **14**: 801-822.
- Ayala, R., T.L. Griswold y S.H. Bullock. 1998. Las abejas nativas de México, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 179-226.
- Balvanera, P., P.C. Kremen y M. Martínez-Ramos. 2005. Applying community structure analysis to ecosystem function: Examples from pollination and carbon storage. *Ecological Applications* **15**: 360-375.
- Balvanera, P., y E. Aguirre. 2006. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* **38**: 479-491.
- Balvanera, P., A.B. Pfisterer, N. Buchmann, J. He, T. Nakashizuka *et al.* 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecological Letters* **9**: 1146-1156.
- Barajas-Guzmán, G., y J. Álvarez-Sánchez. 2004. Asignación de recursos e influencia de los cotiledones en el crecimiento de plántulas de *Nectandra ambigens* (Blake) C.K.Allen (Lauraceae) en una selva tropical húmeda. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **74**: 5-11.
- Bazzaz, F.A., y S. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 287-310.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals, populations, and communities*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Benítez-Malvido, J., M. Martínez-Ramos y E. Ceccon. 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Dissertatione Botanicae* **346**: 185-203.
- Benítez-Malvido, J., y A. Lemus-Albor. 2005. The seedling community of tropical rain forest edges and its interaction with herbivores and pathogens. *Biotropica* **37**: 301-313.
- Benítez-Malvido, J. 2006. Effect of low vegetation on the recruitment of plants in successional habitat types. *Biotropica* **38**: 171-182.
- Bestelmeyer, B.T., y R.L. Schooley. 1999. The ants of the southern Sonoran desert: Community structure and the role of trees. *Biodiversity and Conservation* **8**: 643-657.
- Bidartondo, M.I. 2005. The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New Phytologist*. **167**: 335-352.
- Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* **85**: 79-87.
- Bongers, F., J. Popma e I. Iriarte-Vivar. 1988. Response of *Cordia megalantha* Blake seedlings to gap environments in tropical rain forest. *Functional Ecology* **2**: 379-390.
- Borchert, R., S.A. Meyer, S.S. Felger y L. Porter-Bolland. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa

- Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* **13**: 409-425.
- Brower, L.P., E. Horner, M.M. Marty, C.M. Moffitt y V.R. Villa. 1985. Mice (*Peromyscus maniculatus*, *P. spicilegus*, and *Microtus mexicanus*) as predators of overwintering monarch butterflies (*Danaus plexippus*) in Mexico. *Biotropica* **17**: 89-99.
- Brower, L.P., L.S. Fink y P. Walford. 2006. Fueling the fall migration of the monarch butterfly. *Integrative and Comparative Biology* **46**: 1123-1142.
- Brown, J.S., y D.L. Venable. 1991. Life history evolution of seed bank annuals in response to seed predation. *Evolutionary Ecology* **5**: 12-19.
- Bullock, S.H., y J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**: 22-35.
- Burgos, A., y J.M. Maass. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems, and Environment* **104**: 475-481.
- Calvo-Irabién, L.M. 1997. *Heterogeneidad del ambiente lumínico en el sotobosque y su efecto sobre la comunidad de hierbas en una selva tropical húmeda del sur del México*. Tesis de doctorado, Unidad Académica de los Ciclos Profesional y de Posgrado del CCH e Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Calvo-Irabién, L.M., y A. Islas-Luna. 1999. Predispersal predation of an understory rainforest herb *Aphelandra aurantiaca* (Acanthaceae) in gaps and mature forest. *American Journal of Botany* **86**: 1108-1113.
- Camargo-Ricalde, S.L., S.S. Dhillon y V. García-García. 2005. Phenology, seed production, and germination of seven endemic *Mimosa* species (Fabaceae-Mimosoideae) of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* **4**: 423-437.
- Campbell, N.A., J.B. Reece y L.G. Mitchell. 1999. *Biology*. Addison Wesley Longman, Londres.
- Castillo-Argüero, S., G. Montes-Cartas, M.A. Romero-Romero, Y. Martínez-Orea, P. Guadarrama-Chávez *et al.* 2004. Dinámica y conservación de la flora de matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F.), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **74**: 51-75.
- Ceballos, G., y A. García. 1995. Conserving Neotropical biodiversity: The role of dry forests in Western Mexico. *Conservation Biology* **6**: 1349-1353.
- Ceballos, G., y G. Oliva. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica-CONABIO, México.
- Ceccon, E., I. Olmsted, C. Vázquez-Yanes y J. Campo-Alves. 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of different regeneration status in Yucatán. *Agrociencia* **36**: 621-631.
- Ceccon, E., P. Huante y J. Campo. 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forest in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management* **182**: 387-402.
- Chapin III, F.S., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.M. Vitousek *et al.* 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**: 234-242.
- Chapin III, F.S., P.A. Matson y H. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Chapman, R.R., y G.E. Crow. 1981. Application of Raunkiaer's life form system to plant species survival after fire. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **108**: 472-478.
- Charmantier, A., E.H. McCleery, L.R. Cole, C. Perrins, L.E.B. Kruuk *et al.* 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* **320**: 800-803.
- Cházaro, M.J. 2006. *Flora parásita vascular en México*. Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. Disponible en <[www.cucba.udg.mx/new/publicaciones/botanica/37.htm](http://www.cucba.udg.mx/new/publicaciones/botanica/37.htm)>.
- Chazdon, R.L., S.G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers *et al.* 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B. Biological Sciences* **362**: 273-289.
- Chazdon, R., C. Harvey, M. Martínez-Ramos, P. Balvanera, K. Stoner *et al.* 2008a (en prensa). Tropical dry forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesomerica, en R. Dirzo, A. Mooney, G. Ceballos y H. Young (eds.), *Ecology and conservation of Neotropical dry forests*. Island Press, Washington, D.C.
- Chazdon, R., C. Harvey, O. Komar, M. van Breugel, B.G. Feguson *et al.* 2008b (en prensa). Beyond reserves: A research agenda for conserving biodiversity in tropical landscapes. *Biotropica*.
- Clark-Tapia, R., y F. Molina-Freaner. 2005. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran desert. *Plant Systematics and Evolution* **247**: 155-165.
- Clark, D.A., S. Brown, D.W. Kicklighter, J.K. Chambers, J.R. Thomlinson *et al.* 2001. Net primary production in tropical forests: An evaluation and synthesis of existing field data. *Ecological Applications* **11**: 371-384.
- Clark, D.B. 1990. The role of disturbance in the regeneration of Neotropical moist forests, en K. Bawa y M. Hadley (eds.), *Reproductive ecology of tropical rain forest plants*. Parthenon Publishing, Park Ridge, pp. 291-315.
- Coates-Estrada, R., y A. Estrada. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **4**: 157-172.
- Condit, R., S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* **7**: 405-416.

- Contreras-Balderas, A.J., J.A. García, J.I. González y A. Guzmán. 2000. Avian dynamics of a Chihuahuan Desert creosotebush (*Larrea tridentata*) community in Nuevo León, Mexico. *Texas Journal of Science* **52**: 285-292.
- Cruz-Angón, A., y R. Greenberg. 2005. Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *Journal of Applied Ecology* **42**: 150-159.
- Cuevas-Figueroa, X.M., y S. Carvajal. 2005. Las avispas de la familia Agaonidae en México, en CUCBA (ed.), *Avances en la investigación científica en el CUCBA*. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, pp. 251-255.
- Cuevas-Reyes, P., C. Siebe, M. Martínez-Ramos y K. Oyama. 2003. Species richness of gall-forming insects in a tropical rain forest: Correlations with plant diversity and soil fertility. *Biodiversity and Conservation* **12**: 411-422.
- Cuevas-Reyes, P., M. Quesada, P. Hanson, R. Dirzo y K. Oyama. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: The importance of plant species richness, life-forms, host plant age, and plant density. *Journal of Ecology* **92**: 707-716.
- Dar, S., M.C. Arizmendi y A. Valiente-Banuet. 2006. Diurnal and nocturnal pollination of *Marginatocereus marginatus* (Pachycereeae: Cactaceae) in Central Mexico. *Annals of Botany* **97**: 423-427.
- De la Cruz, M., y R. Dirzo. 1987. A survey of the standing levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest. *Biotropica* **19**: 98-106.
- Delgadillo, C. 1998. Diversidad de la brioflora, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 355-368.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 431-451.
- Desmond, M.J. 2004. Habitat associations and co-occurrence of Chihuahuan Desert hares (*Lepus californicus* and *L. callois*). *The American Midland Naturalist* **151**: 414-420.
- Díaz, S., y M. Cabido. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 646-655.
- Díaz, S., J. Fargione, F.S. Chapin III y D. Tilman. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLOS Biology* **4**: 1300-1305.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: A phytocentric overview, en R. Dirzo y J. Sarukhán (eds.), *Perspectives on plant population ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 141-165.
- Dirzo, R., y C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation, and the advantages of dispersal, en A. Estrada y T.H. Fleming (eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 237-250.
- Dirzo, R., y A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation, en P.W. Price, P.W. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (eds.), *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, Nueva York, pp. 273-287.
- Dirzo, R., C.C. Horvitz, H. Quevedo y M.A. López. 1992. The effects of gap size and age on the understorey herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology* **80**: 809-822.
- Duckworth, J.C., M. Kent y P.M. Ramsay. 2000. Plant functional types: An alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography* **24**: 515-542.
- Dukes, J.S. 2003. Burning buried sunshine: Human consumption of ancient solar energy. *Climatic Change* **61**: 31-44.
- Dyer, L. 1990. *Interferencia lumínica de Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae) en el sotobosque e implicaciones sobre la comunidad de plántulas y árboles jóvenes en Los Tuxtlas, Ver.* Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Ehrlich, P. 2000. *Human natures: Genes, culture, and the human prospect*. Island Press, Washington, D.C.
- Espinosa-García, F.J., J.L. Villaseñor y H. Vibrans. 2004. Geographical patterns in native and exotic weed species in Mexico. *Weed Technology* **18**: 1552-1558.
- Espinosa, F.J., y J. Sarukhán. 1997. *Manual de malezas del Valle de México*. UNAM-Fondo de Cultura Económica, México.
- Estrada, A., y R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **6**: 77-91.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y C. Vázquez-Yanes. 1984. Observations on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* **16**: 315-318.
- Estrada, A., y R. Coates-Estrada. 1986a. Comparison of frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and bats (*Artibeus jamaicensis*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **7**: 3-13.
- Estrada, A., y R. Coates-Estrada. 1986b. Use of leaf resources by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **10**: 51-66.
- Estrada, A., y T.H. Fleming. 1986. *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publishers, Dordrecht.
- Estrada, A., y R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: Ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **7**: 459-474.
- Fittkau, E.J., y H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* **5**: 2-14.

- Flannery, T. 2005. *The weather makers: How man is changing the climate and what it means for life on earth*. Grove Press, Nueva York.
- Fleming, T.H., y A. Estrada. 1993. *Frugivores and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Flores-Villela, O., y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* **20**: 115-144.
- Flores, J., O. Briones, A. Flores y S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* **58**: 1-19.
- Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet y M. Loreau. 2006. *Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities*. *PLoS Biology* **4**:e1. doi:10.1371/journal.pbio.0040001.
- Franco, A.C., E. Olivares, E. Ball, U. Luttge y A. Haag-Kerwer. 1994. *In situ* studies of Crassulacean acid metabolism in several sympatric species of tropical trees of the genus *Clusia*. *New Phytologist* **126**: 203-211.
- Fu, C.F., y C.S. Hew. 1982. Crassulacean acid metabolism in orchids under water stress. *Botanical Gazette* **143**: 294-329.
- Fulé, P.Z., y W.W. Covington. 1996. Changing fire regimes in Mexican pine forests: Ecological and management implications. *Journal of Forestry* **94**: 33-38.
- Fulé, P.Z., y W.W. Covington. 1999. Fire regime changes in La Michilía biosphere reserve, Durango, Mexico. *Conservation Biology* **13**: 640-652.
- Galindo-González, J., S. Guevara y V.S. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* **14**: 1693-1703.
- García-Guzmán, G., y R. Dirzo. 2001. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a Mexican rain forest: Incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. *American Journal of Botany* **88**: 634-645.
- García-Guzmán, G., y R. Dirzo. 2004. Incidence of leaf pathogens in the canopy of a Mexican tropical wet forest. *Plant Ecology* **172**: 41-50.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler. Series A, Physical Geography* **73**: 179-186.
- García-Oliva, F., B. Sveshtarova y M. Oliva. 2003. Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 179-188.
- Gentry, A.H., y C. Dodson. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* **19**: 149-156.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests, en S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 146-194.
- Gilbert, S.G., y S.P. Hubbell. 1996. Plant diseases and the conservation of tropical forests. *BioScience* **46**: 98-106.
- Gitay, H., e I.H. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them?, en T.M. Smith, H.H. Shugart y F.I. Woodward (eds.), *Plant functional types: Their relevance to ecosystem properties and global change*. International Geosphere-Biosphere Programme Book Series, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-19.
- Glendinning, J.I., y L.P. Brower. 1990. Feeding and breeding responses of five mice species to overwintering aggregations of the monarch butterfly. *Journal of Animal Ecology* **59**: 1091-1112.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y L. Valiente-Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Canadian Journal of Botany* **77**: 203-208.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* **83**: 2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baez. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* **93**: 173-203.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J.M. Gómez, J.A. Hódar, J. Castro *et al.* 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* **14**: 1128-1138.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: A nonrenewable resource. *Science* **177**: 762-765.
- Gómez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda. 1976. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz*. Editorial Continental, México.
- Gómez-Pompa, A. y S. del Amo. 1985. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. INIREB, Xalapa-Editorial Alhambra, México.
- González-Espinosa, M., P.F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* **2**: 351-360.
- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, A. Camacho-Cruz, S.C. Holz, J.M. Rey *et al.* 2007. Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: modelos ecológicos y estrategias de acción. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80** (suplemento): 11-23.
- González-Soriano, E., R. Dirzo y R. Voght (eds.). 1997. *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* **250**: 26-31.



- Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley, Nueva York.
- Grötzschel, S., J. Köster y D. De Beer. 2004. Degradation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D) by a hypersaline microbial mat and related functional changes in the mat community. *Microbial Ecology* **48**:254-262.
- Guevara, R., e I. Romero. 2007. Buttressed trees of *Brosimum alicatrum* Sw. affect mycelial mat abundance and indirectly the composition of soil meso-fauna. *Soil Biology and Biochemistry* **39**:289-294.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola y L. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* **3**:655-664.
- Guevara, S., y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: Consequences for local species availability. *Vegetatio* **108**:319-338.
- Guimarães, P.R., V. Rico-Gray, S. Furtado dos Reis y J.N. Thompson. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences* **273**:2041-2047.
- Harvey, C., O. Komar, R. Chazdon, B.G. Ferguson, B. Finegan et al. 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology* **22**:8-15.
- Hernández, L., A.G. Romero, J.W. Laundre, D. Lightfoot, E. Aragón et al. 2005. Changes in rodent community structure in the Chihuahuan Desert, Mexico: Comparisons between two habitats. *Journal of Arid Environment* **60**:239-257.
- Hidalgo-Mihart, M.G., L. Cantú-Salazar, C.A. López-González, E. Martínez-Meyer y A. González-Romero. 2001. Coyote (*Canis latrans*) food habits in a tropical deciduous forest of western Mexico. *American Midland Naturalist* **146**:210-216.
- Hodel, D.R. 1992. Chamedorea palms: *The species and their cultivation*. Allen Press, Laurence.
- Holl, K.D., y M. Kappelle. 1999. Tropical forest recovery and restoration. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:378-379.
- Hooper, D.U., M. Solan, A. Symstad, S. Díaz, M.O. Gessner et al. 2002. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning, en M. Loreau, S. Naeem y P. Inchausti (eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Nueva York, pp. 195-208.
- Hooper, D.U., F.S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector y P. Inchausti. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**:3-35.
- Horvitz, C.C., y A.J. Beattie. 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *American Journal of Botany* **67**:321-326.
- Horvitz, C.C., y D.W. Schemske. 1986. Seed dispersal of a Neotropical myrmecochore: Variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* **18**:319-323.
- Horvitz, C.C., y D.W. Schemske. 1994. Effects of dispersers, gaps, and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* **75**:1949-1958.
- Huante, P., E. Rincón e I. Acosta. 1995a. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* **9**:849-858.
- Huante, P., E. Rincón y F.S. Chapin III. 1995b. Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional Ecology* **9**:760-766.
- Hughes, R.F., B. Kauffman y V.J. Jaramillo. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications* **10**:515-527.
- Ibarra-Cerdeña, C.N., L.I. Íñiguez-Dávalos y V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. *American Journal of Botany* **92**:503-509.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfías y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálido-húmeda de México. *Biotropica* **23**:242-254.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación, en S.E. González, D. Dirzo y R.C. Vogt (eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM, México, pp. 61-85.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos y K. Oyama. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany* **88**:1801-1812.
- Ibarra-Manríquez, G. y M. Martínez-Ramos. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecology* **160**:91-112.
- Illsley-Granich, C. 1984. *Vegetación y producción de la milpa bajo roza-tumba-quema en el ejido de Yaxcaba, Yucatán, México*. Tesis de licenciatura, Escuela de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.
- Ingleby, K., V.T.X. Thanh y P.H. Mason. 2004. Manual for the collection, identification and use of edible mycorrhizal mushrooms associated with forest trees. Centre for Ecology and Hydrology, Penicuik, Vietnam.
- Jansen, P., F. Bongers y L. Hemerik. 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a Neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs* **74**:569-589.
- Janzen, D.H. 1970a. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* **104**:501-528.
- Janzen, D.H. 1970b. *Jacquinia pungens*, a heliophile from the understory of tropical deciduous Forest. *Biotropica* **2**:112-119.



- Jaramillo, V.J., J.B. Kauffman, L. Rentería-Rodríguez, D.L. Cummings y L.J. Ellingson. 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* **6**:609-629.
- Jiménez-Lobato, V., y T. Valverde. 2006. Population dynamics of the shrub *Acacia bilimekii* in a semi-desert region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **65**:29-45.
- Kesler, S.E., y H. Ohmoto (eds.). 2006. *Evolution of the early atmosphere, hydrosphere, and biosphere: Constraints from ore deposits*. Memoir Geological Society of America, Boulder.
- Kremen, C., N.M. Williams y R.W. Thorp. 2002. Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**:16812-16816.
- Labbers, H., F.S. Chapin III y T.L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Lavorel, S., y E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**:545-556.
- Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti. 2002. *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution, and conservation*. CABI Publishing, Oxon, Reino Unido.
- Lewinsohn, T.M., P.I. Prado, P. Jordano, J. Bascompte y J.M. Olesen. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* **113**:174-184.
- Lima, S.L., y T.J. Valone. 1991. Predators and avian community organization: An experiment in a semi-desert grass. *Oecologia* **86**:101-112.
- Lira, R., y R. Riba. 1993. Las pteridofitas (helechos y plantas afines) de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural XLIV*(especial):69-92.
- López-Ramírez, A. 2002. *La importancia de las royas (Fungi: Uredinales) en la agricultura y silvicultura en México*. Disponible en <<http://www.uv.mx/institutos/forest/foresta/num1/roya.htm>>.
- Loreau, M., S. Naem y P. Inchausti. 2002. *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Nueva York.
- Lot, A., A. Novelo y P. Ramírez-García. 1998. Diversidad de la flora acuática mexicana, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 563-578.
- Llorente, J., y A. Luis. 1998. Análisis conservacionista de las mariposas mexicanas: Papilionidae (Lepidoptera, Papilionoidea), en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 149-179.
- Maass, J.M., J.M. Vose, W.T. Swank y A. Martínez-Yrizar. 1995. Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management* **74**:171-180.
- Magaña-Rodríguez, B. 2005. *Patrones sucesionales de composición y estructura de la comunidad regenerativa del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco*. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.
- Magaña, P., y J.L. Villaseñor. 2002. La flora de México: ¿Se podrá conocer completamente? *Ciencias* **66**:24-26.
- Mandujano, S. 2006. Preliminary evidence of the importance of ENSO in modifying food availability for white-tailed deer in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* **38**:695-699.
- Martin, C.E., A.B. Lubbers y J.A. Teeri. 1982. Variability in crassulacean acid metabolism: A survey of North Carolina succulent species. *Botanical Gazette* **143**:491-497.
- Martínez-Berdeja, A., y T. Valverde. 2008. Growth response of three globose cacti to radiation and soil moisture: An experimental test of the mechanism behind the nurse effect. *Journal of Arid Environments* **10**:1766-1774.
- Martínez-Garza, C., y H.F. Howe. 2003. Restoring tropical diversity: Beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* **40**:423-429.
- Martínez-Garza, C., y H.F. Howe. 2005. Developmental strategy or immediate responses in leaf traits of tropical tree species? *International Journal of Plant Sciences* **166**:41-48.
- Martínez-Garza, C., V. Peña, M. Ricker, A. Campos y H.F. Howe. 2005. Restoring tropical biodiversity: Leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* **217**:365-379.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias, en A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. Editorial Alhambra, México, pp. 191-239.
- Martínez-Ramos, M. 1991. *Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical*. Tesis de doctorado, UNAM, México.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**:179-224.
- Martínez-Ramos, M. 1995. Estudios y perspectivas sobre ecología vegetal en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **55**:75-91.
- Martínez-Ramos, M. 2006. Aspectos ecológicos de la selva húmeda en la región Lacandona: perspectivas para su estudio y conservación, en K. Oyama y A. Castillo (eds.), *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica*. Siglo XXI-UNAM, México, pp. 279-292.
- Martínez-Ramos, M., E. Álvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* **76**:700-716.

- Martínez-Ramos, M., E. Álvarez-Buylla y J. Sarukhán. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* **70**:555-558.
- Martínez-Ramos, M., y E. Álvarez-Buylla. 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends in Plant Science* **3**: 400-405.
- Martínez-Ramos, M., y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración: el caso de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80** (suplemento): 69-84.
- Martínez-Yrizar, A., y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* **6**:433-444.
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán, J.A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J.M. Maass *et al.* 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **8**:87-96.
- Martorell, C., y E. Ezcurra. 2002. Rosette scrub occurrence and fog availability in arid mountains of Mexico. *Journal of Vegetation Science* **13**:651-662.
- Marvier, M.A. 1998. Parasite impacts on host communities: Plant parasitism in a California coastal prairie. *Ecology* **79**:2616-2623.
- Masera, O.R., M.J. Ordóñez y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: Current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* **35**:265-295.
- Medellín, R.A., y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* **31**:478-485.
- Mikola, J., R.D. Bardgett y K. Hedlund. 2002. Biodiversity, ecosystem function and soil decomposer food webs, en M. Loreau, S. Naeem y P. Inchausti (eds.), *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 195-208.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press, Washington.
- Miller, P.M. 1999a. Coppice shoot and foliar crown growth after disturbance of a tropical deciduous forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* **116**:163-173.
- Miller, P.M. 1999b. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **15**:179-188.
- Miller, P.M., y J.B. Kauffman. 1998a. Effects of slash and burn agriculture on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecology and Management* **103**:191-201.
- Miller, P.M., y J.B. Kauffman. 1998b. Seedling and sprout response to slash and burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* **30**:538-546.
- Minnich, R.A., M.G. Barbour, H.J. Burk y J. Sosa-Ramírez. 2000. Californian mixed-conifer forests under unmanaged fire regimes in the Sierra San Pedro Mártir, Baja California, Mexico. *Journal of Biogeography* **27**:105-129.
- Miranda, F., y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.
- Molina-Freaner, F., A. Rojas-Martínez, T.H. Fleming y A. Valiente-Banuet. 2005. Pollination biology of the columnar cactus *Pachycereus pecten-aboriginum* in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* **56**:117-127.
- Mooney, H.A., S.H. Bullock y E. Medina. 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Morales-Zárate, M.V., F. Arreguín-Sánchez, J. López-Martínez y S.E. Lluch-Cota. 2005. Ecosystem trophic structure and energy flux in the northern Gulf of California, Mexico. *Ecological Modelling* **174**:331-346.
- Murphy, P.G., y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.
- Naeem, S. 2000. Autotrophic-heterotrophic interactions and their impacts on biodiversity and ecosystem functioning, en A.P. Kinzig, S.W. Pacala y D. Tilman (eds.), *The functional consequences of biodiversity*. Princeton University Press, Princeton, pp. 120-150.
- Noguez, A.M., H.T. Arita, A.E. Escalante, L.J. Forney, F. García-Oliva *et al.* 2005. Microbial macroecology: Highly structured prokaryotic soil assemblages in a tropical deciduous forest. *Global Ecology and Biogeography* **14**:241-248.
- Núñez, R., B. Miller y F. Lindzey. 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México, en R.A. Medellín, C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz *et al.* (eds.), *El jaguar en el nuevo milenio*. UNAM-Wildlife Conservation Society-Fondo de Cultura Económica, México, pp. 107-126.
- Nutman, P.S. 1976. *Symbiotic nitrogen fixation in plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ollivier, B., y M. Margot (eds.). 2005. *Petroleum microbiology*. ASM Press, Washington, D.C.
- Oyama, K., M. Pérez-Pérez, P. Cuevas-Reyes y R. Luna-Reyes. 2003. Regional and local species richness of gall-forming insects in two tropical rain forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **19**:595-598.
- Pake, C.E., y D.L. Venable. 1996. Seed banks in desert annuals: Implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* **77**:1427-1435.
- Park, A.D. 2001. Environmental influences on post-harvest natural regeneration in Mexican pine-oak forests. *Forest Ecology and Management* **144**:213-228.
- Parmesan, C., y G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**:37-42.
- Parra-Tabla, V., y S.H. Bullock. 1998. Factors limiting fecundity of the tropical tree *Ipomoea wolcottiana* (Convolvulaceae) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* **14**:615-627.
- Pavón, N.P., O. Briones y J. Flores-Rivas. 2005. Litterfall production and nitrogen content in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* **60**:1-13.

- Pawlowski, J., M. Holzmann, C. Berney, J. Fahrni, A.J. Gooday *et al.* 2003. The evolution of early Foraminifera. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**: 11494-11498.
- Paz, H., S. Mazer y M. Martínez-Ramos. 1999. Effects of seed mass and environmental factors on seedling emergence within seven species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* **80**: 1594-1606.
- Paz, H., y M. Martínez-Ramos. 2003. Seed size and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* **84**: 439-450.
- Paz, H., S. Mazer y M. Martínez-Ramos. 2005. Comparative ecology of seed mass in *Psychotria* (Rubiaceae): Effects of seed in early performance. *Functional Ecology* **19**: 707-718.
- Pedroche, F.F., K.M. Dreckmann, A.G. Senties y R. Margáin-Hernández. 1993. Diversidad algal en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural XLIV* (especial): 69-92.
- Peña-Ramírez, V.M., y C. Bonfil. 2003. Efecto del fuego en la estructura poblacional y la regeneración de dos especies de encinos (*Quercus liebmanii* Oerst. y *Quercus magnoliifolia* Née) en la región de la Montaña (Guerrero), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **72**: 5-20.
- Peretó, J. 2005. Controversies on the origin of life. *International Microbiology* **8**: 23-31.
- Pérez-García, E.A., y J.A. Meave. 2004. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography* **33**: 438-447.
- Pérez-Salicrup, D.R. 2001. Effect of liana cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia. *Ecology* **82**: 389-396.
- Pérez-Salicrup, D.R., V.L. Sork y F.E. Putz. 2001. Lianas and trees in a liana forest of Amazonian Bolivia. *Biotropica* **33**: 34-47.
- Perry, J.J.P. 1991. *The pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Oregon.
- Petchey, L., y K.J. Gaston. 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecological Letters* **9**: 741-758.
- Peters, E.M., C. Martorell y E. Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* **72**: 593-601.
- Peterson, A.T., M.A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón *et al.* 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* **416**: 226-228.
- Philippot, P., M.V. Zuilen, K. Lepot, C. Thomazo, J. Farquhar *et al.* 2007. Early archaean microorganisms preferred elemental sulfur, not sulfate. *Science* **317**: 1534-1537.
- Pimienta-Barrios, E., E. Pimienta-Barrios y P.S. Nobel. 2004. Ecophysiology of the pitayo of Querétaro (*Stenocereus queretaroensis*). *Journal of Arid Environments* **59**: 1-17.
- Pineda, F. 2007. *Morfología de plántulas en la selva seca de Chamela: divergencias entre pares congénéricos especializadas en hábitats húmedos vs. secos*. Tesis de maestría, posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México.
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos y J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and sensitivity analysis of its finite population growth rate. *Journal of Ecology* **72**: 977-992.
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos, A. Mendoza, E. Álvarez-Buylla y J. Sarukhán. 1986. Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes* **30**: 108-116.
- Poorter, L., S.J. Wright, H. Paz, D.D. Ackerly, R. Condit *et al.* 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* **89**: 1908-1920.
- Popma, F., y F. Bongers. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia* **4**: 625-632.
- Press, M.C., y J.D. Graves. 1995. *Parasitic plants*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Press, M.C., y G.K. Phoenix. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* **166**: 737-751.
- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* **65**: 1713-1724.
- Quintana-Ascencio, P.F., M. González-Espinosa y N. Ramírez-Marcial. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedlings growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **119**: 6-18.
- Quintana-Ascencio, P.F., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez y M. Martínez-Ico. 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* **28**: 192-209.
- Raunkaier, C.C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford.
- Reich, P.B., M.B. Walters y D.S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academic of Sciences* **94**: 13730-13734.
- Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environment* **64**: 549-585.
- Rezende, E.L., P. Jordano y J. Bascompte. 2007. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos* **116**: 1919-1929.
- Riba, R. 1998. Pteridofitas mexicanas: distribución y endemismo, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 369-376.
- Ricaño-Rocha, A. 2007. *Morfología aérea y subterránea de plántulas tropicales: variación a lo largo del gradiente*

- sucesional en campos abandonados en una selva alta.* Tesis de maestría, posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México.
- Rico-Gray, V. 1989. The importance of floral and circum-floral nectar to ants inhabiting dry tropical lowlands. *Biological Journal of the Linnean Society* **38**: 73-181.
- Rico-Gray, V., y L.B. Thien. 1989. Effect of different ant species on reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinis* (Orchidaceae). *Oecologia* **81**: 487-489.
- Rico-Gray, V., y L.S.L. Sternberg. 1991. Carbon isotopic evidence for seasonal change in feeding habits of *Camponotus planatus* Roger (Formicidae) in Yucatán, Mexico. *Biotropica* **23**: 93-95.
- Rico-Gray, V., y J.G. García-Franco. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* **3**: 617-624.
- Rico-Gray, V., M. Palacios-Ríos, J.G. García-Franco y W.P. MacKay. 1998. Richness and seasonal variation of ant-plant associations mediated by plant-derived food resources in the semiarid Zapotitlán Valley, Mexico. *American Midland Naturalist* **140**: 21-26.
- Riches, C.R., y C. Parker. 1995. Parasitic plants as weeds, en M.C. Press y J.D. Graves (eds.), *Parasitic plant*. Chapman & Hall, Nueva York, pp. 226-249.
- Rincón, E., y P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees: Structure and Function* **7**: 202-207.
- Rivas-Arancibia, S.P., C. Montaña, J.X. Velasco Hernández y J.A. Zavala-Hurtado. 2006. Germination responses of annual plants to substrate type, rainfall, and temperature in a semi-arid inter-tropical region in Mexico. *Journal of Arid Environments* **67**: 416-427.
- Rocha, M., A. Valera y L.E. Eguiarte. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave littaea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany* **92**: 1330-1341.
- Romero-Duque, L.P., V.J. Jaramillo y A. Pérez-Jiménez. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* **253**: 38-47.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monograph* **37**: 317-350.
- Roy, J., S. Bernard y H.A. Money. 2001. *Terrestrial global productivity*. Academic Press, San Diego.
- Ruf, A., y L. Beck. 2005. The use of predatory soil mites in ecological soil classification and assessment concepts, with perspectives for oribatid mites. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **62**: 290-299.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerógama de México, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología. UNAM, México, pp. 129-148.
- Sánchez-Cordero, V., y R. Martínez-Gallardo. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **14**: 139-151.
- Sánchez-Gallén, I., y J. Álvarez-Sánchez. 1996. Root productivity in a lowland tropical rain forest in Mexico. *Vegetatio* **123**: 109-115.
- Sánchez-Gallén, I., y P. Guadarrama. 2003. El papel de las asociaciones micorrízicas en el crecimiento y la competencia de plántulas, en F. Álvarez-Sánchez y E. Naranjo-García (eds.), *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A.C.-Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM, Xalapa, pp. 316.
- Saugier, J., B. Roy y H.A. Mooney. 2001. *Terrestrial global productivity*. Academic Press, San Diego.
- Schenk, H.J., y R.B. Jackson. 2002. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* **90**: 480-494.
- Schlesinger, W.H. 1997. *Biogeochemistry: An analysis of global change*. Academic Press, San Diego.
- Schuppe, W., y D.H. Feener. 1991. Phylogeny, life form, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest, en C.R. Huxley y D.F. Cutler (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp. 175-197.
- Schwartz, M.W., C.A. Brigham, J.D. Hoeksema, K.G. Lyons, M.H. Mills et al. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: Implications for conservation ecology. *Oecologia* **122**: 297-305.
- Silva-Montellano, A., y L.E. Eguiarte. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. I. Floral characteristics, visitors, and fecundity. *American Journal of Botany* **90**: 377-387.
- Smith, T.M., H.H. Shuggart y F.I. Woodward. 1997. *Plant functional types: Their relevance to ecosystem properties and global change*. International Geosphere-Biosphere Programme Book Series, Cambridge University Press, Cambridge.
- Sork, V.L. 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Plant Ecology* **107/108**: 133-147.
- Souza, V., L. Espinosa-Asuar, A.E. Escalante, L.E. Eguiarte, J. Farmer et al. 2006. An endangered oasis of aquatic microbial biodiversity in the Chihuahuan desert. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**: 6565-6570.
- Sterck, F., M. Martínez-Ramos, G. Dyer-Leal y J. Rodríguez-Velázquez. 2003. The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland rainforest. *Functional Ecology* **17**: 194-200.
- Styles, B.T. 1998. El género *Pinus*: su panorama en México, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad*



- biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM México, pp. 385-408.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest, en M.E. Soulé (ed.), *Conservation biology*. Sinauer Associates, Sunderland, pp. 330-334.
- Thomas, C.D., A. Cameron, R.E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont *et al.* 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* **427**: 145-148.
- Ting, I.P., E.M. Lord, L.S.L. Sternberg y M.J. DeNiro. 1985. Crassulacean acid metabolism in the strangler *Clusia rosea* Jacq. *Science* **229**: 969-971.
- Tinoco Ojanguren, C., y C. Vázquez-Yanes. 1983. Especies CAM en la selva húmeda tropical de Los Tuxtlas, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **45**: 150-153.
- Torres-Chávez, M.G., y A.G. Navarro. 2000. Los colibríes de México: brillo de biodiversidad. *Biodiversitas* **28**: 1-6.
- Townsend, C.R. 2007. *Ecological applications: Towards a sustainable world*. Blackwell Publishing, Londres.
- Trejo, I., y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* **11**: 2048-2063.
- Uribe-Mú, C.A., y M. Quesada. 2006. Preferences, patterns, and consequences of branch removal on the dioecious tropical tree *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) by the insect borer *Oncideres albomarginata chamela* (Cerambycidae). *Oikos* **112**: 691-697.
- Valencia, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 33-53.
- Valiente-Banuet, A., y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* **79**: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., A.A. Rojas-Martínez, M.C. Arizmendi y P. Dávila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley. *Journal of American Botany* **84**: 452-455.
- Valverde, T., y A. Zavala-Hurtado. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **64**: 193-208.
- Van Breugel, M., M. Martínez-Ramos y F. Bongers. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 663-674.
- Van Breugel, M., M. Bongers y M. Martínez-Ramos. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: Recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* **39**: 610-619.
- Van Driesche, A., y T.S. Bellows. 1996. *Biological control*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Vander Wall, S.B. 2002. Mastling in animal-dispersed pines facilitates seed dispersal. *Ecology* **83**: 3508-3516.
- Vázquez-Yanes, C., y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 69-87.
- Vega-Cendejas, M.E., y F. Arreguín-Sánchez. 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatán Peninsula. *Ecological Modeling* **137**: 119-133.
- Viera, D.L.M., y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* **14**: 11-20.
- Voigt, W., y J. Perner. 2004. Functional group interaction patterns across trophic levels in a regenerating and a seminatural grassland, en V.M. Temperton, R.J. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle (eds.), *Assembly rules and restoration ecology*. Island Press, Washington, D.C., pp. 156-188.
- Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* **6**: 18-23.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* **199**: 213-227.
- Westoby, M., D.S. Falster, A.T. Moles, P.A. Vesk e I.J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 125-159.
- Withgott, J. 1999. Pollination migrates to top of conservation agenda. *BioScience* **49**: 857-862.
- Wright, I.J., P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821-827.
- Wright, I.J., D.D. Ackerly, F. Bongers, K.E. Harms, G. Ibarra-Manríquez *et al.* 2007. Relationships among key dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany* **99**: 1003-1015.
- Yáñez-Espinosa, L., T. Terrazas, L. López-Mata y J.L. Valdez-Hernández. 2003. Leaf trait variation in three species through canopy strata in a semi-evergreen Neotropical forest. *Canadian Journal of Botany* **81**: 398-404.
- Zambrano, L., M. Scheffer y M. Martínez-Ramos. 2001. Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos* **94**: 344-350.
- Zetina-Rejón, M.J., F. Arreguín-Sánchez y E.A. Chávez. 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **57**: 803-815.