

Ecología de Restauración y Restauración Ambiental

Roberto Lindig Cisneros



Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad
Universidad Nacional Autónoma de México



Ecología de Restauración y Restauración Ambiental

Roberto Lindig Cisneros

Primera edición: 17 de julio de 2017

D.R.© **Universidad Nacional Autónoma de México**

Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, C.P. 04510 México, Distrito Federal.

Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad

Cuidado de la edición: Cecilia López Ridaura, Raúl Casamadrid y Daniela Cadenas León

Diseño editorial y armado: Carlos Villaseñor Zamorano

Fotografía de portada: Roberto Lindig Cisneros

Ilustraciones: Paula Lindig Lara y Roberto Lindig Cisneros

ISBN 978-607-02-9452-5

La presente publicación contó con dictámenes de expertos externos de acuerdo con las normas editoriales de la ENES Morelia, UNAM.

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio sin la autorización escrita del titular de los derechos patrimoniales.

Hecho en México

Ecología de Restauración y Restauración Ambiental

Roberto Lindig Cisneros



Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad
Coordinación de la Investigación Científica
Universidad Nacional Autónoma de México

A Paula y Joaquín

Agradecimientos

Este libro no hubiera sido posible sin el ambiente de libertad intelectual que he encontrado a lo largo de los años como estudiante y académico en universidades públicas de México y el extranjero. Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo que me ha brindado a lo largo de los años para realizar mis actividades de investigación y docencia, en particular por la beca PASPA otorgada por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico para realizar una estancia sabática en la Universidad de California, en Riverside. A esta última por recibirme en el “University of California Institute for Mexico and the United States” (UC MEXUS) durante mi sabático y proporcionarme condiciones inmejorables para realizar esta obra. En este sentido, mis más profundos agradecimientos al Dr. Exequiel Ezcurra y todos en UC MEXUS. También a todos en la DGAPA y el IIES de la UNAM cuya labor eficiente, amable y profesional permitió que me dedicara al trabajo académico sin preocupaciones administrativas.

A la Escuela Nacional de Estudios Superiores Campus Morelia, que alberga a la Licenciatura en Ciencias Ambientales, y a los estudiantes de esta carrera que a lo largo de los años han cursado la materia de Restauración Ecológica, por permitirme ser su profesor y aprender con ustedes a lo largo de todos estos años. En particular a la generación 2013-2017 por aceptar revisar a lo largo del curso la primera versión de este libro, sus atinados comentarios me permitieron mejorar considerablemente el texto.

A la Dra. Joy Zedler, con quien inicié mi trabajo en el fascinante campo de la ecología de restauración en la Universidad de Wisconsin-Madison. De su persona aprendí –al lado de grandes maestros a lo largo de los años– la importancia de aportar conocimientos para la sociedad global sin dejar de trabajar para aportar a la solución de problemas locales; y de la institución, la grandeza de las universidades públicas más allá de las fronteras de mi país.

Finalmente, a mi familia; en ella aprendí de la solidaridad y del valor del conocimiento como un bien común.

Índice

Introducción	9
Capítulo 1. Orígenes	13
1.1. La restauración ecológica como una idea nueva	13
1.2. El desarrollo de la disciplina científica	21
1.3. La relación con otras disciplinas	25
<hr/>	
Sección 1. Ecología de restauración	31
Capítulo 2. Clima, topografía y suelo	35
2.1. Clima	35
2.2. Topografía y microtopografía	39
2.3. Suelo	41
Capítulo 3. Ecofisiología	53
3.1. La luz y la tolerancia de las plantas	56
3.2. La temperatura y la tolerancia de las plantas	59
3.3. Ecofisiología de semillas	60
Capítulo 4. Poblaciones	69
4.1. Dinámica de poblaciones	69
4.2. Genética de poblaciones	76
4.3. Ensayos de jardín común	83
Capítulo 5. Interacciones	87
5.1. Tipos de interacciones	87
5.2. Interacciones positivas	91
Capítulo 6. Comunidades	97
6.1. Riqueza y diversidad de las comunidades	98
6.2. Estructura de las comunidades	103
6.3. Grupos funcionales	105
6.4. Reglas de ensamblaje	108
6.5. Redes tróficas	111
6.6. Dinámica de las comunidades	115
6.6.1. Sucesión	116
6.6.2. Modelos de Estados y Transiciones	122
Capítulo 7. Ecosistemas	129
7.1. Historia del concepto de ecosistema	131
7.2. El enfoque ecosistémico	133
7.3. Métodos para medir la productividad	137
7.4. Patrones de la productividad y la distribución de la biomasa	138

7.5. Ciclos biogeoquímicos del C, N y P	141
7.6. Funciones y servicios ecosistémicos	144
7.7. Ecología del paisaje	146

Sección 2. Restauración ambiental **151**

Capítulo 8. La restauración ambiental en el manejo de ecosistemas	153
8.1. Hacia la restauración ambiental	154
8.2. La ética de la restauración ambiental	161
Capítulo 9. Barreras como un marco para la restauración ambiental	169
9.1 Metas de la restauración ecológica	174
9.2. Barreras físicas	180
9.2.1. Características topográficas	181
9.2.2. Régimen hidrológico	185
9.2.3. Cambio climático	189
Capítulo 10. Barreras ecológicas	197
10.1. Barreras a la dispersión	198
10.1.1. Colecta de semillas y propagación	203
10.2. Barreras al establecimiento	215
10.3. Nodricismo en restauración	225
10.4. Barreras a la persistencia	229
10.5. Selección de especies	231
Capítulo 11. Restauración de fauna	245
11.1. Principios generales	246
11.2. Protocolos de reintroducción	249
Capítulo 12. Especies invasoras	253
Capítulo 13. Barreras sociales	267
Capítulo 14. Elaboración de proyectos de restauración ambiental	275
14.1. Evaluación previa	279
14.2. Establecimiento de criterios de restauración	281
14.3. Diseño	285
14.4. Planeación de la implementación	287
14.5. Monitoreo	288
14.5.1. Evaluación de la supervivencia y desempeño de árboles en reforestaciones	289
14.5.2. Evaluación de la vegetación natural o establecida	290
14.5.3. Evaluación de fauna	293
14.5.4. Consideraciones finales sobre la evaluación y el monitoreo	295

Referencias	299
Índice alfabético	317

Introducción

La ecología de restauración, que es el tema de la primera parte de esta obra, es la ciencia que busca entender los procesos que ocurren en ecosistemas degradados que se encuentran en proceso de recuperación, y la forma en que esta recuperación se puede hacer más eficiente y dirigida. Genera la mayor parte del conocimiento que permite la práctica de la restauración ambiental, que es la segunda parte de esta obra. La restauración ecológica es parte de la ecología, que es a su vez una ciencia relativamente joven, que se diferenció de la filosofía natural y la biogeografía a finales del siglo XIX y principios del siglo XX.

La ecología de restauración es, sobre todo, una ciencia aplicada que busca responder preguntas relacionadas con la reintroducción de poblaciones en sitios en donde han sido extirpadas: ¿qué características físicas debe poseer el sitio para facilitar el establecimiento de plantas y la colonización de animales?, ¿cuántos individuos se deben plantar o liberar por unidad de área?, ¿de qué edad o tamaño?, ¿de qué lugar se deben coleccionar las semillas y capturar los individuos para el sitio que se está restaurando?, ¿qué ocurre con la diversidad genética de las poblaciones que se establecen y cómo afecta esta diversidad a los resultados del esfuerzo de restauración? También busca favorecer los procesos que permitan la recuperación de comunidades diversas en donde se den procesos dinámicos lo más parecidos a los de ecosistemas naturales, para lo cual se deben responder múltiples interrogantes: ¿cómo afectan la dinámica depredador-presa los procesos de restauración?, ¿cuál es el papel de la herbivoría en las diferentes etapas de un proyecto de restauración

ecológica?; ¿existen reglas de ensamble de comunidades que nos permitan predecir la composición de una comunidad en función de las especies que introducimos?; ¿qué ocurre con la dinámica sucesional en sitios degradados y cómo podemos manipularla para lograr la restauración de ecosistemas? Todas estas, y más, son las preguntas que la ecología de restauración explora al nivel de las comunidades ecológicas. Una vez que comunidades más o menos complejas existen en un sitio degradado, o simultáneamente a su establecimiento, la ecología de restauración busca entender la forma en que los procesos relacionados con los nutrientes de las plantas, el agua y el suelo alteran y cambian durante el proceso de restauración y cómo estos cambios están relacionados con las condiciones anteriores del sitio. El estudio de estos ciclos biogeoquímicos y otros procesos ecosistémicos es fundamental para la recuperación de ecosistemas funcionales. ¿Qué tan alterado puede estar un suelo para que la restauración de un ecosistema complejo no sea viable? ¿Cuál es la relación entre la diversidad de especies de plantas y la resistencia del ecosistema restaurado a diversos disturbios? ¿Cómo afectan a la productividad primaria del ecosistema restaurado los procesos de cambio que se dan en el suelo cuando se aplican diferentes medidas de restauración? Entonces, como disciplina científica, la ecología de restauración busca entender la dinámica natural y los mecanismos que permiten, limitan o dificultan el restablecimiento de las condiciones existentes antes de la degradación de los ecosistemas naturales o la creación de condiciones equivalentes a las de un sistema de referencia. Cuando la degradación ha sido severa buscará entender los procesos que permitan la recuperación de funciones o atributos estructurales específicos de un ecosistema para lograr una recuperación parcial. Pero si no se da la aplicación del conocimiento generado la ecología de restauración no tendrá razón de ser.

Los seres humanos hemos desarrollado diversas formas de manejo intensivo de los ecosistemas que se iniciaron con la invención de la agricultura. En la medida en que la población humana creció y su influencia aumentó hasta alcanzar una escala global, el daño a los ecosistemas se hizo más evidente y extenso. Desde luego el impacto a los ecosistemas no fue de la misma magnitud en todas las regiones del planeta. Una de las regiones en donde el impacto de las actividades humanas había causado daños considerables a principios del siglo XX, sobre todo por la conversión de enormes extensiones de ecosistemas naturales en campos agrícolas, fue el medio oeste de los Estados Unidos. Es en esta región, como veremos más adelante, en donde se origina la idea de la restauración ecológica que, como resultado de un estudio de la historia de esta forma de manejo de ecosistemas, Jordan y Lubick (2011) han llamado “ecocéntrica”; es decir: en donde se prioriza lo natural sobre lo utilitario. Estos autores y otros relacionan el origen de la restauración ecológica con la inauguración del Arboretum de la Universidad de Wisconsin, en Madison, y en particular de la pradera que hoy se conoce como la Pradera de Curtis, lo que ocurrió en 1934. A partir de entonces la restauración ecológica se ha diversificado, en

particular, en términos de las metas que se pretende alcanzar, de la forma en que se involucra a las personas y a los diferentes grupos sociales, y de los motivos que la generan.

En la actualidad existe una terminología muy abundante alrededor de las múltiples formas de hacer restauración ecológica y por lo tanto es conveniente aclararlos para adentrarnos en su estudio. De todos los términos que puede uno encontrar utilizados para nombrar a la recuperación de ecosistemas degradados son tres los más frecuentes: la *restauración ecológica*, que en términos de la concepción original de la idea es la recuperación de ecosistemas que existían en el pasado y que fueron destruidos por las actividades humanas (aunque esta definición ha cambiado con el tiempo, como veremos más adelante), y por lo tanto es de gran importancia la recuperación simultánea de la estructura y la función de los ecosistemas; la *rehabilitación*, que de acuerdo con la Sociedad para la Restauración Ecológica (2004), busca recuperar los procesos ecosistémicos, en particular la productividad y los servicios que nos proporcionan (es decir, las funciones que son reconocidas como útiles por la sociedad), sin importar necesariamente la estructura; y, finalmente, la *recuperación*, a veces llamada *reclamación* –muy probablemente como una traducción de la palabra inglesa “reclamation”–, incluye las actividades que se llevan a cabo para reducir el impacto negativo de actividades mineras y otras similares, y por lo tanto tiene como objetivos reducir los riesgos para las personas, mejorar las propiedades estéticas del sitio y, en general, lograr que el terreno deje de representar un riesgo ambiental. En los siguientes capítulos veremos, en primer lugar, una breve exposición del desarrollo histórico de la restauración, para seguir con una serie de temas relacionados con la ecología de restauración que permiten iniciar el estudio de esta disciplina y, finalmente, revisaremos varios aspectos de la práctica de la restauración de ecosistemas.

Capítulo 1

Orígenes

1.1. La restauración ecológica como una idea nueva

Establecer el origen de la restauración ecológica es tal vez más complicado que establecer el de la ecología de restauración, pues esta última, como cualquier actividad científica organizada, surge de un proceso de legitimación dentro del ámbito académico y genera una gran cantidad de documentos que permiten rastrear sus orígenes. En cambio, determinar el origen de una actividad de manejo de ecosistemas es más difícil porque al interactuar el ser humano con el medio ambiente se mezclan en el tiempo y el espacio diversas prácticas que buscan satisfacer diferentes necesidades. En consecuencia y retrospectivamente podemos distinguir muchas prácticas que tienen como efecto recuperar las condiciones existentes antes de la perturbación causada a la naturaleza por la acción humana, lo que nos obliga a clasificarlas como restauración ecológica, sin que esta fuera necesariamente la intención de quienes las llevaron a cabo. Es así que el ser humano por cientos de años ha realizado actividades en las que se pueden reconocer al menos algunos de los elementos que hoy en día asociamos con la restauración ecológica, como la reforestación con fines diferentes a la producción de madera, el mantenimiento de comunidades diversas de plantas nativas, la protección de zonas para el beneficio de la fauna, entre otras. Por lo que si estudiamos la interacción de cualquier sociedad humana con su ambiente podemos distinguir diversos modos de relacionarse con la naturaleza, algunos de los cuales podemos asociar con la idea de restauración ecológica en un sentido amplio.

Sin embargo, durante un período corto de tiempo en términos históricos, que abarcó la segunda y tercera década del siglo XX, y en un conjunto limitado de contextos ambientales, se desarrolló la idea de recrear, en el sentido literal, un ecosistema completo con todas sus partes y procesos. Esta es la idea de la restauración ecológica, a la que Jordan y Lubick (2011), para más precisión, definen como “restauración ecocéntrica” pues busca recuperar a la naturaleza por su valor intrínseco y es, por lo tanto, diferente de otras formas de manejo que logran mejorar el ambiente para los fines de una persona o grupo,¹ sobre todo con fines productivos. En términos históricos fue a principios del siglo XX cuando se dieron las condiciones para que surgiera la idea de la restauración ecológica, pues para esos años las consecuencias de la revolución industrial y el capitalismo extractivista eran evidentes en muchas regiones del planeta. Grandes extensiones alteradas por actividades humanas dominaban el paisaje de muchas regiones sobre todo en el hemisferio norte, en donde quedaban pocas evidencias de lo que se podría distinguir como natural. Por otro lado, se estaba dando un proceso de acumulación de conocimientos sobre la dinámica de las poblaciones de plantas y animales, de las comunidades silvestres y de los ecosistemas. El primer libro de ecología vegetal fue publicado en 1895 por Johannes Eugenius Warming, titulado *Oecología de las plantas: Una Introducción al Estudio de las Comunidades Vegetales* (publicado originalmente en danés y titulado: *Plantensamfund: Grundtræk af den økologiske Plantegeografi*), en donde se describen comunidades de plantas de distintas partes del planeta en función de diversos factores ambientales. A partir de esta obra fueron muchas las contribuciones que a finales del siglo XIX y principios del siglo XX construyeron los fundamentos de la ciencia de la ecología. Para el tema que nos ocupa es importante reconocer que durante los inicios de la década de 1930 la ecología ya contaba con un cuerpo de conocimientos considerable, lo que se refleja en la publicación de 1905, de Frederic Edward Clements, *Research Methods in Ecology*, que es considerado como el primer trabajo que establece un método sistemático para la investigación en ecología.

De particular importancia para la restauración ecológica fue el desarrollo de la teoría sucesional. La idea de sucesión, es decir, el proceso de cambio en la composición de las comunidades naturales, se desarrolló a finales del siglo XIX y principios del XX, y fue Henry Chandler Cowles quien la expresó con claridad, por primera vez, en una serie de cuatro artículos que se publicaron en 1899, en donde presenta los resultados de sus estudios de la vegetación de las dunas alrededor del lago Michigan (figura 1.1), en los Estados Unidos de América (Cowles, 1889). El desarrollo de la teoría sucesional siguió su curso y recibió un gran impulso gracias al trabajo de Frederic Edward Clements, quien estudio la vegeta-

¹ Jordan y Lubick discuten estas ideas en el siguiente párrafo: “But the idea of recreating an entire ecosystem, community, or landscape, complete with all its parts and processes, was a new idea. It was also an important idea, and to distinguish it from other forms of land management, which we might call meliorative land management (i.e., making an environment “better” for someone), we are calling this ecocentric restoration, which is restoration focused on the literal re-creation of a previously existing ecosystem, including not just some but all its parts and processes”.

ción nativa de Nebraska y escribió de manera extensa sobre las asociaciones de plantas. Presentó de manera detallada su punto de vista sobre la sucesión, que ya había esbozado en su libro de métodos de 1905, en un libro publicado en 1916 y que lleva el título de *Plant succession: an analysis of the development of the vegetation*; Clements consideraba que el proceso de cambio de las comunidades vegetales era similar al desarrollo de un organismo, y que era un proceso de cambio que se daba en todos los ecosistemas.

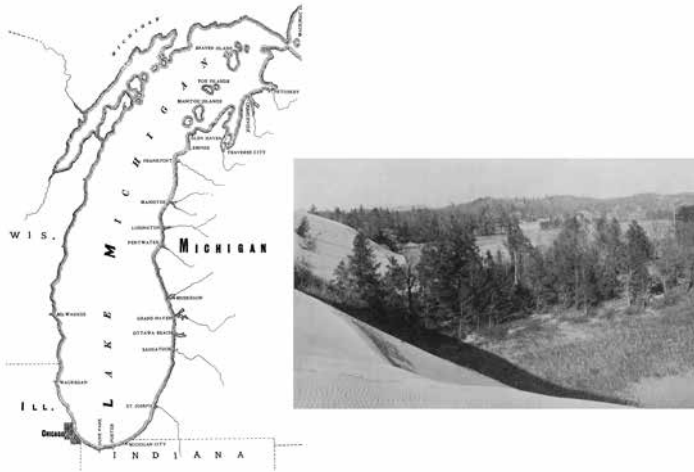


Figura 1.1. El estudio de las dunas en las orillas del Lago Michigan y su vegetación permitieron a Henry Cowles proponer la existencia de procesos sucesionales (Modificado de Cowles, 1899).

Clements escribió en la tercera página del primer capítulo de su libro: “El estudio del desarrollo de la vegetación necesariamente se basa en la suposición que la unidad o formación clímax es una entidad orgánica. Como un organismo, la formación aparece, crece, madura y muere”. La visión de Clements de la sucesión dependía de interacciones estrechas entre los integrantes de una comunidad vegetal, implicaba un proceso de cambio predecible y sobre todo la existencia de la comunidad clímax. Clements escribió: “el clímax constituye la unidad principal de la vegetación y, como tal, forma la base para la clasificación natural de las comunidades vegetales” (Clements, 1936). Este modelo de la sucesión fue cuestionado por Henry Gleason quien, desde 1917, propuso que las asociaciones vegetales eran el resultado de procesos aleatorios y que la sucesión estaba dominada por interacciones de competencia (Gleason, 1926, 1927). Aunque el modelo de Gleason es más apegado a la realidad, la visión organísmica de la sucesión prevaleció por muchas décadas, y de hecho fue fundamental para el desarrollo de la idea de la restauración ecológica.

Con el daño creciente a los ecosistemas y un conocimiento de las relaciones ecológicas más profundo, en las primeras décadas del siglo XX las condiciones estaban dadas para que surgiera la idea de la restauración ecológica, de tal forma que en varios lugares

se llevaron a cabo proyectos orientados en este sentido. De ellos el mejor conocido es el de la Pradera de Curtis (figura 1.2), del Arboretum de la Universidad de Wisconsin, en Madison. De acuerdo con Jordan y Lubick (2011, 75), este es el proyecto mejor conocido por varias razones, entre las que destacan tres: su extensión (casi 200 hectáreas, la mayor hasta ese entonces), la continuidad del proyecto (que sigue vigente hasta el presente) y, en particular, la claridad con la que se establecieron las metas y el fundamento filosófico de proyecto. En uno de los discursos que se dieron en la inauguración del Arboretum, el 17 de junio de 1934, Aldo Leopold, uno de los conservacionistas más importantes de la primera mitad del siglo XX, expresó claramente su objeto: “reconstruir, principalmente para el uso de la Universidad, una muestra del Wisconsin original, una muestra de como el condado de Dane se veía cuando llegaron nuestros antepasados” (Jordan, 1984). En el mismo discurso también expresó sus ideas sobre el papel de la ciencia en este proceso; Leopold dijo: “Ha llegado el momento para que la ciencia se ocupe de la Tierra misma. El primer paso es reconstruir una muestra de lo que teníamos al inicio”.

De acuerdo con J. B. Callicott (2002), entre las ideas que influyeron en Aldo Leopold para articular de esta manera la idea de la restauración, en particular sobre la necesidad de reconstruir lo que había en el pasado, se encontraban dos “mitos”: el del equilibrio ecológico (la comunidad clímax de Clements) y el de la naturaleza prístina. Mitos en el sentido de que eran ideas que se creían correctas por la mayoría de las personas y que ahora consideramos como incorrectas (una de las acepciones de la palabra mito en inglés). La primera idea errónea, la del equilibrio ecológico, es consecuencia del modelo sucesional de Clements, que consideraba al clímax como estado último y estable de las comunidades. La segunda idea errónea es la siguiente: se consideraba que, a la llegada de los europeos al continente americano, la naturaleza se encontraba en un estado prístino en donde el ser humano no había causado alteraciones o, en su caso, había tenido un impacto mínimo. Esta idea fue expresada por uno de los colegas de Aldo Leopold, Robert Marshall, quien en 1930 escribió:

Cuando Colón realizó su desembarco inmortal, se posó en un área salvaje que abarcaba virtualmente un hemisferio completo. La filosofía de que el progreso es proporcional a la intensidad de las alteraciones impuestas a la naturaleza parece que nunca se le ocurrió a los indios. Incluso grupos como los Incas, los Aztecas o los Pueblo hicieron pocos cambios en el ambiente en que nacieron. La tierra y todo lo que hay en ella era tratado con consideración, sin intentar mejorarla, nunca la degradaron.

Qué tanto compartía este punto de vista Aldo Leopold es incierto, pues al parecer Leopold tenía una visión conflictiva sobre qué constituía un paisaje natural (*wilderness*, en inglés), en donde se mezclaban ideas conservacionistas y utilitarias (Denevan, 2011). Sin embargo, la valorización de la naturaleza por sí misma, así como la importancia de ésta

para el bienestar humano, definitivamente formaron parte de la filosofía de Aldo Leopold, y que encuentra –al menos, en parte– sus orígenes en las ideas de John Muir. John Muir, en la segunda mitad del siglo XIX y principios del XX, fue un naturalista que influyó mucho en el desarrollo del movimiento conservacionista en los Estados Unidos y en otras partes del mundo. Entre sus ideas destaca una: que la naturaleza tiene el derecho de existir sin ser perturbada por el ser humano y para esto se deben crear sitios protegidos del progreso, y por lo tanto fue él un promotor activo de la creación de parques nacionales en los Estados Unidos.

Aunque hoy sabemos que ambas ideas eran incorrectas pues la sucesión ecológica no ocurre siguiendo el camino rígido y determinista que pensaba Clements, y porque la influencia del ser humano en el continente americano fue mucho más intensa de lo que algunos pensaban a finales del siglo XIX y principios del siglo XX, la idea de reconstruir a la naturaleza persistió y persiste hasta nuestros días, adaptándose en respuesta al conocimiento desarrollado en ecología y otras disciplinas, y también en respuesta a un fuerte cuestionamiento que se dio desde la ciencia y la filosofía.



Figura 1.2. La Pradera de Curtis, en el Arboretum de la Universidad de Wisconsin-Madison, a finales del verano.

La Pradera de Curtis, el ícono del Arboretum de la Universidad de Wisconsin, se convirtió con el paso de los años en un laboratorio en donde se pusieron a prueba diversas técnicas para lograr la recuperación y el mantenimiento de la vegetación característica de las praderas que en el pasado cubrían grandes extensiones de Norteamérica. Fue Norman Fassett, un miembro del primer comité del Arboretum, quien propuso que se restaurara una pradera en lo que había sido hasta entonces un potrero (figura 1.3). Para lograrlo estudió diversos métodos para establecer plantas nativas, que incluyeron diferentes medidas para preparar

el suelo para la plantación o sembrado (Blewett and Cottam, 1984). Con el paso de los años se probaron una diversidad de métodos y se logró la introducción de un número creciente de especies nativas. Sin embargo, a los pocos años de establecida la pradera, los pastos y herbáceas nativas comenzaron a ser substituidos por especies arbustivas, amenazando a la pradera con desaparecer. En respuesta, se llevaron a cabo diversos estudios para entender los mecanismos responsables de este cambio y establecer qué factores mantenían a la estructura característica de las praderas. Se descubrió el papel del fuego (figura 1.4) en la dinámica de estas comunidades, que permite que dominen pastos y herbáceas al limitar el establecimiento de arbustos, y comenzó a ser usado como herramienta de manejo (Curtis y Partch, 1948). Este esfuerzo de restauración y manejo también permitió llevar a cabo estudios comparativos entre un ecosistema restaurado y ecosistemas naturales. Cottam y Wilson (1966) analizaron el desarrollo de la vegetación en la Pradera de Curtis y llegaron a varias conclusiones importantes; en primer lugar, que la principal diferencia entre la vegetación de la pradera restaurada y praderas naturales es la presencia en la primera de un número considerable de especies no características de este tipo de comunidades. En segundo lugar, que los sitios de muestreo en la restauración contaban con un mayor número de especies que las praderas naturales. Concluyeron que la pradera de Curtis cada vez se parecía más a las praderas naturales y que las especies ajenas a este tipo de comunidades estaban siendo desplazadas. Aun hoy en día la pradera de Curtis es un laboratorio vivo en donde se llevan a cabo estudios para la restauración de praderas, pues hay problemas que han persistido a lo largo de los años, como el aumento en la densidad de arbustos y otras especies invasoras (Snyder, 2004).



Figura 1.3. Trabajo inicial en la Pradera de Curtis llevado a cabo por brigadas de los CCC (Civilian Conservation Corps), durante la Gran Depresión (cortesía de los Archivos de la Universidad de Wisconsin-Madison S07031).



Figura 1.4. Experimentos y uso del fuego como herramienta de restauración en la Pradera de Curtis (cortesía de los Archivos de la Universidad de Wisconsin-Madison S07034 y S07035).

La restauración ecológica siguió caminos diferentes en otras regiones; en el caso particular de México podemos encontrar evidencia documental de la preocupación por recuperar la cobertura vegetal, lo que ahora bien cabría dentro del quehacer de la restauración ambiental desde finales del siglo XIX (ver sección 10.5). Este es el caso de *La Lista de Árboles y Arbustos Propios para Repoblar los Bosques de la República Mexicana*, que publicaron en 1894 Fernando Altamirano y José Ramírez, y que se repartió en forma de folleto durante el segundo Congreso Médico Mexicano en noviembre de 1894 (Flores Olvera y Ochoterena-Boot, 1991).² Sin embargo, no contamos con estudios sobre el desarrollo histórico de la restauración ambiental en México. Algunos aspectos de esta historia han sido revisados particularmente desde la perspectiva de las políticas públicas por Cervantes y sus colaboradores (2008). Estos autores concluyen que México ha carecido de una política nacional de restauración ambiental, lo que se reflejó en que a lo largo del siglo XX la mayoría de los esfuerzos giraron en torno a la reforestación. La reforestación puede ser parte de un esfuerzo de restauración, ya sea utilitaria o ecocéntrica, pero también puede tener otros fines que son completamente ajenos a las metas de la restauración ambiental en el sentido más amplio. Estos autores, desde una perspectiva histórica, dividen a los esfuerzos de reforestación en México que se llevaron a cabo en el siglo XX en cinco etapas que cubren desde 1909 hasta 1982, debido a que a partir de la década de los años 1980, se dan diversas aportaciones desde diversos ámbitos, incluida la academia, que inician un viraje hacia prácticas de restauración ambiental como parte de las políticas públicas de país.

² La lista fue publicada en la revista *Progreso de México* en dos volúmenes: el 11, de 1904 (páginas 235, 336, 524 y 747), así como en el 12, de 1905 (página 197). Desafortunadamente, aunque la biblioteca de la Universidad Autónoma de Chapingo tiene algunos números sueltos de la revista, no se conservó ninguno con la publicación de la lista de Altamirano y Ramírez.

Una de las personas con mayor influencia en las prácticas de reforestación en México en el siglo XX fue Miguel Ángel de Quevedo, quien se incorporara al gabinete del general Lázaro Cárdenas de 1936 a 1940 y entre otras cosas estableciera el sistema de Parques Nacionales del país (Simonian, 1999). También fue instrumental para la implementación de políticas de explotación forestal y de reforestación, incluyendo la reforestación de zonas urbanas y periurbanas como la Ciudad de México, Pachuca, Querétaro, Zacatecas, Morelia, Cuernavaca y Toluca, por su preocupación sobre la calidad del aire (Boyer, 2007). Las aportaciones de Miguel Ángel de Quevedo alrededor de la importancia de la conservación de cuencas hidrológicas y su restauración –pues este término fue utilizado por el ingeniero en diversos documentos– trascendió las fronteras nacionales y se reflejó, por ejemplo, en las resoluciones de la Conferencia Norteamericana de Conservación de Recursos Naturales, llevada a cabo en 1909, en los Estados Unidos de América por iniciativa del entonces presidente Theodore Roosevelt (Urquiza García, 2015).

Una de las características que alejaron de las prácticas frecuentemente aceptadas de la restauración ecocéntrica a la reforestación llevada a cabo en México, durante buena parte del siglo XX, fue el uso de especies exóticas; en particular, eucaliptos. Es frecuente encontrar que se le atribuye a Miguel Ángel de Quevedo la introducción de los eucaliptos a México, y que fomentara su uso masivo para reforestación y forestación. Sin embargo, diversas especies de eucaliptos fueron introducidos a México en diferentes épocas y con diferentes fines. Por ejemplo, durante las últimas décadas del siglo XIX fueron médicos quienes propusieron su uso masivo para mejorar las condiciones de salubridad de las ciudades (Hinke, 2000). De hecho, lo más probable es que Miguel Ángel de Quevedo no tuviera una preferencia especial por los árboles de eucalipto, pues evidencias documentales indican que bajo su dirección se propagaban y distribuían tanto especies nativas como introducidas (Pérez Talavera, 2014) y que su uso se derivara del hecho de que se consideraban árboles benéficos y eran fáciles de propagar (Cervantes *et al.*, 2008).

Como ya se mencionó, a partir de la década de 1980 se comienzan a cambiar las prácticas de los programas de reforestación, principalmente al dejar de usar especies exóticas, para favorecer el uso de especies nativas. También por esas fechas la academia y organizaciones no gubernamentales comienzan a jugar un papel más activo, y los proyectos de restauración ambiental se vuelven más comunes y más orientados a las metas de la restauración ecocéntrica ya frecuente en otras partes del mundo. En la primera década del siglo XXI y lo que va de la segunda, la restauración ambiental ha continuado su expansión como práctica de manejo de ecosistemas en México (Ceccon y Martínez-Garza, 2016).

1.2. El desarrollo de la disciplina científica

Como ilustra el ejemplo de la Pradera de Curtis, la investigación científica ha formado parte de las actividades de la restauración ecológica desde sus inicios. En 1984, como resultado de un simposio para celebrar el 50 aniversario del inicio del trabajo de restauración en el Arboretum de la Universidad de Wisconsin, se publicó un libro titulado *Restoration Ecology: a Synthetic Approach to Ecological Research*, que con el paso de los años ha tenido una influencia definitiva en la consolidación de la ecología de restauración (Jordan *et al.*, 1987). En esa obra se hace un esfuerzo crítico para establecer el estado en que se encontraba la investigación científica en torno a la restauración ecológica hasta ese momento, y se aborda el tema de la relación entre la investigación científica y la práctica. En su capítulo introductorio podemos leer: “es esta idea de restauración (y del manejo ecológico en general) como una técnica para plantear preguntas básicas y poner a prueba ideas fundamentales, que llevan en su momento a mejorar las técnicas de restauración y manejo, lo que hemos llamado ecología de restauración” (Jordan *et al.*, 1987: 6). De esta manera quedaron definidas la restauración ecológica, como la práctica de recuperar ecosistemas degradados, y la ecología de restauración, como la disciplina científica que busca el conocimiento para la recuperación de ecosistemas degradados.

En el simposio se establecieron varias ideas que resultaron muy influyentes en el desarrollo de la disciplina. Entre ellas destaca que la restauración ecológica es un medio para poner a prueba la teoría ecológica. Esta noción fue expresada por A. D. Bradshaw cuando escribió en uno de los capítulos de esa obra que no puede haber una prueba más directa de nuestro entendimiento del funcionamiento de los ecosistemas que cuando reconstruimos, en la forma y cantidad correctas, todos los componentes del ecosistema, de tal forma que sea indistinguible del ecosistema original o del ecosistema que se utilizó como modelo. En el mismo capítulo escribió que “la restauración ecológica es la prueba de fuego de la teoría ecológica”, una frase que ha sido reproducida en múltiples ocasiones desde entonces (Jordan *et al.*, 1987).

Sin embargo, algunos años después de la publicación del libro conmemorativo, el debate sobre la validez de considerar a la ecología de restauración como una discipli-

na científica continuaba. En 1991, J. Cairns escribió que los modelos predictivos y las hipótesis no eran comunes en la ecología de restauración, con lo que ponía en tela de juicio su validez como disciplina científica. No obstante, reconoció en el mismo texto que existen varios aspectos científicos que sí están presentes en la ecología de restauración, como son el análisis de la dinámica de poblaciones y comunidades, el estudio de procesos de dispersión de propágulos de plantas y las relaciones entre los organismos vivos y diversos parámetros físicos y químicos. Dos años después, en 1993, aparece la publicación periódica especializada *Restoration Ecology*, el medio de difusión de investigación científica de la Sociedad para la Restauración Ecológica (Society for Restoration Ecology), creándose así un foro especializado en la materia; aunque cabe mencionar que *Restoration Ecology* fue precedida por *Ecological Restoration*, originalmente llamada *Restoration and Management Notes*, publicada por la Universidad de Wisconsin desde 1981. Mientras que *Restoration Ecology* es una revista especializada para investigadores, *Ecological Restoration* es una revista tanto para investigadores y profesionales como para entusiastas de la restauración, lo que la hace un foro más incluyente que la primera.

En la medida en que la restauración ecológica se fue incorporando al ámbito científico y profesional, comenzaron a ser propuestos diferentes modelos para contextualizarla y delimitar sus alcances. Uno de los primeros modelos de restauración fue propuesto por J. J. Magnuson y colaboradores en 1980. En este modelo, propuesto para la restauración de los Grandes Lagos en la frontera entre los Estados Unidos de América y Canadá, se parte de un estado degradado y se llega a un estado deseable, siguiendo un camino complejo e impredecible. Este modelo pionero fue de gran importancia, pues marca el inicio de la creación de un marco conceptual propio para la disciplina.

En 1980, Anthony Bradshaw, sin duda uno de los fundadores de la disciplina de la ecología de restauración, escribió: “La tarea de entender cómo restaurar tierras degradadas y abandonadas no es sencilla, porque implica entender a los suelos y a las plantas y como interaccionan. También implica entender cómo la tierra es perturbada y degradada y cuáles factores son de importancia crítica”. En 1984, Bradshaw presenta por primera vez un modelo conceptual sobre la restauración ecológica que refleja sus ideas sobre la importancia de las interacciones (figura 1.5), y en particular sobre la estructura y la función de los ecosistemas; este modelo fue publicado en diversas ocasiones por él mismo y es probablemente el modelo de restauración ecológica más reproducido. En este, el estado en que se encontraba el ecosistema antes del proceso de degradación es considerado como el sistema de referencia; el ecosistema transita del estado degradado al estado deseable a través de un proceso que es consecuencia del manejo para su restauración. En versiones posteriores del modelo Bradshaw incluyó a la sucesión natural, de tal forma que la restauración ecológica, de alguna manera, imita al proceso sucesional.



Figura 1.5. El modelo de Bradshaw, en donde la restauración se logra cuando se llega al estado deseable que se compara, desde el estado degradado, con un estado de referencia que es muchas veces el histórico. En versiones posteriores del modelo se compara al proceso de restauración con la sucesión (modificado de Bradshaw 1984, 1987, 1995, 1997).

Con el paso de los años y en la medida en que se acumulaba experiencia a partir de proyectos de restauración implementados bajo muy diversas condiciones, se vio la necesidad de sintetizar el conocimiento para tratar de contar con mejores herramientas predictivas y, por otro lado, también comprender cuáles eran los principios ecológicos más relevantes para el proceso de restauración. Por ejemplo, se comenzó a entender la influencia de la degradación a diferentes escalas como causa de diversas barreras para la restauración (figura 1.6), esto derivado del análisis de múltiples casos de restauración de humedales (National Research Council, 1992). Los humedales, que ocupan en general las partes bajas de las cuencas son precisamente, por posición en el paisaje, particularmente sensibles a procesos que ocurren a diversas escalas así como a los procesos que se dan entre el sitio de restauración y sus alrededores. Entre estos factores y procesos destacan la dispersión de diásporas de plantas,³ la migración de animales, el aporte de nutrientes, la sedimentación, la erosión y las características hidrológicas del sistema. Estos y otros conceptos (tabla 1) se incorporaron a la práctica de la restauración ecológica desde la ciencia de la ecología. En la tabla 1 podemos apreciar doce conceptos de aplicación frecuente en restauración ecológica (Young *et al.*, 2005), que junto con otros, revisaremos en los siguientes capítulos de esta obra.

³ Una diáspora es cualquier elemento que permite que una planta se reproduzca a distancia, pueden ser semillas, partes de tallos, u otros tejidos con la capacidad de producir raíces y por lo tanto nuevos individuos.

Tabla 1. Conceptos de ecología de uso frecuente en restauración ecológica (modificado de Young *et al.*, 2005).

<p>1. Competencia: la competencia es una interacción negativa entre especies, cuando las especies necesitan del mismo recurso; y aumenta cuando los recursos son limitados o la densidad de los individuos se incrementa.</p>
<p>2. Nicho: el concepto de nicho establece que los organismos de una especie dada tienen limitaciones derivadas de su fisiología y otros aspectos de su biología, que determinan los lugares en donde pueden subsistir en función de las características del ambiente.</p>
<p>3. Sucesión: el proceso de cambio natural en los ecosistemas; en restauración se reconoció rápidamente que muchos ecosistemas tienen la capacidad de recuperarse si se controlan o eliminan los factores de disturbio que los han degradado, y también se reconoció que en muchas ocasiones la restauración consiste en manipular el proceso sucesional.</p>
<p>4. Limitación de reclutamiento: la etapa de la vida de muchas especies en las que son más vulnerables es la del establecimiento. En el caso de las plantas, el tomar medidas para incrementar la supervivencia en las etapas iniciales de su desarrollo puede ayudar considerablemente al proceso de restauración.</p>
<p>5. Facilitación: la presencia de ciertas plantas puede mejorar el proceso de regeneración natural. Entre estas plantas se encuentran algunas que fijan nitrógeno a través de asociaciones simbióticas, o plantas que forman doseles cerrados que permiten el establecimiento de especies sensibles a condiciones ambientales extremas.</p>
<p>6. Mutualismo: son interacciones positivas en donde los individuos de especies diferentes se benefician; entre ellas, destacan las relaciones micorrízicas entre hongos y plantas, algunos tipos de polinización y dispersión de semillas.</p>
<p>7. Herbivoría y depredación: la herbivoría es un proceso de gran importancia en la dinámica de los ecosistemas, en el caso de la restauración ecológica puede representar una barrera en las etapas iniciales y su ausencia un problema en etapas avanzadas. La depredación de semillas también puede representar un problema.</p>
<p>8. Disturbio: los procesos de disturbio son fundamentales en todos los ecosistemas y varían en su intensidad, extensión y frecuencia. Como fenómenos naturales son indispensables y su alteración por el hombre puede causar procesos de degradación severos.</p>
<p>9. Biogeografía de islas: esta teoría busca explicar la riqueza de especies en las comunidades naturales, originalmente propuesta por Robert H. MacArthur y Edward O. Wilson, en la década de 1960.</p>
<p>10. Funciones ecosistémicas: nombre que se les da a los procesos que ocurren en los ecosistemas; entre estos, destacan los flujos de nutrientes y energía.</p>
<p>11. Ecotipo: poblaciones de una especie en particular que se encuentran adaptadas a las condiciones ambientales locales, y esta adaptación varía a diferentes escalas espaciales y temporales. En el caso de la restauración ecológica es de gran importancia que los individuos que se utilicen correspondan a ecotipos adecuados para el sitio.</p>
<p>12. Diversidad genética: la diversidad genética de las poblaciones es de gran importancia, pues permite o limita la capacidad de las poblaciones de persistir ante cambios en el ambiente.</p>

1.3. La relación con otras disciplinas

La restauración ecológica como práctica y la ecología de restauración como ciencia no se integraron a un paisaje despoblado de oficios y disciplinas científicas relacionadas con el manejo de ecosistemas. Centrándonos por un momento en la práctica de la restauración, cuando se comenzó a trabajar con ella, ya existían en mente otras prácticas de manejo de larga tradición que de alguna u otra manera tienen relación con la restauración. Entre ellas destaca, desde luego, la agricultura, pues es una de las formas más antiguas de manejo intensivo de ecosistemas y, debido a que se basa en el manejo de la vegetación, comparte muchas técnicas con la restauración ecológica. Otras formas de manejo de ecosistemas también están relacionadas con la restauración, como el manejo forestal, que comparte con la restauración muchas técnicas de propagación y manejo de poblaciones de especies arbóreas. Finalmente, la restauración se relaciona con otras formas de manejo que surgieron más o menos al mismo tiempo que la restauración ecológica; este es el caso de conservación biológica. Estas relaciones serán exploradas con detalle en varios de los capítulos de esta obra.

Consideremos ahora la relación de la ecología de restauración como disciplina científica con otras disciplinas del conocimiento (figura 1.7). Como ya mencionamos, podemos establecer la ubicación de la ecología de restauración como una de las subdisciplinas de la ecología (por ejemplo, ver Barbour *et al.*, 1999). Pero también podemos explorar cómo fue recibida por los expertos de otras disciplinas científicas. Por ejemplo, en el caso de la silvicultura, en un extremo hubo quienes cuestionaron el papel de la restauración ecológica como estrategia útil para las ciencias forestales. Wagner y sus colaboradores (2000) plantearon que la restauración ecológica muy probablemente no iba a ser adoptada como un nuevo paradigma de manejo forestal, pero concluyeron que al menos dos aspectos de la restauración son útiles para las ciencias forestales; el primero, que la restauración puede permitir comprender mejor el funcionamiento de los ecosistemas degradados; y el segundo, que como consecuencia de estos conocimientos derivados de la restauración se puede contribuir a la recuperación de sitios en estados de avanzada degradación.

Esta posición sobre el papel de la restauración en el campo de la silvicultura se puede atribuir –al menos en parte– a que la diferencia principal entre la restauración ecológica y la silvicultura radica en las metas y la amplitud de los objetivos de cada una de ellas. La restauración ecológica, en general, busca priorizar las metas de carácter ecológico, como son la estructura, función y dinámica de los ecosistemas, y plantea metas en términos de biodiversidad, riqueza de especies, creación de hábitat o recuperación de servicios ecosistémicos. La silvicultura, por su parte, se centra en incrementar la productividad de los bosques (Sarr *et al.*, 2004), y sólo de manera secundaria en la recuperación de la cobertura arbórea. Contrastando estas metas y objetivos que difieren entre la restauración y la silvicultura, Sarr y sus colaboradores (2004) plantean que otra diferencia importante es que la restauración requiere de una base conceptual mucho más amplia que el manejo forestal y que por lo tanto debe hacer uso del conocimiento generado por una amplia gama de disciplinas que van desde las ciencias sociales hasta la ecología básica, y concluyen que la restauración ecológica puede ser una adición importante a las estrategias de manejo forestal.

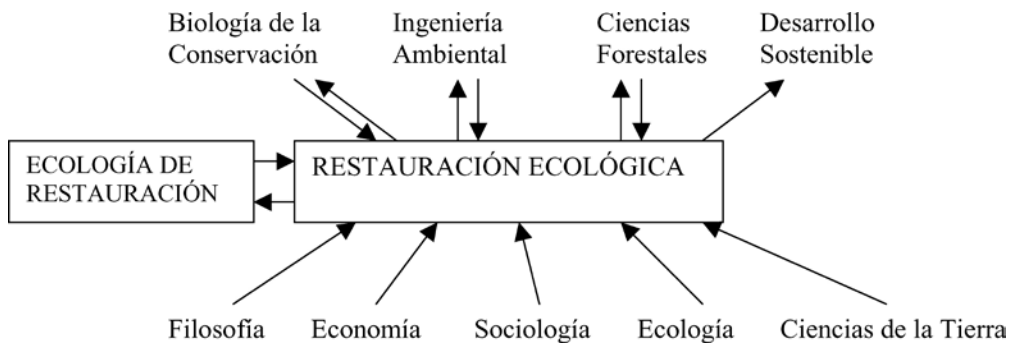


Figura 1.7. Algunas de las relaciones entre la restauración ecológica y otras disciplinas.
 En la parte inferior disciplinas que han contribuido a la restauración.
 En la superior disciplinas que la han incorporado.

En contraste, el punto de vista de que la restauración ecológica es un componente fundamental de las actividades de manejo se ha incorporado plenamente en otras disciplinas (figura 1.8). Este es el caso de la ingeniería ambiental, pues una de las metas principales de esta disciplina es “la restauración de ecosistemas que han sido substancialmente perturbados por actividades humanas” (Mitsch y Jorgensen, 2003). De hecho, la restauración ecológica ha sido incorporada como una de las prácticas auxiliares más comunes en muchos campos; además de la ingeniería ambiental, destaca en la conservación de especies en peligro (por ejemplo, Foin *et al.*, 1997), el manejo de humedales

(Zedler, 2003), o las pesquerías (Weferin *et al.*, 2000). Lo anterior se refleja en el número de artículos que tratan el tema en publicaciones no centradas en la restauración; para ejemplificar, hasta 2005 el número de artículos sobre restauración aumentó de manera constante en la revista *Journal of Applied Ecology*, de un solo artículo en 1983 hasta alrededor de 12 artículos por año entre 1999 y 2003, lo que representa entre el 8% y 12% de los artículos en esa revista (Ormerod, 2003). Tendencia similar se observó en el número de artículos sobre restauración ecológica en otras publicaciones (ver la figura 1.8), en donde destaca el caso de las ciencias forestales (en la revista *Forest Ecology and Management*) y la biología de la conservación (en las revistas *Biological Conservation* y *Conservation Biology*).

El caso de la conservación es muy relevante porque su origen coincide en el tiempo con el de la restauración ecológica, y de hecho en algunos casos los mismos personajes que tuvieron un papel relevante en una lo tuvieron en la otra, como es el caso de Aldo Leopold. A pesar de ello, es frecuente que se vea a la conservación y a la restauración como actividades antagónicas, particularmente porque se argumenta que cuando los recursos económicos son limitados, la restauración los desvía de esfuerzos de conservación. Aunque este argumento puede ser válido en algunos casos, hay quien ha propuesto que el antagonismo se debe a diferencias epistemológicas entre las disciplinas de la ecología de restauración y la biología de la conservación. De acuerdo con T. P. Young (2000), estas diferencias se reflejan en que la restauración ecológica se ha centrado más en el estudio y manejo de especies vegetales, y la conservación biológica en el manejo especies animales. También en que las comunidades y ecosistemas son utilizados como nivel de organización focal más frecuentemente por la restauración que por la conservación, porque esta última ha enfocado más la atención sobre el nivel poblacional y genético.

En conclusión, la restauración surge como una forma de manejo de ecosistemas en el ámbito académico que buscaba recrear comunidades naturales. Con el paso del tiempo logra salir del ámbito académico, pero a la vez se forma una disciplina científica en torno a ella. Como consecuencia, reconocemos a la restauración ecológica como la práctica de la recuperación de ecosistemas, y a la ecología de restauración como la ciencia alrededor de esta recuperación. Debido a la complejidad de la tarea, la relación entre la práctica y la disciplina científica también es compleja. Por un lado, la restauración ecológica toma métodos, técnicas y conceptos de diversas disciplinas que abarcan un amplio espectro, desde las ciencias sociales hasta la ecología. Pero la ecología de restauración, la misma disciplina científica que se puede identificar como una subdisciplina de la ecología, cada vez tiende más a la multidisciplinaria y la interdisciplinaria, relacionándose cercanamente con la economía (Grossman, 2000; Weinstein y Reed, 2005), la sociología (Walters, 1997; Pfadenhauer, 2001) y muchas otras ramas del conocimiento, lo que exploraremos en los siguientes capítulos.

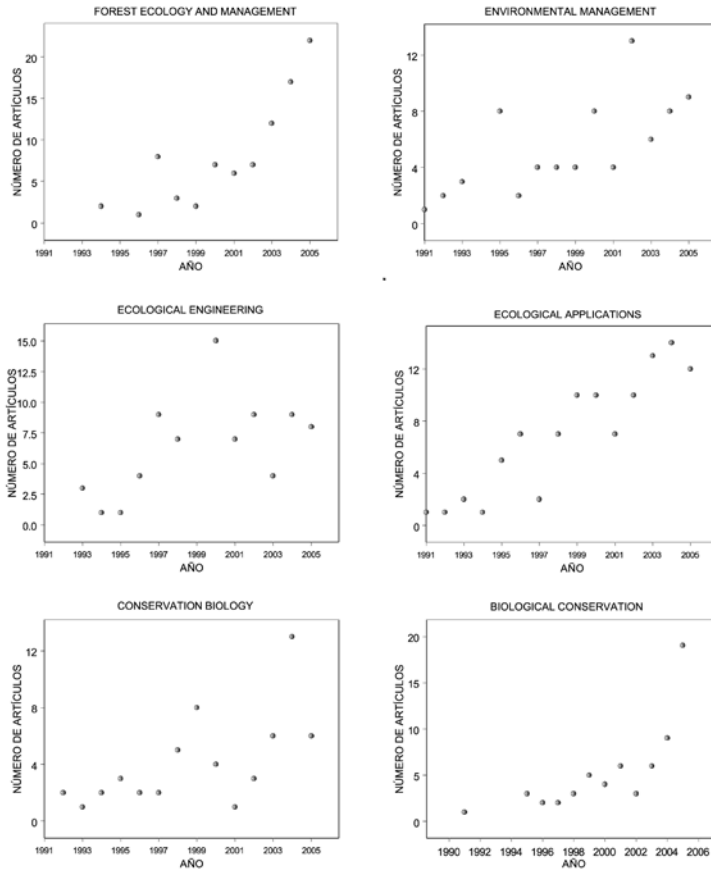


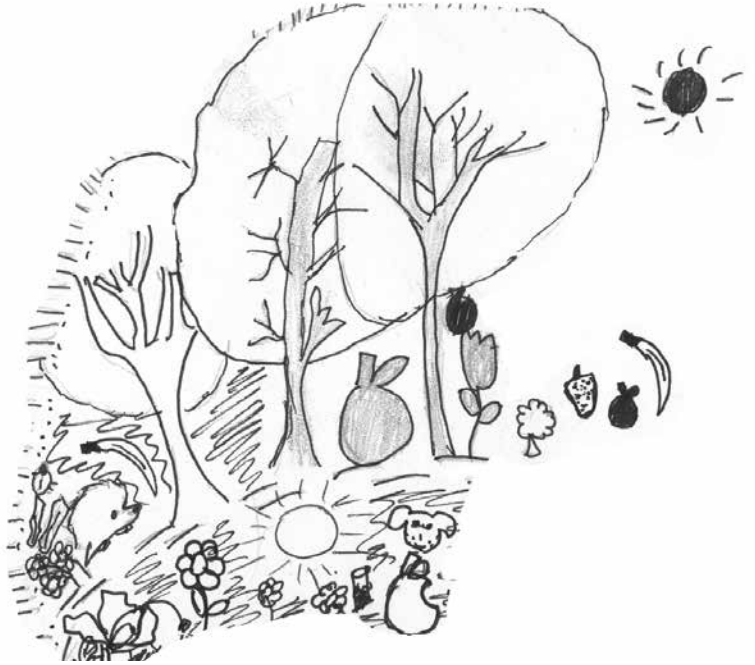
Figura 1.8. Número de artículos por año en diversas publicaciones científicas que contienen las palabras de búsqueda en base de datos “restor* AND ecolog*” (el asterisco es un elemento que permite que se incluyan palabras con cualquier terminación; ISI web of Knowledge 1970 a 2005), se incluyeron las 6 publicaciones con el mayor número de artículos.

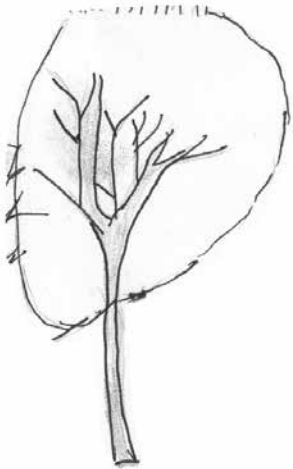
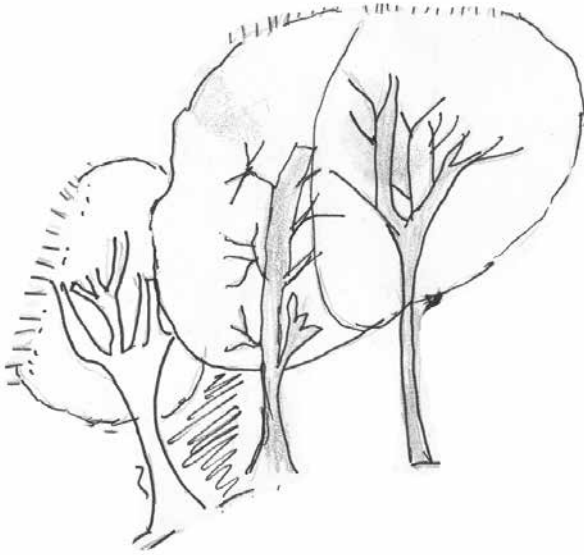
Preguntas de repaso

1. ¿Por qué surge la idea de la restauración ecológica?
2. ¿Consideras que es importante que una nueva disciplina científica sea reconocida por el mundo académico? Explica por qué.
3. ¿Por qué es importante que la restauración ecológica como forma de manejo no tenga fines productivos?
4. ¿En qué forma crees que es útil la restauración ecológica para otras formas de manejo de ecosistemas?

Lecturas recomendadas

- Ceccon E. y C. Martínez-Garza, 2016. Experiencias mexicanas en la restauración de los ecosistemas. Primera edición. UNAM, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Court, F.E., 2012. Pioneers of Ecological Restoration: The People and Legacy of the University of Wisconsin Arboretum. The University of Wisconsin Press. EUA.
- Hall, M., 2005. Earth Repair: a Transatlantic History of Environmental Restoration. University of Virginia Press. EUA.
- Jordan W.R. y G. M. Lubick, 2011. Making nature whole: a history of ecological restoration. Island Press. Washington D.C. EUA.





Sección 1

Ecología auración

Introducción a la sección

La restauración ecológica se basa en muchos principios de la ecología y a su vez la ecología se fundamenta en otras disciplinas. Los principios se derivan de disciplinas como la climatología, la edafología y dentro de la ecología de la ecofisiología, la ecología de poblaciones, la ecología de comunidades y la ecología de ecosistemas. Esta forma de clasificar a las subdisciplinas de la ecología se fundamenta tanto en cuestiones epistemológicas como históricas, pero al restaurador le plantea un reto particular. La restauración trata de

la aplicación de conocimientos para resolver problemas concretos y, aunque hay principios generales, cada situación implica el uso de métodos diferentes que se fundamentan en un conjunto particular de conocimientos, de tal forma que difícilmente se podrían lograr las metas de un proyecto de restauración basándose únicamente en la ecología de poblaciones, por decir algo (de hecho ni siquiera basándose en el conjunto de conocimientos de la ecología en su conjunto, si se dejan fuera otras consideraciones relacionadas con aspectos sociales y económicos, pero ese es el tema de la siguiente sección de esta obra). Así que cada proyecto implica utilizar conocimientos que históricamente se han desarrollado en diversas disciplinas científicas y subdisciplinas de la ecología y reunirlos para encontrar una solución. ¿Pero cómo organizar estos conocimientos para presentarlos de una manera coherente? En términos generales tendríamos dos opciones en cuanto a los conocimientos derivados de la ecología: basarnos en la clasificación aceptada de las subdisciplinas de la ecología, o basarnos en un principio que describa la unidad básica de estudio. Como ya vimos, la restauración ecológica busca recuperar un estado similar al que tenía en el pasado y que se identifica como un estado natural, o la de un sistema de referencia bien conservado. En este sentido se antoja que la unidad básica de estudio sería el ecosistema. El concepto de ecosistema en su acepción moderna fue propuesto por primera vez en 1935 por Arthur Tansley. Pero fue Eugene Odum en buena medida el responsable de su adopción por muchos ecólogos; difundió el concepto a través de su libro de texto, cuya primera edición data de 1953 y que fue publicado en diferentes ediciones, hasta 2004.

Sin embargo, la ecología de ecosistemas todavía trata en muchas ocasiones a los componentes del sistema de estudio como una “caja negra” en donde los flujos de materia y energía entre el sistema y sus alrededores son el foco de atención. Esta aproximación dejaría fuera muchos elementos, dentro del sistema, que para la restauración ecológica son muy importantes; elementos que, de hecho y en lo general, se pueden manipular como parte del proceso de restauración. Es por esta razón que en esta sección vamos a seguir la convención más tradicional de revisar los temas en función de las subdisciplinas en donde se agrupan, aunque debido a que la restauración busca como meta última el restablecer sistemas completos –es decir, ecosistemas– este concepto estará presente con frecuencia.

Cuando se enfrenta el reto de llevar a cabo un proyecto de restauración ecológica en el sentido amplio del término –pues nuestro proyecto en particular podría tratarse de recuperar una mina abandonada, restablecer una muestra de una comunidad amenazada o crear hábitat para una especie en extinción– es útil considerar el tipo de intervención o intervenciones que hay que hacer, y para esto determinar el nivel de degradación es de gran importancia. Si partimos de un ecosistema bien conservado, sabemos que va a contar con una serie de elementos bióticos que al interactuar entre sí y con el medio físico dan lugar a una serie de procesos que le son característicos.

Cualquier ecosistema va a contar con una estructura que está dada por elementos abióticos y un grupo de organismos particulares. En los ecosistemas terrestres estos organismos que proporcionan la estructura son sobre todo plantas, pero en otros tipos de ecosistemas, como los arrecifes, pueden ser organismos sésiles como los corales. Además, el ecosistema va a contar con otros organismos que dependen de esta estructura y de los productores primarios (que pueden o no formar parte de los elementos que le dan estructura), y todos estos elementos van a crear una red compleja de interacciones. Cuando se degrada un ecosistema se pueden alterar unos pocos de estos elementos o todos, lo que ocurre en casos extremos, como en las minas a cielo abierto.

En la medida que aumenta el deterioro de un ecosistema son más los elementos con los que hay que intervenir durante el proceso de restauración. Cuando el deterioro no es muy severo la restauración se puede lograr al intervenir para evitar los factores de disturbio que están causando la degradación, en casos más avanzados es posible que se deba de manejar activamente a las poblaciones de una o más especies, y cuando el deterioro es aun mayor se deberá de intervenir no solamente a los elementos bióticos del ecosistema sino también en los abióticos. Así que partiendo en sentido inverso, es decir, construyendo al ecosistema desde el estado más degradado al menos alterado, tendremos que considerar inicialmente factores abióticos como el clima, la topografía, las características del sustrato y el microclima y, después, establecer elementos bióticos como poblaciones de diversos tipos de organismos que dan lugar a comunidades y, finalmente, asentar toda la red de interacciones que forma un ecosistema.



Capítulo 2

Clima, topografía y suelo

El clima, las condiciones de la topografía y las propiedades del suelo determinan en buena medida el tipo de vegetación que se puede establecer en un sitio dado y por lo tanto el tipo de comunidad ecológica resultante. Las condiciones del clima, como el patrón de lluvia, la precipitación total, las temperaturas máximas y mínimas, establecen límites para el desarrollo de las plantas. La topografía es importante porque se relaciona con el clima e influye en variables como la insolación y la escorrentía. A pesar de su importancia que obliga a considerarlo cuando se planea una restauración ambiental, no puede ser modificado por el restaurador; en cambio, la topografía puede ser hasta cierto punto modificada. El suelo, debido a su gran complejidad, es el más importante de los tres, además de que existen muchas estrategias para modificar sus propiedades y así facilitar el establecimiento de la vegetación.

2.1. Clima

El primero en percatarse de la gran importancia del clima y la topografía como determinantes de la estructura de la vegetación fue Alexander Von Humboldt (figura 2.1), quien recorrió a principios del siglo XIX: Venezuela, Cuba, Colombia, Ecuador, el norte de Perú, México (entonces la Nueva España) y lo que es ahora el este de EE.UU. En su obra: *Ensayo sobre la Geografía de las Plantas*⁴, Humboldt escribió:

⁴ El título completo de la obra es: *Ensayo sobre la Geografía de las Plantas Acompañado de un Cuadro Físico de las Regiones Equinocciales* y los autores fueron von Humboldt y A. Bonpland, publicado por primera vez en 1805.

Ella –la geografía de las plantas– las observa según la proporción de su distribución en los diferentes climas. Casi ilimitada, tal como el objeto que investiga, descubre ante nuestros ojos el infinito manto vegetal, el cual, tejido más denso o abierto, ha puesto la naturaleza, fuente de toda la vida, sobre el desnudo planeta. Ella sigue a la vegetación desde las alturas escasas en aire donde están los glaciares perpetuos hasta las profundidades del mar o al interior de las rocas, donde habitan en cuevas subterráneas las criptógamas, que todavía son tan desconocidas como los gusanos que ellas alimentan. Pero la geografía de las plantas no solamente ordena éstas según la diferencia de los climas y altura de las montañas, donde se encuentran; observa a éstas no únicamente según la cambiante presión atmosférica, de la temperatura, de la humedad ambiental y de la tensión eléctrica bajo los cuales se desarrollan.



Figura 2.1. Esta lámina acompaña la obra de Humboldt sobre la geografía de las plantas publicado en 1805 (Fuente: Zentralbibliothek Zürich - Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer - 000012142, imagen de dominio público).

Gracias al trabajo pionero de Humboldt sabemos que el clima al interactuar con la topografía determina el tipo de vegetación que podemos encontrar en un sitio en particular. En términos de restauración ecológica nada se puede hacer en términos de alterar el clima a nivel regional para crear mejores condiciones y la recuperación de un sitio degradado, e intentarlo sería, cuando menos, irresponsable; pero lo opuesto puede ocurrir; es decir, que a través de la restauración de áreas grandes se mejore el clima regional.

Este es el caso del “Proyecto Lago de Texcoco”, en la cuenca en donde se encuentra la Ciudad de México. Este proyecto se inició en 1973 en respuesta al deterioro ambiental que presentaba el vaso del antiguo lago de Texcoco (Cruickshank-García, 1994), resultado de una larga historia de deterioro ambiental en la región. Ya en la época del imperio Mexica, la cuenca del Valle de México era intensamente manejada, los aztecas construyeron una serie de diques para controlar el flujo de agua entre los lagos interconectados que cubrían la parte baja de la cuenca, con Chalco y Xochimilco en el extremo sur y Zumpango en el extremo norte. Como consecuencia de la Conquista española, el sistema de diques fue destruido casi en su totalidad. Con los cambios de uso de suelo que se dieron durante la colonia, la deforestación y la ganadería extensiva, las inundaciones se volvieron cada vez más frecuentes en la Ciudad de México, capital de la Nueva España. Inundaciones catastróficas de las que se tienen registros detallados ocurrieron en 1533, 1580, 1604 y 1629; y, con más frecuencia, en años posteriores (Ezcurra, 1990).

Para reducir la intensidad de las inundaciones y su frecuencia el gobierno colonial bajo el mandato de don Luis de Velasco aprobó una propuesta de Enrico Martínez –médico, ingeniero y matemático– de construir canales para drenar los lagos. Este proyecto buscaba dirigir el agua a través de un canal de dimensiones considerables que cruzaría la sierra de Guadalupe y que en ese punto es conocido como el tajo de Nochistongo. La obra se inauguró el 26 de noviembre de 1607, cuando el Virrey inició los trabajos de manera simbólica al hacer el primer corte en el suelo con un azadón (Gurría-Lacroix, 1978). El drenaje de los lagos tomó más de 200 años, en la medida en que el agua era canalizada de los lagos hacia el río Tula. Cuando los lagos fueron finalmente desecados, en lo que fuera el lago de Texcoco quedó un área pequeña que se inundaba de manera estacional en la época de lluvias, rodeada de una amplia extensión de suelos hipersalinos desprovista de vegetación que, particularmente durante la época de sequía, causaba tolvaneras que afectaban el funcionamiento del aeropuerto de la ciudad y amenazaban la salud de sus habitantes. Para contrarrestar estos efectos adversos, el Proyecto Lago de Texcoco se abocó a desarrollar una infraestructura hidráulica de dimensiones considerables que, entre otros fines, buscaba contar con agua tratada para desalinizar el suelo y favorecer el establecimiento de especies vegetales tolerantes a las condiciones del suelo del vaso.

Por su extensión y magnitud, que incluyó no solamente la creación de la infraestructura antes mencionada sino también labores de control de la erosión (Adame-Martínez *et al.*, 2000), los logros del Proyecto Lago de Texcoco son notables. A inicios de la década de 1990 cerca de 5500 hectáreas se encontraban cubiertas por una capa de vegetación, dominada por pastos tolerantes a suelos salinos, en particular, la especie nativa *Distichlis spicata* (Llerena, 1994), y se había construido un lago artificial de 1000 hectáreas (el lago Nabor Carrillo) y otros cuerpos de agua que forman parte de la infraestructura hidráulica.

Los efectos en el clima del proyecto mencionado fueron estudiados por Ernesto Jáuregui (1990) quién determinó que, localmente, el efecto de la revegetación fue aumentar la temperatura y la humedad como consecuencia de un albedo menor y la evapotranspiración de la vegetación. Pero hacia el sotavento del proyecto, en las inmediaciones del aeropuerto y la zona urbana aledaña, destacaron dos efectos notables. En primer lugar el número de tolvaneras se redujo sensiblemente (tabla 2.1); en particular, de las tolvaneras de mayor intensidad. El segundo efecto importante fue la disminución en la amplitud de la temperatura (figura 2.2). La amplitud de la temperatura es la diferencia entre la temperatura máxima y la mínima para un periodo de tiempo determinado. En las inmediaciones del aeropuerto la amplitud de la temperatura se redujo considerablemente, en particular durante los meses secos del año que inician en diciembre, cuando se redujo en 2° C, llegando a una reducción máxima de 3.3° C, a partir de enero y hasta marzo. Este efecto en el clima local es uno de los logros más notables del proyecto, pero hay que destacar que es un resultado del trabajo de recuperación de un sitio degradado de gran extensión. En general, el clima regional no va a cambiar como resultado de un esfuerzo de restauración y es un factor que debe ser considerado en las etapas de planeación de cualquier proyecto de restauración.

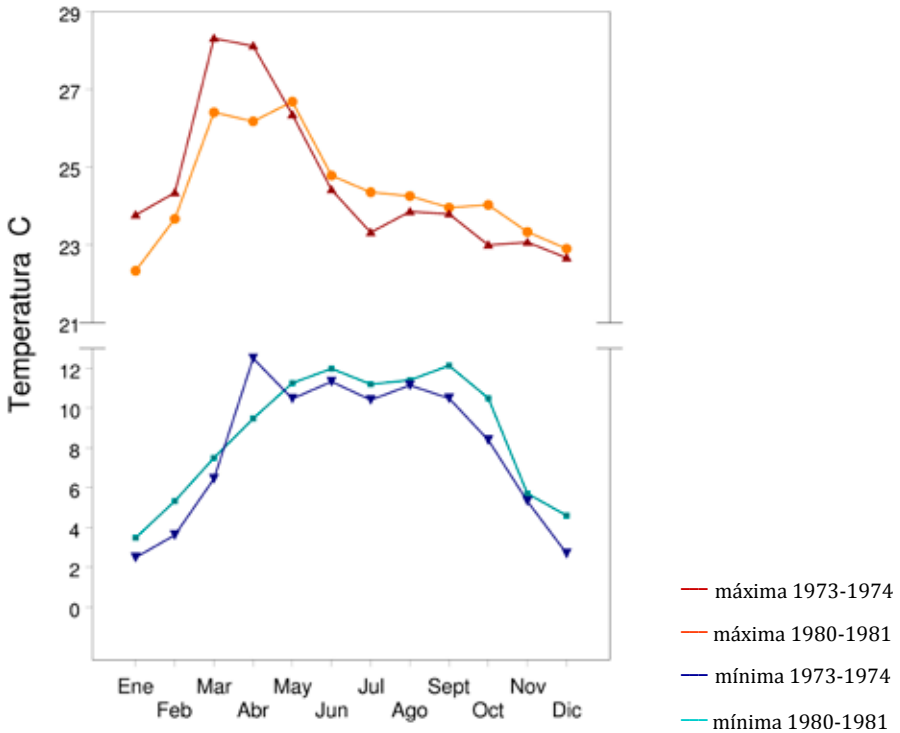


Figura 2.2. Temperaturas máximas y mínimas por mes en el Aeropuerto de la Ciudad de México (de Jáuregui 1990, reproducido con permiso de Elsevier).

Tabla 2.1. Número promedio de tolveneras, en el Aeropuerto Internacional de la Ciudad de México, en dos periodos: 1973-74 y 1980-81, para tres clases de intensidad (en: Jáuregui, 1990; reproducido con permiso de Elsevier).

	Visibilidad menor a 1 km	Visibilidad entre 1.1-3.2 km	Visibilidad entre 3.3- 8 km
1973-1974 (1)	1.5	8.5	39.0
1980-1981 (2)	0.5	3.5	24.2
2/1	0.33	0.41	0.62

2.2. Topografía y microtopografía

Hay dos aspectos de la topografía que debemos considerar en términos de la restauración ecológica (ver sección 9.2.1). El primero es que la topografía juega un papel importante para determinar el clima local. Humboldt lo expresó en su *Geografía de las Plantas* de esta manera:

Muy distintas son las plantas en las tierras tropicales que limitan con Nuevo-México y Louisiana. Entre las latitudes 170 y 220 norte hay una altiplanicie de 2000 metros (6000 pies) sobre el nivel del mar (los nativos la llaman a esta tierra Anáhuac), densamente cubierta por robles y una especie de abetos, parecidos al *Pinus strobus*, árboles de ámbar, *Arbutus madronno* y otras plantas sociables cubren los valles amables de Xalapa en la vertiente oriental de la cordillera mexicana. Tanto el suelo, clima, plantas y formas, y en conjunto toda la fisonomía de la región adquiere aquí un carácter que parece pertenecer a la zona templada, y el cual en las mismas latitudes dentro de los círculos tropicales y a la misma altura de las montañas

no se observa en la América del Sur. La causa de este raro fenómeno quizás está principalmente en la figura del nuevo continente, que crece desproporcionadamente de anchura hacia el Polo Norte, lo cual provoca que el clima de Anáhuac se torne más frío de lo que debería estar de acuerdo con su ubicación y altura.

La cantidad de radiación solar que recibe un sitio depende de la pendiente, el aspecto de la ladera y de la elevación. Sitios planos van a sufrir la mayor incidencia de radiación solar cerca del medio día, cuando el sol se encuentre más cerca del zenit. En el hemisferio norte, las laderas con aspecto sur van a recibir más radiación solar a lo largo del año que las que tienen un aspecto norte, de tal forma que las primeras tenderán a ser más secas que las segundas. A escalas mayores se pueden dar fenómenos como el de la sombra de lluvia orográfica. Este fenómeno está relacionado con la presencia de cadenas montañosas que, al recibir el aire cargado de humedad proveniente de mares y océanos, lo obligan a ascender y descargar parte de la humedad en forma de lluvia, de tal manera que una vez que la masa de aire desciende por el lado contrario de la cadena montañosa se encuentra más seca. A estas escalas, al igual que el clima, no es posible modificar la topografía para crear mejores condiciones para la restauración ecológica, pero debe ser tomada en cuenta para determinar el tipo de vegetación que es posible establecer en un sitio en particular y por lo tanto cuáles son las especies a ser utilizadas en la restauración.

La microtopografía o las variaciones en el terreno que se dan a la escala de los organismos, que en términos generales implican diferencias desde unos pocos centímetros a unos cuantos metros, podrían parecer irrelevantes al compararlas con las diferencias topográficas que determinan el clima regional. Sin embargo, las diferencias microtopográficas son de gran importancia para el establecimiento de las especies vegetales y para el uso que hacen muchos animales del medio que habitan. La microtopografía interacciona con otros factores, como el régimen hidrológico, para crear una gran diversidad de condiciones del suelo para el crecimiento de las plantas. Esto es muy evidente en los humedales, que son comunidades que se desarrollan en suelos que se encuentran inundados –al menos– parte del año. Cuando un suelo se encuentra inundado la concentración de oxígeno entre las partículas que lo forman se reduce considerablemente. Estas condiciones de anoxia representan por sí mismas un reto para el crecimiento de las plantas que necesitan oxígeno en sus raíces y además cambian las características químicas del suelo, lo que ocasiona que los procesos asociados a la adquisición de nutrimentos sean también diferentes a los que ocurren en ecosistemas terrestres. Como consecuencia de todas estas características propias de los suelos hídricos de los humedales son pocas las especies de plantas que pueden desarrollarse, y como las condiciones del suelo pueden variar considerablemente en distancias pequeñas por la interacción entre el hidroperíodo y la microtopografía, la vegetación de los humedales muestra una zonificación muy característica de estos sitios (figura 2.3).

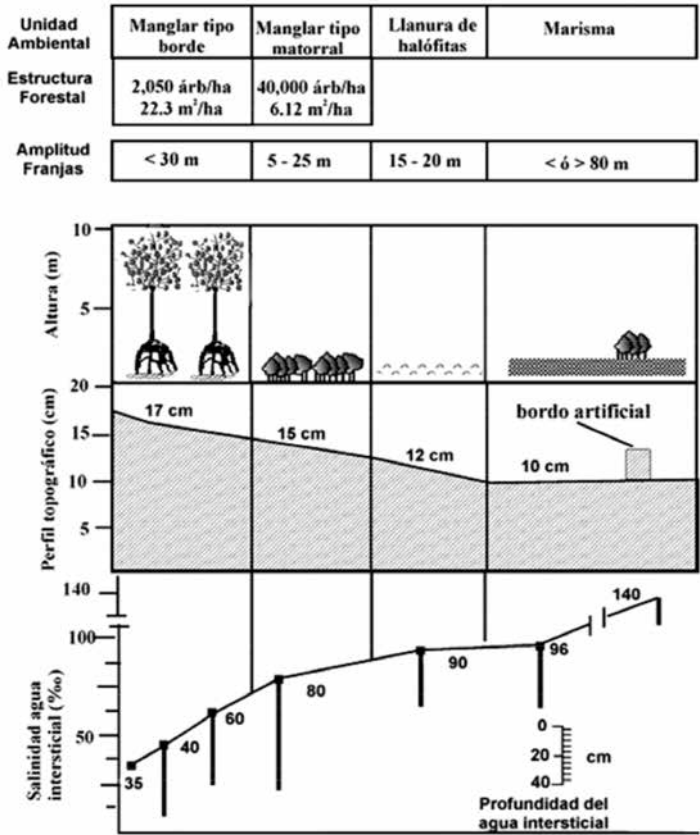


Figura 2.3. Distribución de la vegetación en respuesta a la topografía y la salinidad en un manglar dominado por el mangle negro (*Avicennia germinans*) en una marisma de Boca Cegada, Nayarit (Flores Verdugo et al., 2007; reproducido con permiso de los autores).

2.3. Suelo

Para la restauración de ecosistemas el conocer el tipo de suelo, las condiciones en las que se encuentra y la historia que lo llevó al estado que presenta resulta de capital importancia porque de ello depende el tipo de vegetación que se puede establecer y las medidas que hay que tomar para facilitar este proceso. El suelo se ha definido de diferentes formas; en no pocas ocasiones en función del uso que se le da, y no es de extrañar que las definiciones relacionadas con las labores agrícolas sean tal vez las más abundantes, dada la importancia de los suelos como el medio en donde crecen las plantas y del que obtenemos la mayoría de nuestros alimentos. En general, podemos definir al suelo como

la materia mineral, no consolidada, que se deriva de una serie de procesos que dependen de factores como el clima, la acción de organismos vivos y la topografía sobre un material parental (SSSA, 1979). Como resultado de este proceso se forman capas conocidas como *horizontes*, que se pueden distinguir porque tienen características físicas y químicas distintas. Se reconocen varios tipos de horizontes principales (u horizontes maestros) que se nombran de acuerdo a la FAO (2009) por las letras mayúsculas: H, O, A, E, B, C, R, I, L y W (figura 2.4). Además de estos grupos principales se reconocen varios subtipos que se distinguen por medio de sufijos que son letras minúsculas.

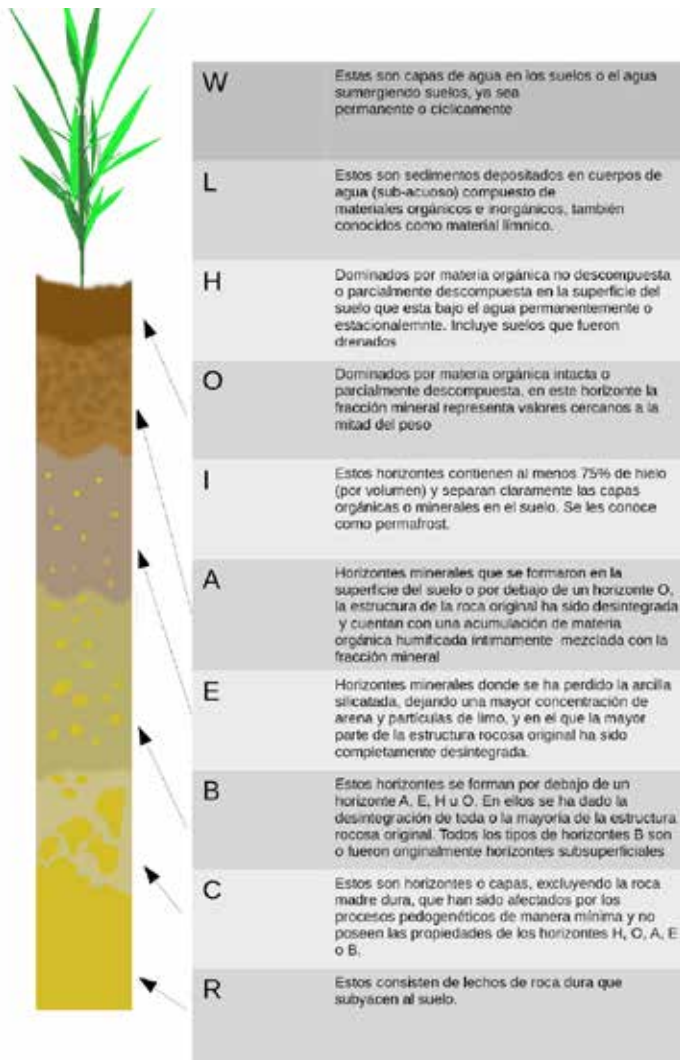


Figura 2.4. Horizontes del suelo y sus características principales de acuerdo a la FAO (2009).

En el suelo ocurren una serie de procesos específicos de cada uno de los horizontes, que son fundamentales para el desarrollo de las plantas y por lo tanto para la dinámica de los ecosistemas. Por ejemplo, en el horizonte A, ocurren los procesos relacionados con la precipitación pluvial, la difusión del oxígeno y el bióxido de carbono de y hacia la atmósfera. Además, es en este horizonte en donde se incorpora la mayor parte de la materia orgánica al suelo. En el horizonte B se dan procesos de translocación en las arcillas y circulan los nutrimentos que requieren las plantas; y en el horizonte C se dan pérdidas de compuestos químicos disueltos en el agua.

Los procesos antes mencionados no son los únicos que se dan en los suelos, pero son de gran importancia para el desarrollo de las plantas pues del suelo obtienen el agua y los nutrimentos que requieren para su desarrollo; tanto los macronutrimentos que son: nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio y azufre, como los micronutrimentos: manganeso, hierro, boro, zinc, cobre, molibdeno y cloro. Además, las plantas terrestres deben ser capaces de acceder al oxígeno en sus raíces, por lo que cuentan con unas estructuras llamadas lenticelas; pero, para que puedan absorber oxígeno por las lenticelas, la estructura del suelo debe ser tal que permita un adecuado intercambio de gases.

La estructura del suelo es consecuencia, principalmente, de las propiedades físicas que posee, entre las que destaca la textura (las consecuencias de la textura para la restauración se revisan en la sección 10.2). La textura se refiere al tamaño de las partículas que lo forman (tabla 2.2) y esto se traduce en las proporciones relativas de arena, arcilla y limo; es decir, del conjunto de partículas menores a 2 mm de diámetro. Las partículas se distinguen de acuerdo a categorías de tamaño y existen varias clasificaciones; por ejemplo, la del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América o la de la FAO. En ocasiones los diferentes sistemas llaman de la misma manera a partículas que pertenecen a diferentes categorías de tamaño, lo cual puede resultar confuso, pero

Tabla 2.2. Clasificación de las partículas del suelo en función de su tamaño de acuerdo a diferentes sistemas (FAO 2009, USDA 1987).

Partículas	USDA (mm)	Sociedad Internacional de Ciencia del Suelo (mm)	FAO (µm)
Arena muy gruesa	2.00-1.00	-	2000
Arena gruesa	1.00-0.50	2.00-0.20	1250
Arena media	0.50-0.25	-	630
Arena fina	0.25-0.10	0.20-0.02	200
Arena muy fina	0.10-0.05	-	125
Limo grueso	-	-	63
Limo fino	0.05-0.002	0.02-0.002	20
Arcilla	< 0.002	< 0.002	2

lo que es común a los sistemas de clasificación es que con base en categorías del tamaño de las partículas se definen varios tipos de clases de textura (figura 2.5).

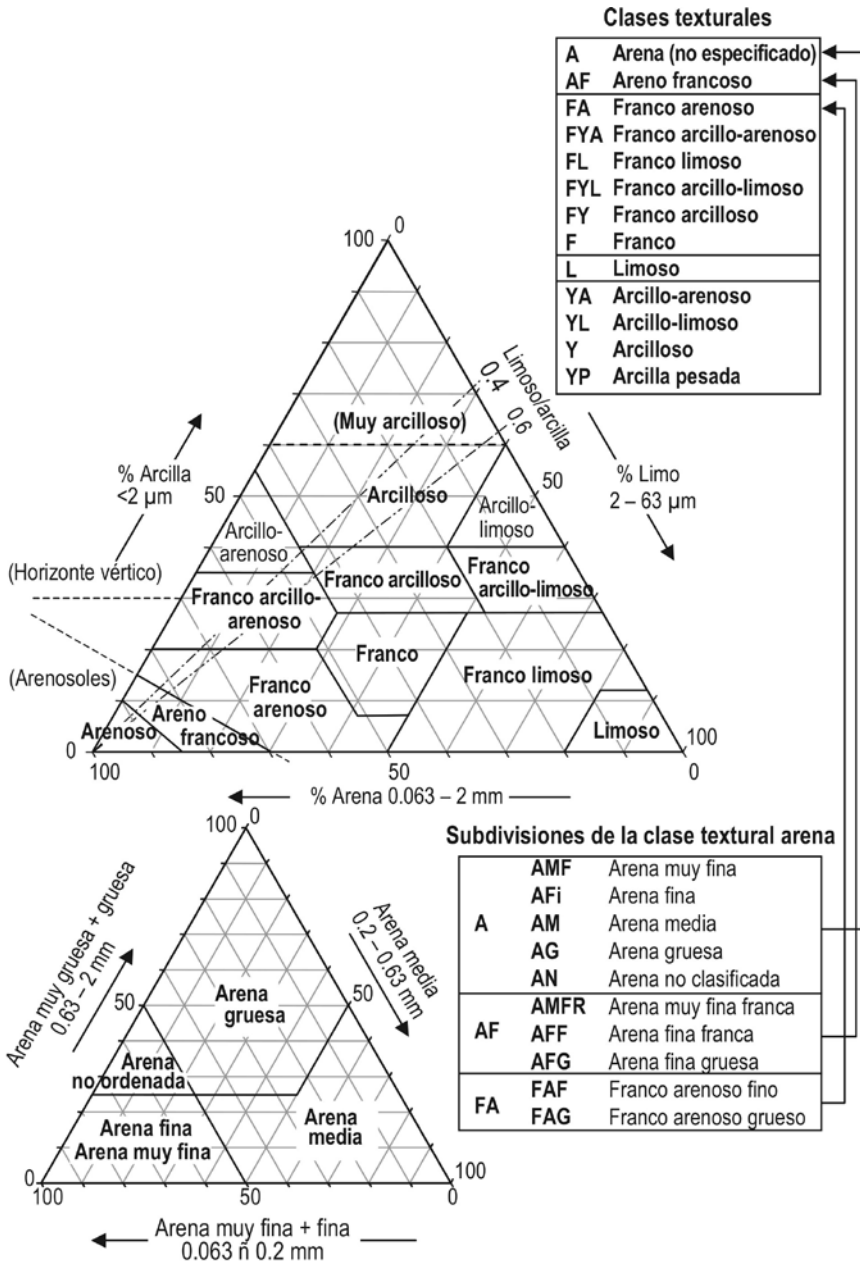


Figura 2.5. Clases de textura de acuerdo a las proporciones de partículas de diferentes tamaños (fuente: FAO 2009).

Cuando se habla del tamaño de las partículas se usa el término *textura*, pero cuando se considera el arreglo de las partículas se utiliza el término *estructura*. De tal manera que la estructura considera la forma en que las partículas primarias (arena, limo y arcillas) se agrupan para formar partículas secundarias que se conocen como agregados. La estructura es de gran importancia, pues de ella depende en buena medida la humedad del suelo y el intercambio gaseoso ya que la naturaleza macroscópica de los agregados permite que haya espacios intersticiales mucho más grandes de los que permiten las partículas primarias. Los agregados se forman gracias a procesos físicos y biológicos y, por lo tanto, son de gran importancia los microorganismos presentes en el suelo, tanto bacterias como hongos.

A escalas de centímetros, las raíces de las plantas y las hifas de los hongos, sobre todo los que forman asociaciones micorrízicas, ayudan a retener el suelo al formar redes que lo mantienen unido. A escala microscópica el papel de los compuestos orgánicos mucilaginosos que excretan raíces, hifas, bacterias y otros organismos es fundamental (Oades, 1993). Las sustancias que secretan los microorganismos y que participan en la formación de agregados son sobre todo polisacáridos. Entre las sustancias que secretan las hifas de hongos micorrízicos cabe destacar a la glomalina, descubierta por Sara F. Wright y sus colaboradores (Wright *et al.*, 1996), que es una glicoproteína insoluble en agua secretada por hongos micorrízicos arbusculares. Esta sustancia ha mostrado ser de gran importancia para la estabilidad de muchos tipos de suelos.

La estructura del suelo se relaciona con la forma en que el agua se encuentra en el suelo. Las moléculas de agua están formadas por dos átomos de hidrógeno y uno de oxígeno y son moléculas polares; es decir, que la distribución de las cargas eléctricas no es homogénea. Las partículas del suelo, debido a los minerales que las forman, también poseen sitios cargados negativa y positivamente, lo que hace que haya una atracción fuerte entre las moléculas de agua y las partículas del suelo, causando el fenómeno de adsorción. Las moléculas de agua que se encuentran en el suelo actúan de diferente manera dependiendo de la distancia a la que se encuentren de las partículas del suelo. Las que se encuentran en contacto directo o muy cercanas se conocen como agua de adhesión; las que se encuentran detrás de éstas y por lo tanto más alejadas de las partículas del suelo se conocen como agua de cohesión; y, finalmente, las que se encuentran a distancias mayores fuera de la influencia de las partículas del suelo se conocen como agua gravitacional. El agua de adhesión está firmemente adherida a las partículas del suelo y por lo tanto no está disponible para las plantas. El agua de cohesión se mueve más libremente que el agua de adhesión y junto con ella llena los microporos del suelo y ambas son retenidas por fuerzas que son más fuertes que la gravedad. El agua que se encuentra en los macroporos es el agua gravitacional, y se llama así porque tiende a escurrir debido a que la gravedad atrae a estas moléculas de agua con más fuerza que la que ejercen las partículas del suelo.

Las moléculas de agua van a tener diferentes energías asociadas a ellas según el lugar que ocupen en el suelo; a la energía del agua en el suelo se le conoce como el potencial hídrico del suelo, que se define como “la cantidad de trabajo que se requiere por unidad de volumen de agua para transportar de manera reversible (esto es, sin pérdida de energía por fricción) e isotérmicamente (es decir, sin cambios en la energía por cambios en la temperatura) una cantidad infinitesimal de agua de una fuente de agua pura a una altura y presión atmosférica específicas, al agua del suelo a un punto dado” (Foth, 1984). El potencial hídrico total está dado por la suma del potencial matricial, gravitacional, de presión de vapor, osmótico y de sobrecarga:

$$\Psi_T = \Psi_M + \Psi_g + \Psi_p + \Psi_p + \Psi_w$$

Estos potenciales se miden habitualmente en megapascales (aunque se usan a veces otras unidades como las atmósferas o el bar: 1 Mpa = 10 bares y 1 bar = 0.987 atmósferas). Existen diferentes equipos para medir el potencial hídrico que se expresa en números negativos, porque el estado de referencia es el que corresponde al suelo saturado; en este punto Ψ es cero, y en la medida en que se pierde agua los valores del potencial se vuelven negativos. El potencial hídrico es de gran importancia para las plantas; en particular el potencial matricial (figura 2.6) que depende, sobre todo, de la textura del suelo. Los suelos arenosos tienen potenciales hídricos matriciales mayores que los suelos arcillosos para el mismo porcentaje de humedad.

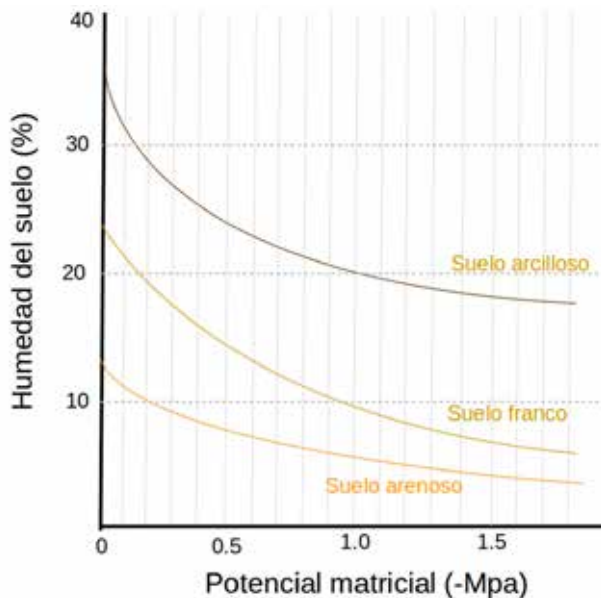


Figura 2.6. Relación hipotética entre el potencial mátrico y la humedad del suelo para diferentes tipos de suelos.

Una consecuencia importante de que diferentes tipos de suelo tengan diferentes curvas de potencial hídrico es que las plantas van a tener agua disponible dependiendo no solamente de la cantidad de agua que haya en el suelo, sino particularmente de la interacción entre el agua y las partículas que lo forman. Cuando un suelo está mojado a capacidad de campo, la disponibilidad de agua para las plantas es alta, pero en la medida en que el agua es absorbida por las raíces y disminuye el potencial hídrico, la conductividad del agua en el suelo, decrece. En la medida en que esto ocurre va a llegar un momento en el que la planta no va a poder absorber agua con la rapidez necesaria para compensar la pérdida por evapotranspiración; esto causará un déficit hídrico en la planta y, eventualmente, marchitez. De tal manera se considera que el agua en el rango entre la capacidad de campo y el punto de marchitez es la que está disponible para las plantas; en general, esto significa un potencial matricial de hasta -1.5 Mpa (-15 bar).

Sin embargo algunas plantas toleran más las condiciones de sequía que otras y, por lo tanto, de acuerdo con sus requerimientos de agua las plantas se clasifican como: hidrófitas, si están adaptadas a vivir total o parcialmente sumergidas en el agua (no toleran potenciales hídricos menores de entre -5 y -10 bares); mesófitas, si están adaptadas a un aporte moderado de agua (no toleran potenciales hídricos menores de -20 bares); y como xerófitas, si están adaptadas a ambientes áridos en donde el agua es muy limitada (no toleran potenciales hídricos menores de -40 bares) (Nilsen y Orcutt, 1996).

Otra de las características importantes del suelo para las plantas es la cantidad y disponibilidad de nutrientes (su importancia para la restauración se discute en la sección 10.2), tanto macronutrientes como micronutrientes, que se enlistan en la tabla 2.3. La

Tabla 2.3. Principales nutrientes para las plantas

Nutriente	Símbolo químico	Formas químicas en la que son aprovechados comúnmente por las plantas
Macronutrientes		
Nitrógeno	N	NO ₃ ⁻ NH ₄ ⁺
Fósforo	P	H ₂ PO ₄ ⁻ H ₂ PO ₄ ²⁻
Potasio	K	K ⁺
Calcio	Ca	Ca ²⁺
Magnesio	Mg	Mg ²⁺
Azufre	S	SO ₄ ²⁻
Micronutrientes		
Boro	B	H ₃ BO ₃
Cloro	Cl	Cl ⁻
Cobre	Cu	Cu ²⁺
Hierro	Fe	Fe ²⁺
Manganeso	Mn	Mn ²⁺
Molibdeno	Mo	MoO ₄ ²⁻
Zinc	Zn	Zn ²⁺

disponibilidad de estos nutrimentos para las plantas depende también de las características del suelo, en particular de la capacidad de intercambio catiónico y del pH. El intercambio catiónico es el proceso mediante el cual un ión (es decir, una especie química con carga eléctrica) pasa de la disolución acuosa a la superficie de una partícula cargada del suelo y otro ión es liberado por esta superficie hacia la disolución acuosa. Este proceso ocurre entre cationes (iones con carga positiva), en partículas coloidales de arcillas (figura 2.7) y material húmico, el cual se conoce, en su conjunto, como micelas.

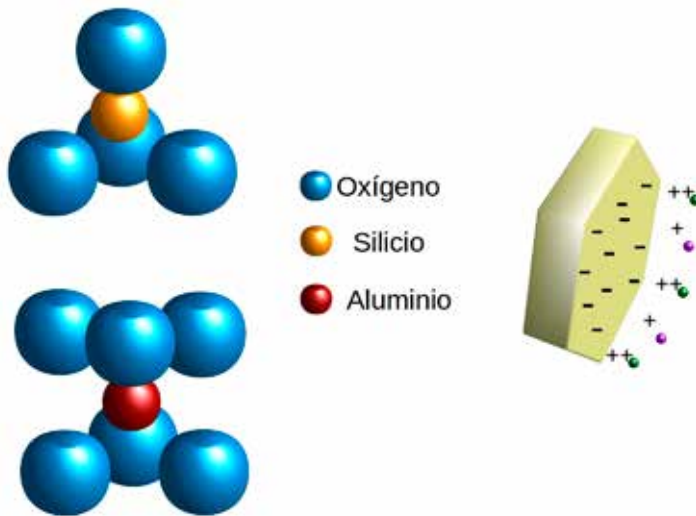


Figura 2.7. Estructura de los bloques básicos que forman la estructura cristalina de muchas arcillas. Debido a la disposición espacial de los átomos existe una carga neta en los extremos de la estructura, lo que atrae a los cationes disueltos en el agua intersticial.

La capacidad de intercambio catiónico del suelo se define como el total de los cationes intercambiables adsorbidos y se expresa en miliequivalentes por 100 gramos de suelo seco. No vamos a entrar en detalle aquí sobre cómo calcular los pesos equivalentes, basta saber que la capacidad de intercambio iónico de los suelos depende fuertemente del pH (figura 2.8), y por lo tanto también la disponibilidad de los nutrimentos para las plantas. Algunos nutrimentos se encuentran más disponibles cuando aumenta el pH, como el calcio y el magnesio, y lo mismo ocurre con el molibdeno; mientras que la disponibilidad de otros nutrimentos como el hierro y el manganeso se incrementa cuando el pH disminuye. Existe mayor disponibilidad de potasio cuando el pH tiende a ser neutro, siendo también este el caso para el nitrógeno y el fósforo. Tomando en cuenta a todos los nutrimentos y micronutrimentos el pH en que todos se encuentran disponibles es cercano a 6.5.

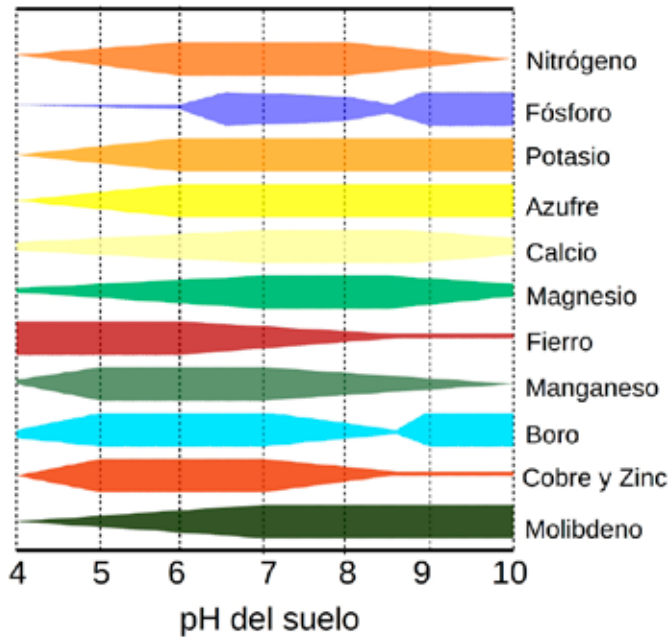


Figura 2.8. Disponibilidad de los nutrientes de las plantas en función del pH de suelo.

La influencia de diferencias en el pH del suelo, que como vimos se relaciona con muchas propiedades del suelo, se puede apreciar si se compara el desempeño de tres especies sucesionales tempranas de la selva del sur de México (tabla 2.4) creciendo en pastizales con diferentes valores de pH (Román-Dañobeytia *et al.*, 2012a).

Tabla 2.4. Relación entre el pH de las parcelas y el desempeño de tres especies de selva lluviosa (a partir de datos de Román-Dañobeytia *et al.*, 2012a).

Especie	Supervivencia (%)		Altura (m)		Diámetro (cm)	
	pH = 6.6	pH = 7.4	pH = 6.6	pH = 7.4	pH = 6.6	pH = 7.4
<i>Muntingia calabura</i>	52	88	4	5.7	4.8	7.2
<i>Acaciella angustissima</i>	63	94	4.6	5.4	5.6	6.8
<i>Ochroma pyramidale</i>	41	76	2.9	4.4	6.3	8.4

Los organismos y microorganismos del suelo también deben de ser considerados pues son parte de la dinámica que mantiene a un suelo funcional. Ya hemos mencionado el papel de bacterias y hongos del suelo en la formación de agregados, pero los organismos del suelo son importantes por muchas otras razones. En primer lugar, hay organismos del suelo que juegan un papel preponderante en la transformación del material parental;

es decir, de las rocas y en los componentes minerales del suelo (Krumbein y Dyer, 1985) entre los que destacan los organismos que participan en los procesos de descomposición de materia orgánica. En el suelo se pueden encontrar bacterias que juegan un papel primordial en los ciclos de nutrimentos. No es posible ignorar la contribución de los hongos del suelo, ya que algunos toleran condiciones de acidez muy altas, mientras que otros son de los pocos organismos capaces de descomponer la lignina, que es un componente de la madera. En el suelo también podemos encontrar nemátodos, artrópodos, miriápodos, arácnidos y, desde luego, a las lombrices, que son anélidos.

Dos grupos de microorganismos del suelo que han recibido mucha atención en restauración ecológica son los microorganismos capaces de fijar nitrógeno atmosférico; es decir, la reducción de N_2 a NH_4^+ a través de la acción de la enzima nitrogenasa. De todos los microorganismos capaces de fijar nitrógeno posiblemente los más estudiados son los que establecen relaciones simbióticas con las leguminosas, aunque muchos son organismos de vida libre. Las bacterias infectan a las raíces de la planta y esta, en respuesta, forma un nódulo en donde se albergan las primeras. La planta proporciona alimento a las bacterias y ellas a cambio benefician a la planta por fijar el nitrógeno. El otro grupo importante es el de los hongos micorrizógenos. Una micorriza es la asociación simbiótica entre un hongo y las raíces de una planta, y ya hemos discutido su importancia para la formación de los agregados del suelo. Pero las micorrizas intervienen en otros procesos, como los flujos de energía y elementos en los ecosistemas, y participan en la adquisición de fósforo y nitrógeno de las plantas y en la tolerancia a la sequía (Allen *et al.*, 2003). Se ha reportado, por ejemplo, que la micorrización de *Quercus rugosa* al momento de la propagación incrementó la supervivencia de las plantas en un 11%, después de ser transplantadas, en un ensayo de restauración (Olvera-Morales *et al.*, 2011). En otros ensayos se han reportado también mejores tasas de crecimiento (Castillo-Argüero *et al.*, 2014). Como vemos, el tipo de suelo determina las características relacionadas con la capacidad hídrica y la disponibilidad de nutrimentos, que son fundamentales para el desarrollo de las plantas; y, por lo tanto, limita el tipo de especies vegetales que se puedan establecer. En tanto, su estado debe ser tomado en consideración pues suelos que han perdido materia orgánica y estructura serán, aun más, limitantes para el desarrollo de las plantas.

Preguntas de repaso

1. ¿Cómo interaccionan la topografía y el clima para influir en las condiciones de un sitio en particular?
2. ¿Cómo afecta la microtopografía la distribución de los organismos?
3. ¿Cuáles son las principales características del suelo que influyen en el desarrollo de las plantas?

Lecturas recomendadas

- FAO, 2009. Guía para la Descripción de Suelos. Cuarta Edición. Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- Krasilnikov, P., M. del C. Gutiérrez-Castorena, R.J. Ahrens. C.O. Cruz-Gaistardo, S. Sergey y E. Solleiro-Rebolledo, 2013. The soils of Mexico. World Soils Book series. Springer. New York, USA.



Capítulo 3

Ecofisiología

La ecofisiología es la disciplina científica que estudia la relación de la fisiología de los organismos, es decir la forma en que los organismos funcionan a diferentes niveles desde las células hasta el individuo completo, y el ambiente. De tal forma que estudia cómo cambia el funcionamiento de los organismos ante cambios en el ambiente, en particular en lo referente a la disponibilidad de recursos, lo que los organismos consumen o utilizan directamente, o en las condiciones que son las propiedades del ambiente las que afectan al organismo, como la temperatura. La dependencia de los organismos de la disponibilidad de recursos fue estudiada de manera sistemática por Justus von Liebig, quien propuso la *Ley del Mínimo* que establece que el crecimiento de los organismos estará limitado por el recurso más escaso. Con el paso del tiempo la *Ley del Mínimo* se aplicó en otros contextos biológicos para incluir no solamente al crecimiento, sino también a la distribución de las especies y se establecieron varias limitaciones del modelo, pues ahora se sabe que muchos recursos no solamente tienen un límite mínimo sino también un límite máximo, y que en ocasiones algunos recursos actúan en conjunto. Sin embargo, la *Ley del Mínimo* fue precursora de otros conceptos importantes como la *Ley de la Tolerancia* (Shelford, 1913).

Justus von Liebig y la Ley del Mínimo

Justus von Liebig fue un químico que a mediados del siglo XIX hizo de la química orgánica un campo de estudio sistemático. Pero Liebig no sólo hizo esta gran contribución al campo de la ciencias sino que diversificó sus intereses para abarcar, con el paso del tiempo, a la agricultura y la fisiología. Sus estudios en estos campos lo llevaron a proponer el concepto conocido como la *Ley del Mínimo* en un libro titulado: *Organic Chemistry in its Application to Agriculture and Physiology*,

publicado en 1840. La *Ley del Mínimo* propuesta por él establece que el crecimiento de las plantas está limitado no por el conjunto de recursos sino por el recurso más escaso, que muchas veces es un recurso del suelo. Las ideas de Liebig propuestas en este libro revolucionaron la agricultura de su época y fue él el primero en establecer que la nutrición de las plantas no depende del agua y de la materia orgánica del suelo, como se creía hasta entonces, sino que las plantas dependen del carbón, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y seis nutrientes minerales esenciales: azufre, fósforo, hierro, calcio, magnesio y potasio.

La *Ley de la Tolerancia* establece que cada especie es capaz de desarrollarse adecuadamente; es decir, crecer y reproducirse dentro de un rango definido de condiciones ambientales. Los rangos de tolerancia pueden ser amplios para algunos factores y estrechos para otros y no pueden determinarse a partir de las características morfológicas de las especies sino que, debido a que están relacionados con procesos fisiológicos, deben de determinarse experimentalmente. Además, los rangos de tolerancia pueden variar dependiendo de la edad del organismo o de las interacciones con otros organismos. Cuando se consideran los rangos de tolerancia a diversos recursos y condiciones para una especie en su conjunto, lo que se define es el hábitat potencial para la especie (figura 3.1); es decir, la variación ambiental que dependiendo de sus respuestas fisiológicas son capaces de tolerar los organismos de una especie.

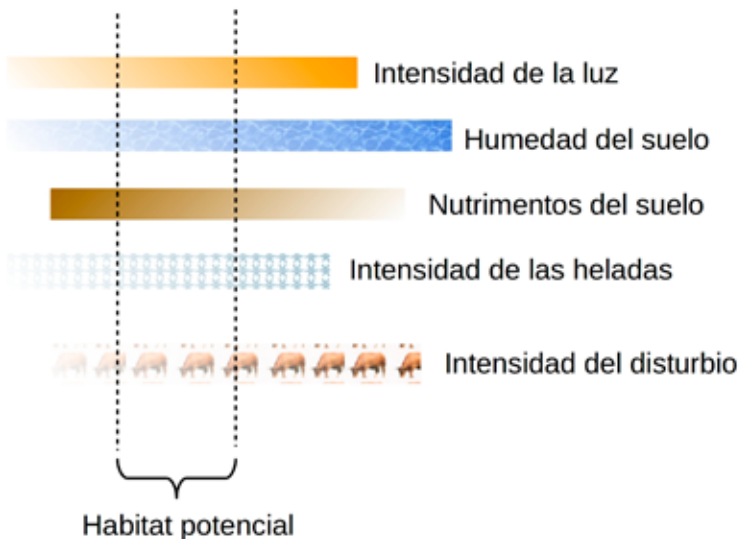


Figura 3.1. El hábitat potencial de una especie está dado por la combinación de los rangos de tolerancia a diferentes factores, algunos de ellos físicos y otros bióticos.

Una consecuencia importante de que existan rangos de tolerancia de los individuos a las condiciones ambientales es que, en la medida en que las condiciones se alejan del óptimo determinado por las respuestas fisiológicas, van a verse afectadas diferentes funciones del individuo. Las condiciones cercanas al óptimo permiten a los individuos llevar a cabo todas sus funciones, incluyendo la reproducción, pero en la medida en que las condiciones se alejan del óptimo se ven comprometidas las funciones, de tal forma que lo primero que se afecta es la capacidad reproductiva, seguida de la capacidad de crecer, y finalmente se afecta la supervivencia, es así que que condiciones extremas son letales (figura 3.2). El óptimo para una variable ambiental puede modificarse por la interacción con otras variables. Elleberg, en 1958, descubrió que el óptimo de tolerancia al pH de dos especies de plantas que compiten por recursos se desplaza. Esto llevó a definir el rango potencial o fisiológico, con su correspondiente óptimo potencial (o fisiológico), que son el rango y el óptimo cuando el organismo se desarrolla sin la influencia de otros organismos (en particular, sin competencia); y por otro lado el rango ecológico y el óptimo ecológico, que es el que se observa en condiciones naturales cuando el organismo interacciona con otros organismos.

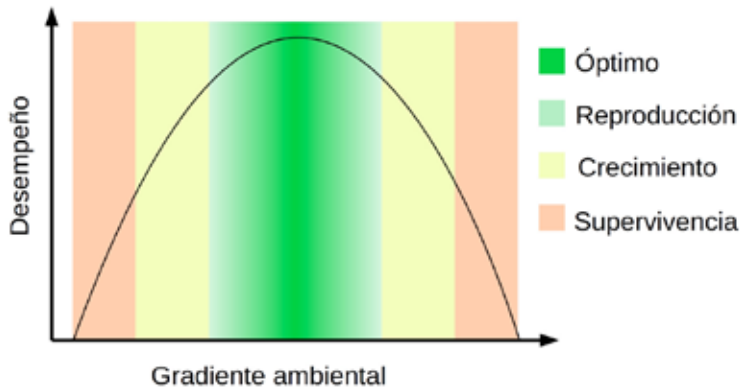


Figura 3.2. Curva de desempeño de una especie a lo largo de un gradiente ambiental que se desprende de la Ley de Tolerancia de Shelford (1913). En un rango de este gradiente el desempeño de la especie es óptimo, pero en la medida que se aleja del óptimo se ven afectadas diferentes funciones de la especie.

Para la restauración ecológica, J. R. Ehleringer y D. R. Sanquist (2006) señalan que es de gran importancia considerar la tolerancia y sus mecanismos fisiológicos. En particular los procesos que dependen de la luz y la energía para las partes aéreas de las plantas y aquellos procesos que dependen de las relaciones entre el agua y los nutrientes para los procesos en el suelo. De tal forma que reconocen cinco causas de estrés para las plantas que son importantes en el proceso de restauración:

1. Altas intensidades de luz.
2. Condiciones microclimáticas extremas.
3. Disponibilidad de nutrimentos en el suelo y sustancias tóxicas.
4. Alteraciones en la disponibilidad de agua y su adquisición por las plantas.
5. Limitaciones en la disponibilidad de agua e interacciones bióticas

3.1. La luz y la tolerancia de las plantas

La luz juega un papel fundamental para las plantas, pues de ella depende la fotosíntesis y otros procesos que regulan diversos aspectos de su desarrollo. Los efectos de la luz pueden ser positivos o negativos según su intensidad, duración e interacción con otros factores del medio. Los principales procesos de la fotosíntesis en las plantas verdes ocurren con luz en el rango de 380 a 710 nm, este rango (que en ocasiones algunos autores reducen a 400-700 nm) se conoce como la radiación fotosintéticamente activa. Los principales fotorreceptores de las plantas son las clorofilas que presentan máximos de absorción en el rojo (620-750 nm) y el azul (450-495 nm).




Para que ocurra el proceso fotosintético es necesario que los cloroplastos capturen radiación. Dos sistemas de pigmentos están involucrados en este proceso, el fotosistema I y el fotosistema II. El fotosistema I tiene como componente principal a la clorofila "a"; en este fotosistema la relación entre la clorofila "a" y la clorofila "b" es de alrededor de 6:1. El fotosistema II posee una proporción mayor de clorofila "b". Después de absorber luz, el fotosistema I libera electrones que reducen a la molécula de NADP⁺ (nicotinamida adenina dinucleótido fosfato), los electrones que se requieren para reducir de nuevo a la clorofila provienen del agua, lo que finalmente causa la liberación de oxígeno molecular. El fotosistema II utiliza los electrones liberados para, en conjunto con el fotosistema I, formar ATP. La energía obtenida de estas reacciones es utilizada para reducir al bióxido de carbono y formar carbohidratos en lo que se conoce como las reacciones oscuras de la fotosíntesis.

En la mayoría de las plantas el 1.5 bifosfato de ribulosa es el aceptor de bióxido de carbono y ocurre por la actividad catalítica de la enzima RuBisCo (**R**ibulosa-1.5-**B**ifosfato **C**arboxilasa). El producto de la reacción de estas dos moléculas se descompone para formar dos moléculas de ácido 3-fosfoglicérico, un compuesto con tres átomos de carbono, por lo que a este proceso se le conoce como la ruta C₃. La ruta metabólica de otras plantas produce en lugar de una molécula de tres átomos de carbono una de cuatro átomos de carbono, el ácido oxaloacético, y a esta ruta metabólica se le conoce como

C₄. En este tipo de metabolismo se reduce la ineficacia causada por la fotorrespiración que hace que la enzima RuBisCo fije oxígeno en lugar de bióxido de carbono, pues en su lugar se usa otra enzima, la PEP carboxilasa. Debido a la ruta metabólica de las plantas C₄ y de algunas características anatómicas, estas son capaces de asimilar el bióxido de carbono de manera más eficiente que las plantas C₃ y por lo tanto presentan tasas fotosintéticas más altas.

Existe un grupo de plantas que son capaces de asimilar bióxido de carbono en la oscuridad, utilizando una serie de reacciones que producen ácido oxaloacético, a estas plantas se le conoce como plantas CAM (del inglés, *Crassulacean Acid Metabolism*) y entre ellas encontramos a las cactáceas. El ácido oxaloacético es convertido a malato a través de una serie de reacciones que causan que la planta consuma parte del almidón de sus tejidos y que el líquido en las vacuolas se vuelva más ácido. Por la mañana, en este tipo de plantas, el malato sale de las vacuolas y se incorpora a la ruta metabólica de la fotosíntesis. Estos tres tipos de fijación de CO₂ les confieren a las plantas características particulares y rangos de tolerancia diferentes (tabla 3.1).

Tabla 3.1. Principales características de las plantas con diferentes rutas metabólicas para la fotosíntesis.

Características	C ₃	C ₄	CAM
Depresión de la fotosíntesis por oxígeno	Sí	No	Sí
Capacidad fotosintética neta	Media a alta	Alta a muy alta	A la luz baja en la oscuridad media
Saturación de la fotosíntesis por la intensidad de la luz	A intensidades intermedias	No hay saturación	A intensidades intermedias a altas
Redistribución de los productos asimilados	Baja	Rápida	Variable
Producción de biomasa	Media	Alta	Baja
			

El metabolismo C₃ apareció antes en la historia evolutiva de las plantas. La evidencia más reciente indica que el metabolismo C₄ evolucionó independientemente más de 50 veces a partir de ancestros C₃. En la actualidad la mayoría de las especies C₄ son mono-

cotiledóneas, ya sea pastos (familia Poaceae) con alrededor de 4600 especies o juncos (familia Cyperaceae). Solamente cerca de 1600 especies de dicotiledóneas son C_4 , pertenecientes a más de 16 familias, aunque el 75% pertenecen a solamente 4: Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Euphorbiaceae y Asteraceae (Gowik y Westhoff, 2011). Varios de los cultivos más importantes son plantas C_4 , como el maíz y el sorgo. Las plantas C_4 tienen una ventaja sobre las plantas C_3 , siguiendo la Ley de Mínimo de Liebig, cuando la disponibilidad de bióxido de carbono es limitante, pero esta ventaja se pierde cuando aumenta la concentración de este compuesto.

Aunque la luz es indispensable para la fotosíntesis, cuando se encuentra en exceso puede dar lugar a procesos fotodestructivos en los tejidos de las plantas, entre los que destaca la foto-oxidación de los pigmentos de los cloroplastos. Las plantas poseen diferentes mecanismos para evitar el exceso de radiación, que pueden consistir en mecanismos metabólicos o a través de sus características estructurales. Las adaptaciones de las plantas al ambiente lumínico se manifiestan de diversas maneras, las más importantes sintetizadas por W. Larcher (1980) se presentan en la tabla 3.2.

Tabla 3.2. Principales características de las hojas dependiendo del ambiente lumínico (modificado de Larcher 1980).

Características	Hojas expuestas al sol	Hoja en la sombra
Propiedades estructurales		
Área de la hoja	-	+
Número de células	+	-
Densidad de cloroplastos	+	-
Propiedades químicas		
Peso seco	+	-
Contenido de agua del tejido fresco	-	+
Contenido de almidón	+	-
Contenido de celulosa	-	+
Clorofila a/b	+	-
Propiedades funcionales		
Capacidad fotosintética	+	-
Intensidad de la respiración	+	-
Transpiración	+	-

3.2. La temperatura y la tolerancia de las plantas

Los organismos pueden desarrollarse en un rango determinado de temperatura, cada proceso vital se encuentra restringido a un cierto rango y tiene un óptimo. Cuando el organismo no mantiene una temperatura relativamente constante como consecuencia de procesos metabólicos el rango de temperatura al que se encuentra depende del ambiente. Las plantas terrestres vasculares toleran un rango amplio de temperatura en términos de supervivencia, que va desde -5°C hasta 60°C , aunque el rango de temperatura en el que pueden acumular biomasa es menor, de 5°C hasta 40°C . Estos rangos varían considerablemente entre especies y también lo pueden hacer entre ecotipos de la misma especie. Es importante distinguir entre el límite de actividad y el límite letal. Cuando se excede el límite de actividad, los procesos vitales disminuyen su velocidad de manera reversible hasta llegar a un mínimo; en el límite letal las plantas sufren daños permanentes y mueren ya sea los tejidos afectados o todo el individuo. En términos de la acumulación de biomasa el rango en que las plantas pueden fotosintetizar activamente es, por lo general, 5°C más estrecho que el rango de temperatura que dañaría a las plantas por congelación y que las mataría por exceso de calor (figura 3.3).

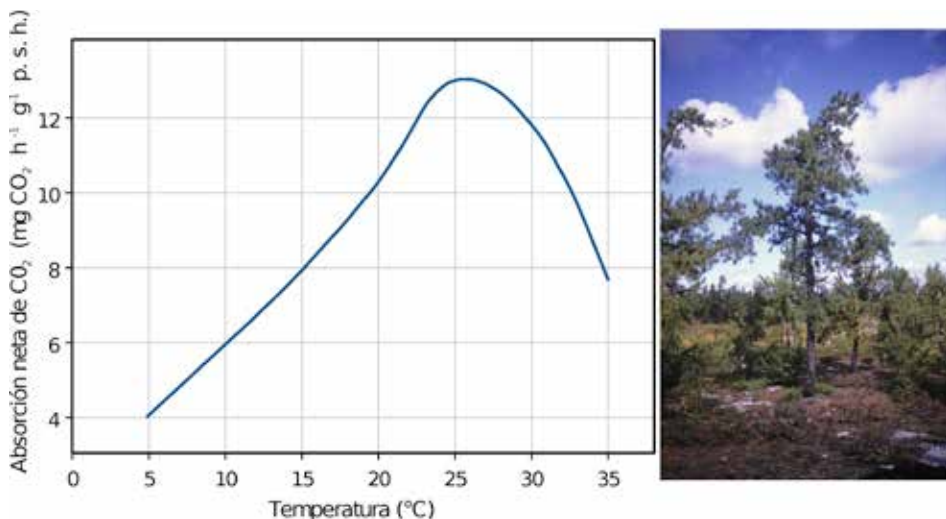


Figura 3.3. Absorción de CO_2 por plántulas de 59 días de edad de *Pinus rigida*. La absorción se mide en mg del gas por hora y por gramo de peso seco de tejido de la hoja (de Ledig *et al.*, 1977, con permiso de The University of Chicago Press). Imagen cortesía de Thomas Ledig.

3.3. Ecofisiología de semillas

Las plantas poseen diversos mecanismos para reproducirse y pueden ser de naturaleza asexual o sexual. En el primer caso, es posible que se generen nuevos individuos a partir de pedazos de tallos, raíces u otras estructuras; este tipo de reproducción, conocida como reproducción vegetativa, genera individuos que son genéticamente idénticos a la planta que les dio origen. La reproducción vegetativa (ver sección 10.1.1) puede ser la principal forma de reproducción en algunas especies; sin embargo, es de particular importancia en el contexto de la restauración ecológica considerar las estrategias de reproducción sexual, y entre ellas la que se da a partir de semillas, pues la mayoría de las plantas con las que se trabaja cuando se recuperan ecosistemas degradados se reproducen por este medio.

Una semilla esta formada básicamente por un embrión, materiales de reserva y una cubierta. Existen muchas variaciones en cuanto a la forma de las semillas. Los componentes principales del embrión de las semillas son los cotiledones, que puede ser uno (en las monocotiledóneas) o dos (en las dicotiledóneas); el epicótilo que es el eje embrionario por arriba del punto de inserción de los cotiledones; la plúmula, que es el extremo del epicótilo; el hipocótilo, que es la parte por debajo del punto de inserción de los cotiledones y que es el nexo entre el epicótilo y la radícula y, finalmente, la radícula, que es la punta basal del hipocótilo y la que dará origen a la raíz primaria de la nueva planta.

La germinación de las semillas es un proceso complejo, y con frecuencia el término se usa de manera incorrecta. La germinación inicia cuando la semilla absorbe agua, fenómeno conocido como imbibición y termina con el inicio de la elongación del eje embrionario, usualmente la radícula. Sin embargo, en la literatura en ocasiones se habla de que una semilla ha germinado cuando la plántula emerge del suelo, lo que es un uso incorrecto del término pero comprensible, pues en muchas ocasiones lo que es relevante es la capacidad de la semilla de formar una planta robusta. En general, la evidencia más clara y sencilla de que el proceso de germinación se ha llevado a cabo es la emergencia de la radícula, aunque desde luego este es el paso final del proceso.

Para que se dé el proceso de germinación se requieren de condiciones específicas de humedad, disponibilidad de oxígeno, temperatura y luz. Diferentes especies van a diferir en las condiciones específicas para que se dé el proceso de germinación, pero hay factores que son comunes. La disponibilidad de agua es uno de ellos, pues es indispensable para que se inicien los procesos metabólicos, pero el proceso se inicia con diferentes cantidades de humedad en diferentes especies. El maíz requiere alrededor de 30% de humedad para germinar, mientras que la soya 50%, y para especies silvestres el requerimiento de humedad varía aun más y para muchas no es bien conocido. Otro requerimiento

importante para la germinación son las concentraciones de oxígeno y bióxido de carbono; concentraciones altas de este último inhiben la germinación de muchas semillas. El efecto de la temperatura es más complejo debido a que afecta de diferentes maneras durante el proceso, por lo que es más útil considerar la temperatura mínima, óptima y máxima a la que la germinación de las semillas de una determinada especie se puede dar, lo que se conoce como temperaturas cardinales. La temperatura mínima es difícil de determinar porque puede ocurrir que la germinación esté ocurriendo muy lentamente y no se detecte en el período de tiempo que duran las pruebas. La temperatura óptima se puede definir como la temperatura a la que ocurre el máximo porcentaje de germinación en el menor tiempo; y la temperatura máxima es aquella en donde la germinación se detiene porque hay daños en la estructura de las proteínas de la semilla. La temperatura óptima para la mayoría de las semillas oscila entre 15° y 30° C y la máxima entre 30° y 40° C.

El efecto de la luz también varía considerablemente para las semillas de distintas especies y depende de tres factores: la duración, la intensidad y la calidad espectral. Volveremos a este tema más adelante; pero antes, es necesario considerar otra de las propiedades de la semillas, que es la latencia.

La latencia (también llamada dormancia) es el estado en el que se encuentra una semilla antes de que se inicie el proceso de germinación, y se debe romper para que éste ocurra (figura 3.4). La latencia es importante porque, entre otras cosas, aumenta las posibilidades de que la germinación se dé en un sitio que sea adecuado para el desarrollo de la nueva planta. La latencia puede depender de características propias de la semilla, lo que se conoce como latencia primaria, o puede ser inducida por condiciones del ambiente, lo que genera latencia secundaria.

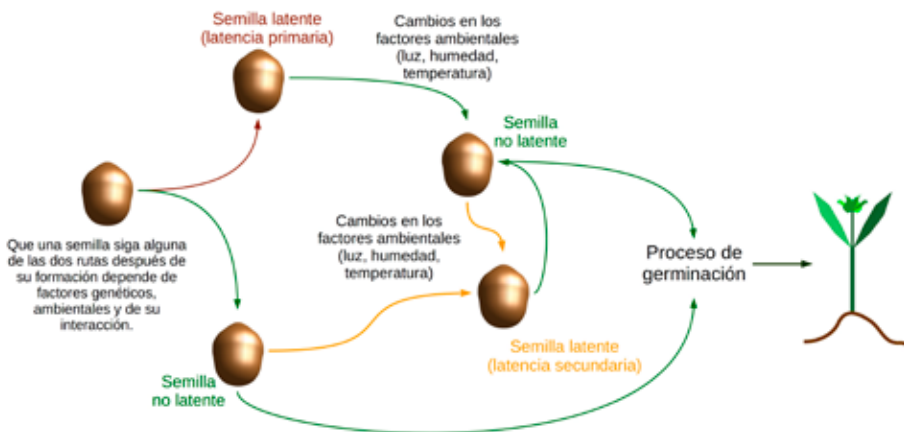


Figura 3.4. Tipos de latencia de las semillas y factores que la rompen (modificado de Bewley y Black, 1985).

Un tipo de latencia primaria muy frecuente se debe a la existencia de barreras físicas que impiden el paso de agua hacia la semilla y al hacerlo inhiben las reacciones bioquímicas que dan origen al proceso de germinación. Este tipo de latencia, conocida como latencia impuesta por la cubierta, depende de diferentes estructuras de la semilla como la testa y el pericarpio, y es frecuente en especies que se seleccionan para restauración ecológica (sección 10.1.1). Algunas especies con este tipo de latencia son *Acacia schaffneri*, *Ipomoea murucoides*, *Mimosa aculeaticarpa* y *Dodonaea viscosa*, todas ellas especies de selva seca de México (Martínez-Pérez *et al.*, 2006).

La latencia física es diferente de la latencia que se da cuando el embrión es el que se encuentra latente por diferentes mecanismos entre los que predominan ciertas características de los cotiledones y la presencia de sustancias inhibitoras de la germinación. En muchas semillas existen simultáneamente ambos mecanismos de inhibición, y se libera la germinación por la influencia de uno sobre el otro. La latencia debida a la cubierta se supera cuando la barrera física se rompe, lo que puede ocurrir de diferentes maneras, incluyendo desgaste mecánico, efectos de la temperatura o actividad microbiana. De hecho, casi todas las semillas en las que influye la luz para romper la latencia, tienen latencia impuesta por la cubierta.

El efecto de la luz puede ser, como ya se mencionó, consecuencia de la duración, la intensidad o la calidad espectral. En algunas semillas se inicia la germinación con una exposición muy breve a luz blanca después de haber estado almacenadas en oscuridad, como es el caso de algunas variedades de lechuga; en otros casos pueden requerir ser expuestas por horas o días. Hay semillas que requieren del efecto combinado de la temperatura y la luz, algunas inician la germinación cuando los días se hacen más cortos y otras cuando se hacen más largos. Otras semillas, en cambio, responden a la calidad espectral de la luz.

El sol emite radiación en un rango considerable de energía, el espectro visible que va del azul al rojo es sólo parte del espectro de emisión; después del azul encontramos la radiación ultravioleta, que el ojo humano no puede percibir pero otros animales –como las abejas– sí. Contiguo al rojo se encuentra el rojo lejano, que nuestros ojos no perciben pero las semillas sí, y es esta capacidad la que hace que la calidad espectral de la luz sea importante para la latencia.

La molécula responsable de la sensibilidad de las semillas a la luz roja y roja lejana se conoce como fitocromo (figura 3.5); esta es una proteína compleja que contiene una sección en donde hay cuatro anillos pirrólicos y es capaz de cambiar su estructura en respuesta a la luz. De tal forma que el fitocromo puede existir en dos formas: una se encuentra en las semillas en latencia que no han sido sujetas a la radiación luminosa, puede absorber luz roja (con un pico a 660 nm) y se le denomina Pr. Esta forma del fitocromo no induce que se rompa la latencia, pero cuando es irradiada por luz roja cambia a la forma activa que rompe la latencia, y que además puede absorber radiación

en el rojo lejano (730 nm); se le denomina Pfr. La forma Pfr puede cambiar nuevamente a la forma Pr en la oscuridad. El mecanismo de operación del fitocromo entonces es claro. Si partimos de una semilla que se encuentra en la oscuridad y la etapa final de exposición a la luz es con luz roja, la latencia se romperá, pero si es con luz roja lejana o se somete de nuevo a la oscuridad la latencia continúa. Este proceso sólo ocurre mientras no se supere el tiempo de escape; es decir, el tiempo que requiere la forma Pfr para iniciar el proceso de germinación –una vez iniciado– es irreversible a través de este mecanismo.

La latencia mediada por el fitocromo es de gran importancia ecológica, entre otras cosas porque la vegetación absorbe de manera muy eficiente la luz roja (por la clorofila como parte de la fotosíntesis) pero no la luz rojo lejana, que es transmitida hacia las partes bajas del dosel y hasta el suelo. Debido a esto, muchas semillas se mantienen latentes en el suelo hasta que se abre un claro en el dosel que permite el paso de la luz roja y se inicia el proceso de germinación.

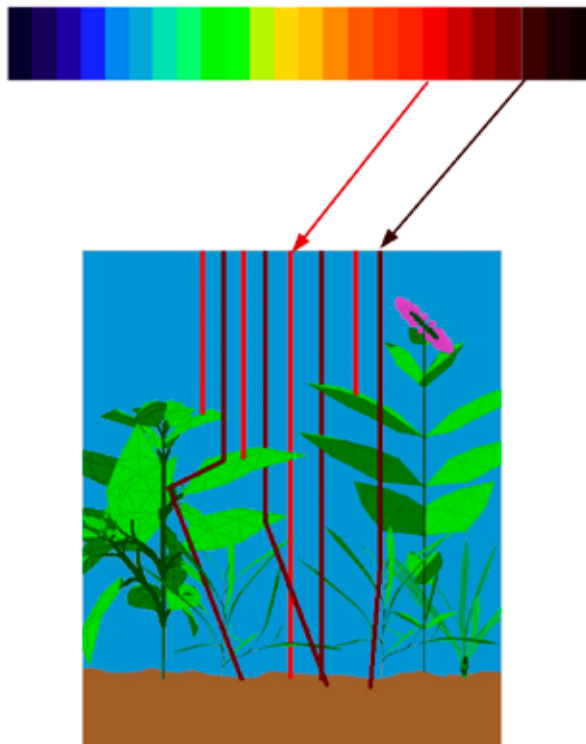


Figura 3.5. La vegetación absorbe la luz roja pero permite la transmisión de la luz rojo-lejana, lo que crea condiciones favorables para que muchas de las semillas presentes en el suelo mantengan la latencia cuando ésta es mediada por el fitocromo.

Uno de los campos de investigación más prometedores en el estudio de la ecofisiología de los procesos de germinación es el de acondicionamiento de las semillas. El acondicionamiento de las semillas es el proceso que ocurre cuando son sometidas a intervalos de hidratación y deshidratación sucesivos, este proceso puede ser natural o inducido. Se ha utilizado para mejorar la sincronización en el proceso de germinación de semillas agrícolas desde hace tiempo. Lo que es muy relevante para la restauración ecológica es que en los últimos años se ha descubierto que el acondicionamiento natural (figura 3.6), que genera varios cambios en las semillas entre los que destacan la activación de rutas metabólicas y la síntesis de sustancias antioxidantes que previenen la pérdida de viabilidad, también hace a las semillas y las plántulas más resistentes al estrés (Nicazio-Arzeta *et al.*, 2011). Alma Orozco-Segovia *et al.* (2014) describen cuatro métodos para iniciar el acondicionamiento de las semillas:

- 1) Acondicionamiento osmótico. Que consiste en poner en contacto a las semillas con líquidos diversos que alteran el potencial osmótico como disoluciones acuosas de sal (NaCl), manitol, polietilenglicol (PEG) u otros solutos orgánicos. La concentración de sales o del soluto orgánico altera el potencial osmótico de la disolución y determina la velocidad con la que el agua puede ser absorbida por la semilla.
- 2) Acondicionamiento hídrico. En este caso se utiliza agua pero se controla su disponibilidad para la semilla ya sea limitando el tiempo de hidratación, reduciendo la temperatura durante esta, o por combinaciones de ambos factores.
- 3) Acondicionamiento mátrico. Las semillas se hidratan en matrices sólidas como la vermiculita, arena y otros materiales granulares a los cuales se les agregan las semillas y el agua, que puede contener solutos o no. Para este método es necesario determinar la proporción entre la matriz sólida y el agua que brinde los mejores resultados para la especie de interés.
- 4) Acondicionamiento en un tambor en movimiento. En este método un tambor mantiene en movimiento a las semillas que se hidratan al entrar en contacto con partículas pequeñas de agua.

Una vez que las semillas han sido sometidas al proceso de hidratación por cualquiera de los cuatro métodos antes descritos es necesario secarlas para que retornen a las condiciones de humedad que poseían al inicio. Este paso es muy importante porque la calidad de las semillas depende, en buena medida, de él. El secado se puede hacer a temperatura ambiente en un lugar con aire seco, pero para semillas agrícolas (y por lo tanto un buen punto de inicio para establecer métodos para especies nativas) se recomienda el empleo de aire seco (40 a 60%) a una temperatura en el rango de 25-35° C, y una velocidad de circulación del aire comprendida entre 0.7 y 1.4 m/s. (Durán Altisent y Retamal Parra, 1998).

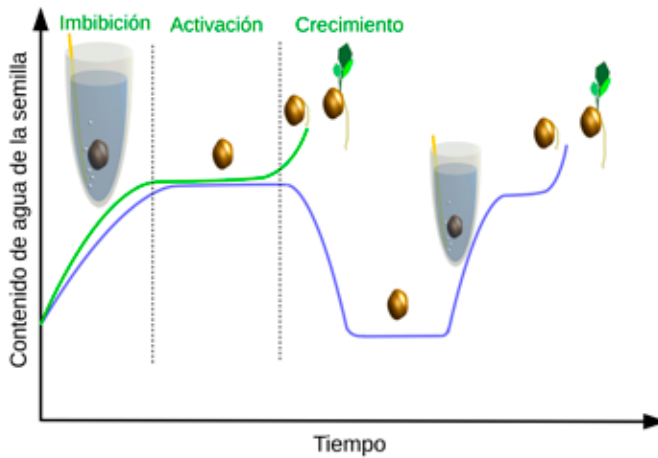


Figura 3.6. Acondicionamiento de semillas a través de la hidratación y deshidratación consecutiva. El acondicionamiento reduce el tiempo de activación de las semillas y permite una germinación más sincronizada, además de que en algunas especies las plántulas de semillas que pasaron por un proceso de acondicionamiento toleran más el estrés ambiental (modificado de Bradford y Bewley, 2002).

El acondicionamiento de especies nativas se ilustra en el caso de *Tecoma stans* (Bignoniaceae) y *Cordia megalantha* (Boraginaceae), dos especies de bosques tropicales secos (Alvarado-López *et al.*, 2014). Los tratamientos de acondicionamiento fueron dos: acondicionamiento natural y acondicionamiento mátrico. El primero consistió en colocar a las semillas en bolsas de malla de nailon que permitían la circulación de la humedad. Las bolsas se enterraron en el campo por 30 días a una profundidad de 10 cm, período durante el cual se sometieron a los cambios de humedad consecuencia de los eventos de lluvia del inicio de la temporada. El tratamiento mátrico consistió en colocar a las semillas en bolsas de papel celofán permeable y enterrarlas en suelo de la zona de estudio previamente regado hasta capacidad de campo, en donde permanecieron por 24 horas a 22° C. Las semillas de ambos tratamientos de acondicionamiento fueron secadas al aire, en obscuridad a 25° C y almacenadas durante dos semanas antes de ser usadas para las pruebas de germinación.

Las pruebas de germinación mostraron un incremento en la sincronidad y en la velocidad de la germinación que es lo que se espera como consecuencia del acondicionamiento, pero para *Tecoma stans* el acondicionamiento natural generó una respuesta aun más rápida que el acondicionamiento mátrico (figura 3.7). En otras especies nativas se ha utilizado con éxito el acondicionamiento natural, enterrando las semillas en campo al inicio de la época de lluvias, por ejemplo *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae). Las semillas de esta especie presentan latencia física que puede romperse de diversas maneras, pero el acondicionamiento natural favorece la germinación incluso de semillas no escarificadas (Benítez-Rodríguez *et al.*, 2014).

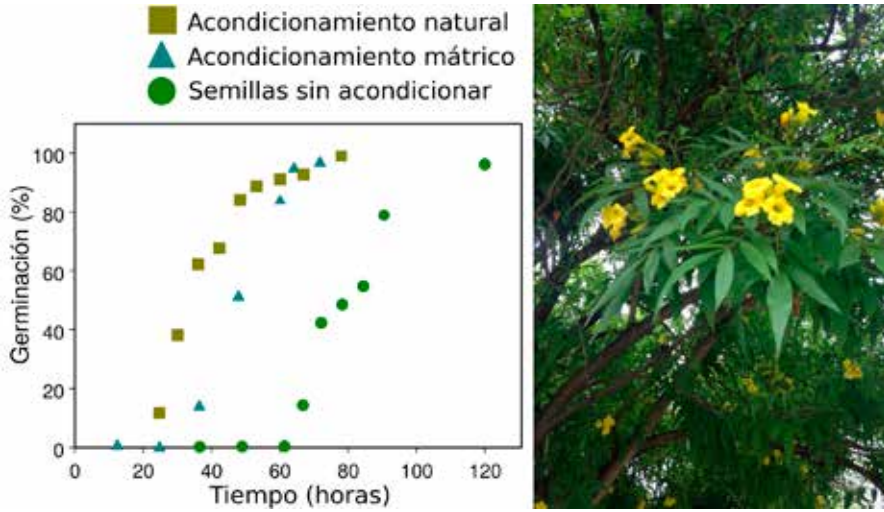


Figura 3.7. Efecto del acondicionamiento en la germinación de *Tecoma stans* (modificado de Alvarado-López *et al.*, 2014. Fotografía cortesía de Humberto Peraza Villarreal).

Preguntas de repaso

1. ¿Por qué es importante conocer las respuestas fisiológicas de los organismos en el contexto de la restauración ecológica?
2. ¿Es posible esperar que las condiciones de un sitio que se desea restaurar se aproximen al óptimo fisiológico de las especies nativas que hay que reintroducir?
3. ¿Por qué es importante conocer la fisiología de la germinación de las especies que se van a utilizar en un proyecto de restauración?
4. ¿Cómo puede verse afectada la capacidad de germinar de las semillas que se encuentran en el suelo por los cambios en la vegetación?

Lecturas recomendadas

Cooke, S.J. y C.D. Suski, 2008. Ecological Restoration and Physiology: An Overdue Integration. *BioScience* 58 Núm. (10): 957-968.

Baskin C.C. y J.M. Baskin, 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier.

Capítulo 4

Poblaciones

4.1. Dinámica de poblaciones

Entender la dinámica de poblaciones nos puede ayudar tanto en la etapa de planeación como la de evaluación del proceso de restauración ecológica. En la etapa de planeación puede ser una herramienta útil para elegir el número de individuos a introducir que permitan que se establezca una población con buenas posibilidades de perdurar; pero también para entender el efecto que los nuevos individuos podrían tener en la dinámica poblacional de los que ya se encuentran en el sitio. En el proceso de evaluación nos puede ayudar a determinar, con un cierto margen de error, cuál podría ser la dinámica que la población va a seguir y cómo podría ser afectada por diferentes eventos. Empecemos por definir a la población como los individuos de una especie que potencialmente pueden interactuar entre sí; es decir, que comparten un espacio en el cual, en función de su forma de vida, hábitos o estrategias reproductivas, exista una posibilidad de que tengan influencia unos en otros. En el caso de la restauración ecológica es común que se consideren a todos los miembros de una especie dentro del sitio como una población, aunque desde luego esto va a depender de la biología de la especie y de la extensión del proyecto de restauración.

De las poblaciones nos interesa particularmente su dinámica; es decir, los cambios que se dan en el número de individuos que las forman y el número de individuos de

diferentes edades o categorías de edad. En primer término, los cambios en el tamaño poblacional se pueden describir de manera sencilla si consideramos cuatro fenómenos básicos: dos que lo aumentan, nacimientos (N) e inmigración (I) y dos que lo disminuyen, muertes (M) y emigración (E). La relación entre estos se da por la siguiente ecuación:⁵

$$1) N_t = N_{t-1} + n + I - M - E$$

Esta ecuación describe qué ocurre con el tamaño de una población entre dos intervalos de tiempo: el tiempo “t”, que puede ser el presente o un punto en el futuro, y el intervalo de tiempo inmediato anterior “t-1”. La duración del intervalo de tiempo que se elija dependerá, sobre todo, de la longevidad de la especie considerada. Sin embargo, esta es una descripción muy simple que en realidad tiene pocas aplicaciones, pues las poblaciones tienen otras características que hacen que cada uno de los términos de la ecuación refleje procesos más complejos. Para empezar, debemos reconocer que los individuos que forman una población van a diferir entre sí de diversas maneras, siendo una de las más evidentes la edad. La edad de los individuos se relaciona con parámetros demográficos de gran importancia; para empezar, la probabilidad que tiene un individuo de morir varía en función de su edad, y en la mayoría de las especies la capacidad de reproducirse está limitada a un rango de edades particulares. Se observan tres formas generales de mortalidad en función de la edad, que se conocen como tipo I, II y III (figura 4.1).

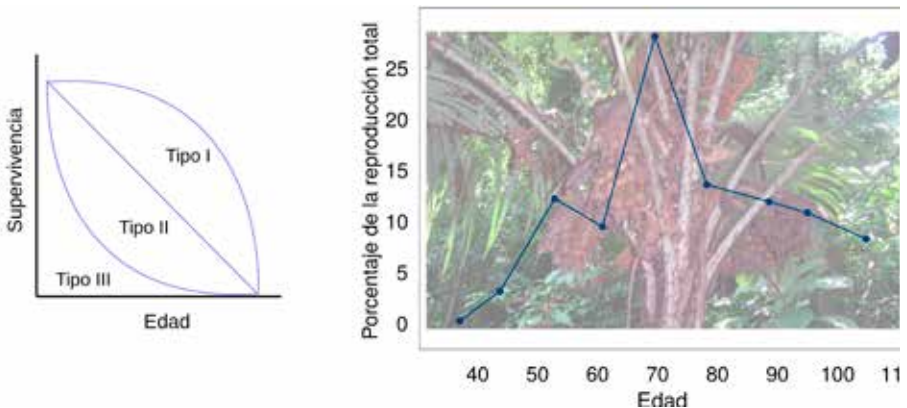


Figura 4.1. Tipos de curvas de supervivencia: cuando la supervivencia es tipo I, la mayor mortalidad se da al final de la vida de los individuos, esto es típico de poblaciones de especies con poca descendencia pero que es cuidada por los progenitores; en el tipo II, la probabilidad se mantiene constante a lo largo de todo el período de vida, lo que no es tan frecuente; y el tipo III es característica de especies que producen muchos descendientes. Por otro lado, la contribución a la reproducción de una población no es igual a lo largo de la vida de los individuos; en el ejemplo se trata de la palma *Astrocarium mexicanum* (datos de Sarukhan, 1980; fotografía cortesía de Jorge Rodríguez).

5 En este caso usamos para denotar cada uno de los términos en español la primera letra de los términos de nacimientos, inmigración, muertes y emigración, aunque es frecuente que se utilice en textos en nuestro idioma las letras correspondientes del inglés: B, I, D, E.

A partir de la ecuación 1 se pueden derivar varias ecuaciones que describen con más realismo la dinámica de poblaciones considerando varios factores como las probabilidades de sobrevivir en distintas etapas del ciclo de vida, o en el caso de las plantas la probabilidad de germinar y sobrevivir como plántula, una de las etapas más críticas para este tipo de organismos. Pero partiendo de la ecuación e ignorando por un momento la migración, supongamos que todos los individuos producen el mismo número de descendientes cada temporada; es decir, que la población crece por la misma proporción cada vez, entonces:

$$2) N_t = \lambda^t N_0$$

En esta ecuación t es el número de unidades de tiempo (que pueden ser días, meses, años, dependiendo de la especie que nos interese), N_0 es el tamaño inicial de la población, λ es la tasa finita de crecimiento. La propiedad más importante de λ es que si es mayor que 1 la población crece, y si es menor que 1 la población decrece (figura 4.2). Este modelo predice que las poblaciones van a continuar creciendo de manera indefinida, lo que en condiciones naturales no ocurre porque los recursos disponibles son limitados. La ecuación 2 se puede modificar para tomar esto en cuenta y que represente el crecimiento poblacional discreto dependiente de la densidad de la siguiente manera:

$$3) N_{[t+1]} = N_t + r_d \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) N_t$$

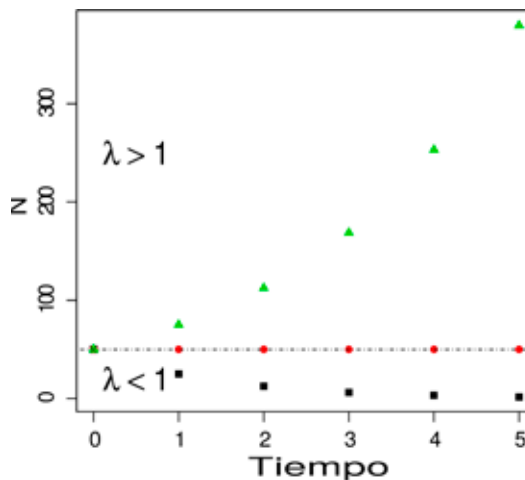


Figura 4.2. Efecto del valor de λ en el tamaño poblacional a lo largo del tiempo.

Esta ecuación se deriva de la ecuación 2 al hacer una serie de cambios de variables, en primer lugar podemos definir $\lambda = 1 + r_d$, en donde r_d es el factor de crecimiento discreto y entonces:

$$N_{(d+1)} = N_t + r_d N_t$$

Ahora bien, conforme aumenta el tamaño poblacional, cada individuo va a ejercer un efecto sobre los demás individuos, generalmente por la competencia intraespecífica por recursos; a esto se le llama dependencia de la densidad, este efecto negativo se puede describir por medio de una constante. Si consideramos que el efecto de cada individuo sobre los demás es el mismo independientemente de cuantos individuos hay, entonces este efecto puede incorporarse de la siguiente manera:

$$\text{Incremento per cápita} = r_d (1 - \alpha N_t)$$

De tal forma que nuestra ecuación se puede escribir como:

$$N_{t+1} = N_t + r_d (1 - \alpha N_t) N_t$$

Esta ecuación implica que cuando $N = 1/\alpha$, la población ya no crecerá más. Es frecuente que $1/\alpha$ se represente por K , la capacidad de carga, de tal forma que se tiene la ecuación 3. La capacidad de carga es el tamaño poblacional en el cual el incremento en el crecimiento per cápita es cero (figura 4.3). Lo anterior implica que en cualquier sitio de restauración, si se introdujeran más individuos de los que los recursos pueden soportar, la competencia sería tal que su desarrollo estaría comprometido y habría un descenso en el tamaño de la población establecida hasta alcanzar la capacidad de carga.

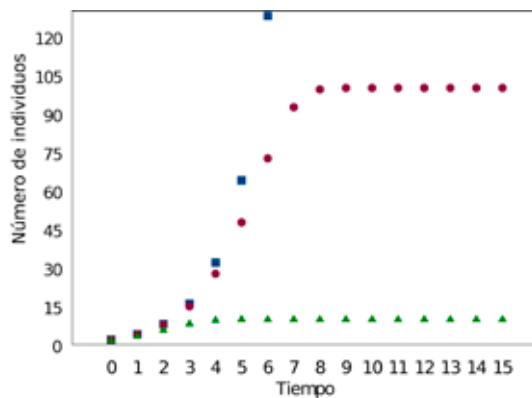


Figura 4.3. Efecto del valor de α en el crecimiento poblacional. Cuando el valor es igual a cero la población crece sin límite; en este caso valores de 0.01 y 0.1 causan que la población llegue a la capacidad de carga de 100 y 10 individuos.

La capacidad de carga implica que si hay más individuos de los que el ambiente puede soportar la competencia va a ser de tal magnitud que algunos individuos morirán. En general se espera que los individuos con mejor desarrollo sobrevivirán a expensas de los individuos suprimidos; a esto se le conoce como “autoaclareo”. Este mecanismo fue propuesto originalmente por K. Yoda y sus colaboradores en 1963, quienes enunciaron lo que se conoce como la regla de $-3/2$ y que esta representada por la ecuación:

$$w = kd^{-3/2}$$

En donde w es la biomasa de las partes aéreas, d es la densidad y k es una constante que depende de la forma de crecimiento de la planta y del ambiente. La ecuación describe una recta con pendiente de $-3/2$ cuando se elabora una gráfica el logaritmo de w en función del logaritmo de d , y la regla establece que para una densidad dada, la biomasa puede llegar hasta la línea pero no superarla. Esta regla fue aceptada por muchos años y diversos autores encontraron evidencias empíricas para diversas especies de plantas con diferentes hábitos de crecimiento (White y Harper, 1970). Sin embargo, con el paso de los años algunos autores comenzaron a cuestionar la regla en cuanto a qué tan generalizable es también en términos del valor de la pendiente; pero, independientemente de la precisión de la ecuación para describir lo que ocurre en condiciones naturales, el autoaclareo es un fenómeno real y de gran importancia (figura 4.4). Implica que hay que considerar cuidadosamente el efecto de la densidad de las plantas que se introducen en un sitio de restauración, pues con el paso del tiempo se pueden generar efectos indeseables derivados de competencia intensa en la medida en que las plantas crecen.



Figura 4.4. Plantación para revegetar cárcavas en donde se puede apreciar el efecto de la densidad por los individuos suprimidos (los árboles pequeños muy ramificados pertenecen a una especie diferente de lento crecimiento).

Las poblaciones de muchas especies se encuentran estructuradas; es decir, que se pueden distinguir diferentes clases de edad que como ya vimos están relacionadas con diferentes probabilidades de sobrevivir y de reproducirse. Cuando las poblaciones se encuentran estructuradas se puede calcular también λ , pero en este caso se conoce como la tasa asintótica de crecimiento. Para calcular esta tasa de crecimiento se deben

de considerar todas las probabilidades de que los individuos de cada clase de edad pasen a la siguiente al igual que los nacimientos, que es la única manera en que se puedan incorporar individuos a la primera clase de edad. Poblaciones de esta naturaleza poseen una estructura de edades característica en donde cada categoría de edad va a contar con un cierto número de individuos. En la medida en que pasa el tiempo esta estructura de edades va a variar, pero puede ocurrir que se llegue a una estructura de edades constante; es decir, cuando ya no cambien las proporciones entre los individuos de las diferentes clases de edad. Cuando se llega a este estado λ es la tasa asintótica de crecimiento. P. H. Leslie (1945) desarrolló un método para encontrar λ utilizando álgebra de matrices y en el que se basan la mayoría de los modelos de poblaciones estructuradas.

En restauración ecológica desde luego nos interesa que las poblaciones que se establezcan persistan; es decir, que siguiendo el modelo anterior presenten tasas de crecimiento (λ) cercanas o mayores que 1. *Centaura corymbosa* es una especie endémica y amenazada cuyo hábitat son salientes rocosas que se encuentra solamente en seis poblaciones en un área de aproximadamente 3 km² en el sur de Francia. Debido a que es una especie vulnerable, Bruno Colas y sus colaboradores (2008) establecieron dos poblaciones experimentales en los años 1994 y 1995, en sitios dentro del área de distribución de la especie pero en donde los reportes indicaban que no había poblaciones en el pasado reciente. Siguió a estas poblaciones por 10 años y estudiaron su demografía comparándola con las seis poblaciones naturales. Para esta especie se establecieron tres categorías de edad considerando la biología de la especie. A partir de estas categorías se hizo una descripción gráfica del ciclo de vida (que tiene intervalos de un año) y de los factores demográficos más importantes, la supervivencia entre cada par de etapas, las probabilidades de florecer y la fecundidad (que en este caso fue considerada como el número de plántulas). Con esta información se generó una matriz de transiciones y a partir de ella se pueden calcular los valores de λ para cada tipo de población, introducidas o naturales. Para esta especie los valores fueron de 0.914 para las poblaciones introducidas y de 0.887 para las poblaciones naturales. De los parámetros poblacionales los que más influencia tuvieron para determinar los valores de λ fueron la fecundidad –que para las poblaciones naturales fue de 14.091 y para las introducidas de 5.115– y la supervivencia s_2 , que fue mayor de 0.794 para las poblaciones introducidas y de 0.690 para las naturales. En este estudio los valores se encontraron por debajo de 1; por lo tanto es de esperarse que las poblaciones decrezcan lentamente con el paso de los años, a menos que las condiciones ambientales cambien, les sean más favorables y permitan valores de supervivencia mayores. Otra estrategia para evitar el colapso de las poblaciones sería aumentar la fecundidad, que de acuerdo con los autores se puede lograr aumentando la densidad de sembrado; es decir, contar con poblaciones más numerosas (figura 4.5).

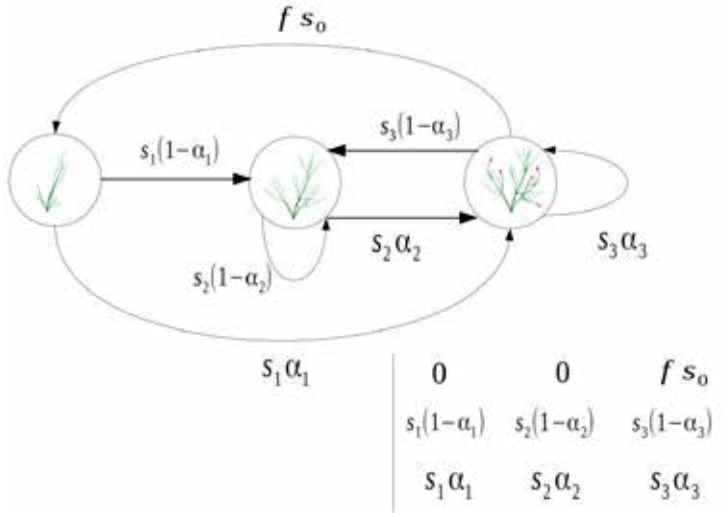


Figura 4.5. Gráfica del ciclo de vida y la matriz de transiciones para el análisis de la dinámica de las poblaciones de *Centaurea corymbosa*. El ciclo de vida tiene etapas de un año y censos en junio cuando la floración está en su máximo. En la etapa 1 los individuos son jóvenes (< 1 año), la etapa dos son plantas mayores (> 1 año) y la etapa tres son plantas con flores. El término de fecundidad f , es el número de plántulas (contadas cada tres meses) entre los tiempo $t-1$ y t dividido entre el número de plantas con flores. S_0 es la supervivencia de las plántulas hasta junio y S_1, S_2 y S_3 son las supervivencias de las plantas jóvenes, maduras y floreciendo respectivamente del tiempo $t-1$ al t . Finalmente, a_1 y a_2 son las probabilidades de floración de las plantas jóvenes y maduras al tiempo $t-1$ y a_3 es la probabilidad de floración para las plantas en flor que sobreviven hasta el tiempo t . (de Colas *et al.*, 2008; con permiso de John Wiley and Sons).

El efecto del número de individuos, particularmente el inicial, es muy importante en la dinámica de las poblaciones que se establecen en proyectos de restauración, la ecología de poblaciones ha desarrollado un gran número de modelos que permiten entender esta dinámica. Los que hemos visto hasta ahora son solamente los modelos más simples, pues existen modelos para poblaciones con generaciones que se traslapan; es decir que se reproducen de manera continua. En estos casos, se recurre a ecuaciones diferenciales, ecuaciones que consideran cambios infinitesimales –en nuestro caso, de tiempo– para modelar fenómenos que ocurren de forma continua. De tal forma que la ecuación para el crecimiento de una población que se reproduce de forma continua es:

$$\frac{dN}{dt} = N \ln (R)$$

Si definimos $\ln(R)$ como r entonces:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

tenemos una ecuación que describe el crecimiento exponencial de una población, al igual que con la ecuación para poblaciones con eventos reproductivos discretos podemos considerar el efecto de la capacidad de carga y, en ese caso, la ecuación es:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

A partir de esta ecuación, que se conoce como la ecuación logística, MacArthur y Wilson desarrollaron el concepto de selección r y K , que establece que en términos generales hay dos estrategias de vida que pueden seguir los individuos. Una es la de reproducirse rápidamente o producir un gran número de descendientes; a esta estrategia se le conoce como r , pues se relaciona con la tasa intrínseca de crecimiento. La segunda estrategia, K , depende de que los individuos puedan aportar a las generaciones futuras con descendientes en poblaciones que se encuentran cerca de la capacidad de carga, estos conceptos nos serán de utilidad más adelante.

4.2. Genética de poblaciones

La respuesta de los organismos a su medio ambiente se da a través de procesos fisiológicos que a su vez están determinados por la expresión de la información codificada en sus genes. Por lo tanto, las diferencias genéticas entre los organismos influyen y limitan la forma en que pueden interactuar con el medio ambiente y esta diversidad es la base de la adaptación evolutiva.

No considerar los aspectos genéticos en restauración ecológica puede llevar a cometer errores con consecuencias graves (Falk *et al.*, 2006), porque la diversidad genética afecta características fundamentales de los organismos, como las ya mencionadas respuestas fisiológicas, algunos aspectos del comportamiento, la tolerancia a condiciones extremas y a los ciclos temporales. Por lo tanto, la diversidad genética entre los individuos de una especie permite que haya plasticidad en la respuesta a la variabilidad ambiental.

Para entender el papel de los genes es importante distinguir entre el fenotipo y el genotipo. El fenotipo son todas las características de un organismo con respecto a su fisiología, morfología y rasgos de comportamiento. El fenotipo es el resultado de la interacción del genotipo del organismo con su medio. El genotipo es el conjunto de genes del organismo, mismos que hereda de sus progenitores y que se mantiene invariable a lo largo de su vida. Los genes son las unidades básicas de la herencia y están formados por DNA (ácido desoxirribonucleico). De lo anterior podemos concluir que dos individuos con el mismo genotipo (por ejemplo dos plantas derivadas del mismo progenitor por reproducción vegetativa) pueden tener diferentes fenotipos si se encuentran sometidas a ambientes diferentes. Los genes se encuentran en posiciones específicas a lo largo de las secuencias de DNA de un organismo, que se conocen como *locus* (del latín, lugar o posición, y el plural es *loci*), y en estas posiciones puede haber diferencias, lo que implica que para el mismo gen pueden existir diferentes formas, que se conocen como alelos. Los individuos de muchas especies son diploides; es decir, que poseen dos copias de cada alelo. Para los organismos diploides, si las dos copias del gen (los dos alelos) son idénticas, se dice que el organismo es homocigoto para el gen, es caso contrario se dice que es heterocigoto.

La existencia de alelos causa que los genotipos de los individuos que forman una población difieran ligeramente, lo que permite que exista variación genética dentro y entre las poblaciones. El origen de esta diversidad genética es consecuencia de cuatro factores, algunos de ellos que permiten que aparezcan nuevos alelos y otros que desaparezcan: la mutación, la migración, la selección y la deriva génica.

La mutación aumenta la diversidad genética de las poblaciones y es causada por factores que alteran las secuencias del DNA, como errores en el proceso de duplicación o exposición a factores externos como la radiación. La migración es el movimiento de individuos o genes (por ejemplo, a través del polen dispersado por el aire o animales) hacia y desde las poblaciones, este movimiento altera la diversidad genética, pues permite la llegada de alelos nuevos a las poblaciones y su efecto, por lo tanto, es el de aumentar la diversidad (también se conoce como flujo génico). La selección es consecuencia de la interacción de los individuos con el medio ambiente. Cuando los genes confieren a los individuos características que les permiten sobrevivir y reproducirse, el efecto de la selección es benéfico y sus alelos persistirán en la población y serán más abundantes; este efecto se conoce como selección direccional y disminuye la diversidad. Pero la selección también puede aumentar la diversidad si los individuos heterocigotos son los que poseen ventajas para la supervivencia y la reproducción bajo las condiciones ambientales en las que viven. Finalmente, la deriva génica es el proceso mediante el cual las frecuencias alélicas de una población varían debido a procesos aleatorios que alteran la proporción de los alelos que se encuentran presentes en los gametos de los individuos reproductivos. La deriva génica reduce la diversidad porque puede causar la desaparición de alelos raros; en particular, en poblaciones pequeñas (figura 4.6).

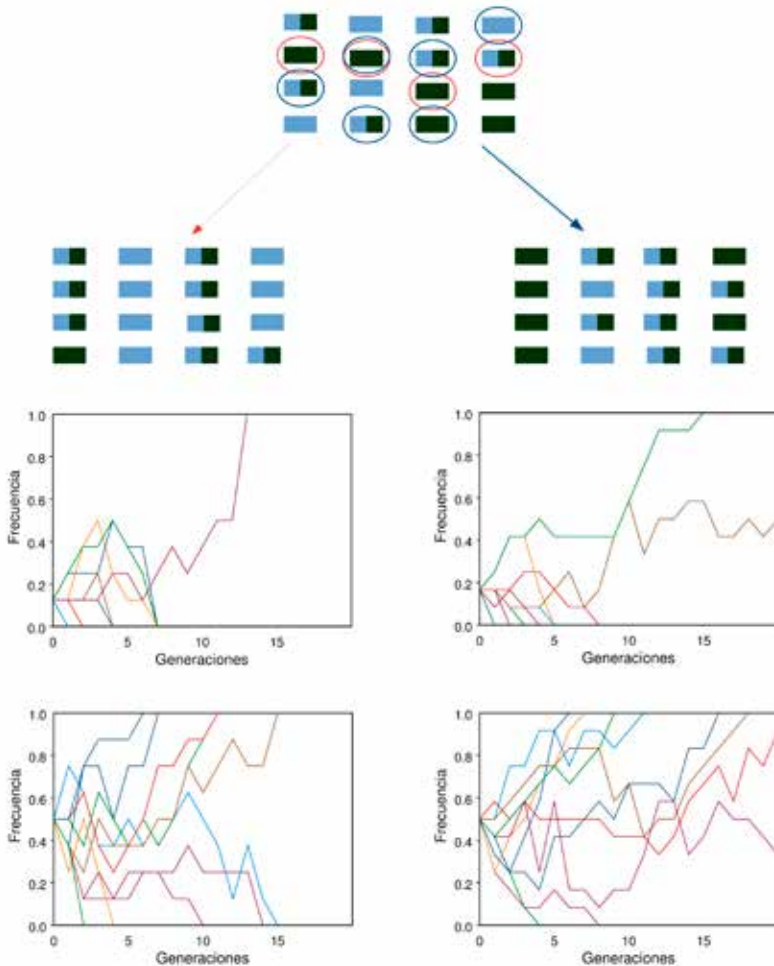


Figura 4.6. Efecto de la deriva génica en la frecuencia de un alelo; en algunos casos el alelo desaparece (frecuencia 0) y en otros se fija (frecuencia 1) con el paso del tiempo.

Lo anterior nos lleva a considerar un concepto de gran importancia para la restauración ecológica, que es el de tamaño efectivo de la población (N_e). El tamaño efectivo de población es el número de individuos que contribuyen con su descendencia a la siguiente generación; es decir, el número de progenitores. Como es lógico esperar, el número de progenitores es menor al número total de individuos de una población. Esto porque para cualquier momento, algunos individuos de la población aun no alcanzan la edad reproductiva, y también porque en muchas poblaciones no todos los individuos que podrían reproducirse lo hacen. Esta diferencia entre el tamaño de una población considerando a todos sus individuos, también conocido como el tamaño censal, y el número de individuos que contribuyen con descendencia a la siguiente generación se conoce como el tamaño efectivo de población; por lo tanto, en cualquier población que se establezca en

un sitio de restauración el número de individuos que mantienen la diversidad genética es menor que el número de individuos presentes.

Varios procesos relacionados con la diversidad genética son importantes para la restauración ecológica. El primero de ellos es el que se conoce como depresión endogámica. La depresión endogámica es la reducción en la supervivencia y capacidad reproductiva de organismos homocigotos. Se da porque puede ocurrir que las dos copias del gen que posee un organismo diploide sean iguales y su expresión pueda generar características que no sean apropiadas para el organismo en las condiciones ambientales en las que vive. En casos extremos la depresión endogámica puede llevar a que aparezcan deformaciones morfológicas, deficiencias fisiológicas y alteraciones en los patrones de comportamiento. La depresión endogámica es frecuente en poblaciones pequeñas en las que los individuos se encuentran cercanamente emparentados. Sin embargo, que los organismos sean heterocigotos no es siempre ventajoso, puede ocurrir que una población se encuentre en un sitio en donde las condiciones son estables y que se encuentre tan bien adaptada a ellas que introducir nuevos genes reduzca su desempeño (en términos de supervivencia y reproducción) a este fenómeno se le conoce como depresión exogámica.

De todo lo anterior podemos reconocer que existe diversidad genética dentro de las poblaciones y esta se debe a las diferencias entre los individuos que las forman, pero también podemos reconocer que existe diversidad genética entre las poblaciones. Esto ocurre porque las poblaciones de una misma especie se enfrentan a condiciones diferentes a lo largo de su rango de distribución y a que los factores de cambio en las frecuencias alélicas, la mutación, la migración, la selección y la deriva génica, no necesariamente actúan con la misma intensidad en todos los sitios en donde se encuentra la especie. Las diferencias entre poblaciones son mayores cuando el flujo génico es limitado (cuando haya poca dispersión de semillas o polen o barreras que impidan el movimiento de animales).

Es importante distinguir entre la diversidad intrapoblacional y la diversidad interpoblacional. En la medida en la que se han desarrollado métodos más sofisticados para el estudio de la genética de los organismos se han generado diversas maneras de medir la diversidad genética. Sin embargo, sigue siendo útil el método propuesto originalmente por Sewall G. Wright (1951, 1965). En *The Genetical Structure of Populations*, Wright escribió:

Propongo discutir ciertos aspectos de la estructura de las poblaciones. El término se usa para incluir cuestiones como el número, la composición por edad y sexo, y el estado de subdivisión. El mejor punto de inicio es considerar la situación de una población grande en donde la reproducción es al azar, en donde la estructura en el último sentido está ausente. Las frecuencias de los genes y por lo tanto la variabilidad tienden a mantenerse sin cambio en una población de esas características, generación tras generación, debido a la persistencia de los genes y a la simetría del mecanismo mendeliano.⁶

6 Traducción del autor.

Wright se refiere a lo que se conoce como el equilibrio Hardy-Weinberg, que fue propuesto por G. H. Hardy y W. Weinberg, de manera independiente, en 1908. Este principio establece que para poblaciones como las descritas por Wright la frecuencia de los alelos de un gen se mantendrá constante a lo largo de las generaciones, y que las frecuencias están dadas por la ecuación:

$$1) 1 = p^2 + 2pq + q^2$$

En donde p^2 es la frecuencia de los homocigotos AA, $2pq$ es la frecuencia de los heterocigotos AB y q^2 es la frecuencia de los homocigotos AB. De donde se pueden definir dos parámetros: la homocigocidad que es $p^2 + q^2$ y la heterocigocidad $2pq$, que es igual a $1 - (p^2 + q^2)$, o generalizando en el caso de que haya más de dos alelos:

$$2) H = 1 - \sum p_i^2$$

Se definen tres tipos de heterocigocidad:

H_I = heterocigocidad promedio observada por individuo en cada subpoblación.

H_S = heterocigocidad promedio esperada asumiendo equilibrio H-W en cada subpoblación.

H_T = Heterocigocidad esperada en la población total (los individuos de todas las subpoblaciones) asumiendo equilibrio H-W.

Finalmente, Wright propuso tres estadísticos a los que llamó F:

1) Coeficiente de endogamia (o de consanguineidad), que mide la reducción promedio en H de un individuo debido a apareamiento no aleatorio en una subpoblación, por lo que es una medida de la endogamia en una subpoblación. Puede variar de -1, cuando todos los individuos son heterocigotos a 1, cuando no hay heterocigotos.

$$F_{IS} = (H_S - H_I)/H_S$$

2) Índice de fijación, que es la reducción promedio de H en una subpoblación en relación con la población total consecuencia de la deriva génica que sufren las subpoblaciones, cuantifica la diferenciación genética entre subpoblaciones y va de 0, cuando no hay diferencias, hasta 1 cuando son completamente diferentes; es decir, que las poblaciones están fijas para diferentes alelos del mismo gen.

$$F_{ST} = (H_T - H_S)/H_T$$

3) Índice de fijación general, que es la reducción de H de un individuo en relación con la población total.

$$F_{IT} = (H_T - H_I)/H_T$$

Para ilustrar el uso de estos índices consideremos un ejemplo sencillo en el cual contamos con 4 subpoblaciones (en ocasiones llamadas simplemente poblaciones) formadas cada una por 8 individuos (lo que en realidad no cumple con el supuesto de Wright de contar con poblaciones grandes, pero para el ejemplo es suficiente) y cada individuo posee un gen con dos alelos. Los individuos son heterocigotos u homocigotos como ilustra la figura y por lo tanto se puede hacer una tabla con el número de alelos por subpoblación y para la población total, es decir todos los individuos, así como las frecuencias.

Si consideramos las subpoblaciones A y B, notamos que el número de individuos heterocigotos es diferente para cada una, lo que nos indica que la endogamia opera con diferente intensidad para cada cual, y ello se refleja en el índice de endogamia:

Para la subpoblación A:

Las frecuencias de cada alelo son $5/16 = 0.3125$ y $11/16 = 0.6875$

$$H_S = 1 - (p^2 + q^2) = 1 - (0.312^2 + 0.688^2) = 0.429$$

$$H_I = 3/16 = 0.188$$

$$F_{IS} = (0.429 - 0.188)/0.429 = 0.562$$

Para la subpoblación B:

$$H_S = 1 - (p^2 + q^2) = 1 - (0.312^2 + 0.688^2) = 0.429$$

$$H_I = 5/16 = 0.312$$

$$F_{IS} = (0.429 - 0.312)/0.429 = 0.273$$

En este ejemplo, como cada individuo posee un solo gen, H_I es el número de individuos heterocigotos dividido entre el total de individuos de la subpoblación. Para estas dos subpoblaciones hipotéticas podemos concluir que hay mayor endogamia en A que en B, debido a que la consecuencia de este proceso es la pérdida de heterocigocidad y por lo tanto se incrementa el valor de F_{IS} .

Ahora, consideremos todas las subpoblaciones para calcular la diversidad genética entre ellas, para lo cual usaremos F_{ST} . Se calculan los valores de H_S , para cada una de ellas, y se obtiene el promedio:

Subpoblación	H_S
A	0.429
B	0.429
C	0
D	0
H_S promedio	0.215

Se calcula H_T :

$$H_S = 1 - (0.406^2 + 0.594^2) = 0.482$$

Para obtener:

$$F_{ST} = (0.482 - 0.215)/0.482 = 0.554$$

Este valor de F_{ST} nos indica que el 55% de la diversidad genética se distribuye entre las subpoblaciones y 45% dentro de ellas. Haciendo los mismos cálculos para las poblaciones A y B por un lado, y C y D por otro, llegamos a valores de $F_{ST} = 0$ para el primer caso, y $F_{ST} = 1$ para el segundo. Estos dos casos extremos indican que para las poblaciones A y B toda la diversidad genética se encuentra dentro de las subpoblaciones y para C y D entre las subpoblaciones (figura 4.7). Esta distribución genética entre y dentro de las subpoblaciones o poblaciones de una especie es importante para varias etapas del proceso de restauración ecológica, como la colecta de semillas; así lo veremos en las siguientes secciones.

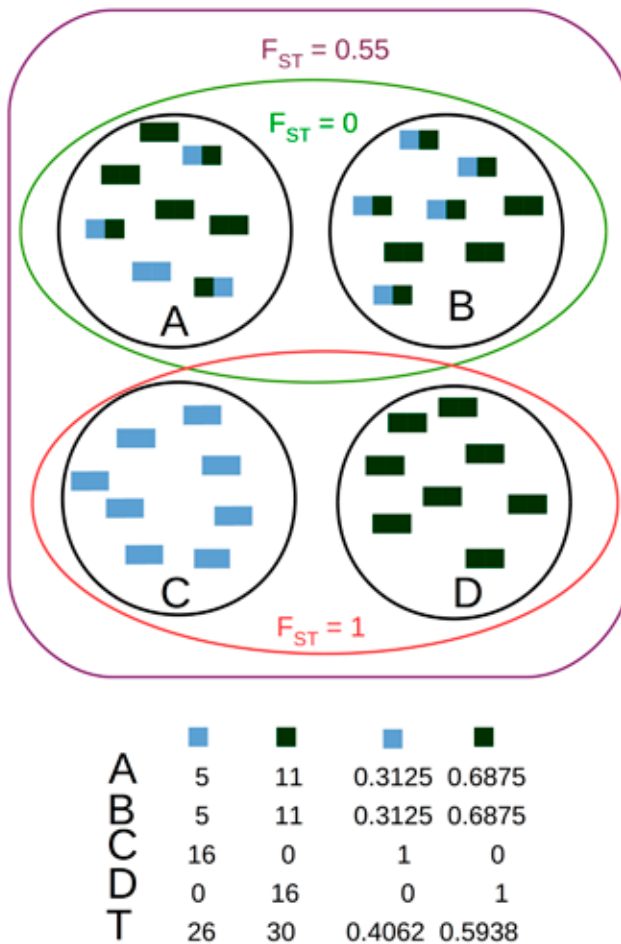


Figura 4.7. Diversidad genética entre y dentro de subpoblaciones.

4.3. Ensayos de jardín común

Para restauración ecológica, al igual que para otras formas de manejo como la silvicultura, entender cuál es la relación entre las condiciones ambientales, los caracteres heredables y el desempeño de las plantas, ya sea medido como supervivencia, crecimiento, capacidad reproductiva u otros atributos, es de gran importancia. Lo anterior porque desde hace mucho tiempo se sabe que existen adaptaciones locales que hacen que los individuos de una especie dada se desempeñen mejor en condiciones ambientales similares a las que se encuentran en la zona de la que provienen, lo que se conoce como adaptación local. Göte Turesson (1922) fue el primero en estudiar la adaptación local de manera sistemática en más de 50 especies europeas y acuñó el término genecología, y desde entonces los ensayos de jardín común son la herramienta utilizada para estudiar la adaptación local.

Los ensayos de jardín común (figura 4.8), también llamados ensayos de procedencias, consisten en plantar individuos de diferentes poblaciones o localidades bajo las mismas condiciones, de tal forma que las diferencias entre individuos debidas a las ca-

racterísticas heredables se manifiesten. En muchas ocasiones no es posible determinar si el material que se está usando para el ensayo (semillas, partes de las plantas para propagación vegetativa o individuos completos) proviene de poblaciones diferentes en el sentido estricto del término. En estos casos, con lo que se cuenta es con información sobre la localidad de colecta, o la procedencia; de allí el nombre alternativo de ensayos de procedencias. Aunque hoy en día existen herramientas que permiten el estudio de la diversidad y estructura genética directamente, los ensayos de procedencias siguen siendo de gran utilidad porque aportan información sobre los caracteres heredables sujetos a selección (aunque sea de manera indirecta) y, además, porque son más económicos que los estudios genéticos a nivel molecular.

Este tipo de experimentos llevó a Turesson a definir al ecotipo como una población, o grupo de poblaciones, que se distinguen por características morfológicas o fisiológicas de individuos de otras poblaciones, pero que son todos capaces de reproducirse entre sí (es decir, que forman parte de la misma especie). Los ecotipos se mantienen por la presencia de barreras ecológicas que limitan la reproducción entre individuos de diferentes poblaciones. Turesson consideraba que los ecotipos se caracterizaban por estar genéticamente determinados, por poseer diferentes características morfológicas, fisiológicas o fenológicas (o combinaciones de estas). Lo anterior porque se encontraban en hábitats distintos y las diferencias se debían a adaptaciones a las condiciones locales.

Estudios posteriores demostraron que el concepto de Turesson del ecotipo no era adecuado para muchas especies pues implicaba diferencias discretas entre ecotipos, y lo que se encontró en ensayos para varias especies –cuando se llevaban a cabo muestreos mucho más amplios– es que las diferencias en muchos casos eran continuas e incluso respondían al azar. De tal forma que más que ecotipos eran ecoclinas. En este contexto, una ecoclina es el cambio gradual de los atributos de una especie asociados con un gradiente ambiental. James Quinn (1978) llegó a la conclusión de que considerar al ecotipo como un conjunto de poblaciones puede ser incorrecto, debido a que mientras más poblaciones se incluyen en un ensayo las diferencias entre ellas se vuelven continuas; por lo tanto podemos considerar que el ecotipo es simplemente otra manera de nombrar a las poblaciones. Sin embargo, es importante reconocer que esto no significa que no haya diferencias determinadas genéticamente entre poblaciones de una especie en su rango de distribución geográfica, y que independientemente de que para una especie en particular existan o no ecotipos en el sentido de Turesson, a lo que nos enfrentamos es a un problema de muestreo; es decir, que podemos seleccionar individuos con genotipos inapropiados que no les confieran las características morfológicas y fisiológicas que les permitan sobrevivir en el sitio en donde serán introducidos, por lo que los ensayos de procedencias son una herramienta muy útil para seleccionar rangos de colecta para la restauración ecológica.

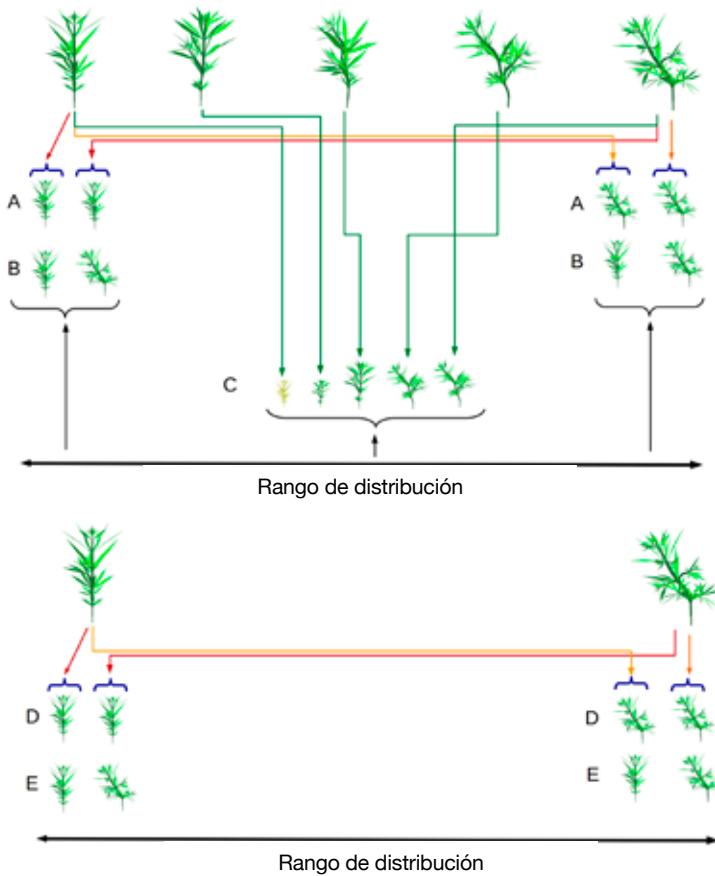


Figura 4.8. Las poblaciones de una especie pueden variar en su morfología, fisiología y otros atributos a lo largo de su rango de distribución en respuesta a factores ambientales y también a diferencias genéticas entre los individuos, y esta variación puede ser continua, como se representa en el panel superior, o discontinua. La contribución del ambiente y de los genes se puede evidenciar en ensayos de jardín común. En (A) no existen diferencias genéticas que determinen la morfología de los individuos de la especie; es por eso que al plantar individuos de las poblaciones extremas en el rango de distribución bajo las mismas condiciones, la morfología es la misma. En (B) las diferencias en morfología se deben a diferencias genéticas, por lo que los descendientes de cada población (o ecotipo) mantienen la morfología independientemente de las condiciones ambientales en las que fueron plantadas. La variación en la respuesta puede ser también continua como en (C), en donde al plantar individuos, o descendientes de todas las poblaciones bajo las mismas condiciones, algunas no son capaces de sobrevivir, otras muestran un desempeño pobre y otras más no muestran diferencias cuando se les compara con procedencias vecinas inmediatas. También es posible que la distribución de las poblaciones sea disyunta, como en (D) y (E), en donde nuevamente pueden ocurrir los escenarios de los casos (A) y (B).

Preguntas de Repaso

1. ¿Por qué interesa la dinámica a largo plazo de las poblaciones para la restauración ecológica?
2. ¿Cuáles son los parámetros que determinan la persistencia de una población?
3. ¿Por qué cuando los recursos son limitantes se ve afectada la dinámica de las poblaciones?
4. ¿Cómo afecta el tamaño inicial de una población a su dinámica a mediano y largo plazo?
5. ¿Qué puede ocurrir si no consideramos los aspectos genéticos al momento de planear un proyecto de restauración ecológica?
6. ¿Cuál es la utilidad de los ensayos de procedencias?

Lecturas recomendadas

- Begon, M., M. Mortimer y D.J. Thompson, 2002. *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. Tercera Edición. Blackwell Science. EUA.
- Lambers, H., F.S. Chapin III, y T.L. Pons, 2008. *Plant Physiological Ecology*. Segunda Edición. Springer. USA.
- Lowe, A., S. Harris, y P. Ashton, 2004. *Ecological genetics: Design, analysis and application*. Blackwell Publishing. Oxford, UK.



Capítulo 5

Interacciones

5.1. Tipos de Interacciones

Las interacciones entre organismos son una parte fundamental de la dinámica de los ecosistemas y son responsables de muchos de los procesos que en ellos ocurren. Las interacciones pueden darse entre individuos de la misma especie; es decir, interacciones intraespecíficas, y entre individuos de especies diferentes, las interacciones interespecíficas. Cuando los individuos que interactúan son de la misma especie, el tipo de interacción que más se ha estudiado es la competencia, y ya hemos visto sus efectos en la dinámica de las poblaciones cuando consideramos la dependencia de la densidad en la sección 2.4.1. En las comunidades naturales, es frecuente que un organismo interactúe con individuos de otras especies y el resultado de esta interacción puede ser negativo, neutro o positivo; generalmente se evalúa como el efecto sobre la adecuación

del individuo; es decir, su capacidad de sobrevivir y reproducirse. De tal forma que hay cinco posibles resultados de la interacción (figura 5.1) entre dos individuos de especies diferentes, que se conocen como: competencia (- -), amensalismo (- 0), depredación (+ -), comensalismo (+ 0) y mutualismo (+ +).

		Efecto del individuo de la especie A en la especie B		
		-	0	+
Efecto del individuo de la especie B en la especie A	-	competencia (- -)		
	0	amensalismo (- 0)		
	+	depredación (+ -)	comensalismo (+ 0)	mutualismo (+ +)

Figura 5.1. Posibles interacciones entre individuos de diferentes especies; el signo + indica que el efecto es positivo, - que es negativo y 0 que es neutro.

Las interacciones más importantes por su prevalencia son la competencia, la depredación y el mutualismo. En la competencia los individuos involucrados se ven perjudicados por la interacción; ello se da porque ambos utilizan un recurso –o varios– de forma muy similar. En general la competencia se da por el recurso más escaso o limitado, y al igual que en la competencia intraespecífica, se espera que sus efectos dependan de la densidad de los individuos. El efecto de la competencia puede ser muy diferente según los hábitos de las especies que interaccionan. En general se espera que la competencia sea más importante para organismos animales sésiles y para las plantas, debido a que la incapacidad de moverse genera condiciones en las que la limitación de recursos del ambiente circundante puede llegar a ser aguda; por lo mismo, se espera que la competencia sea más intensa entre individuos vecinos que entre individuos que se encuentran separados por distancias mayores.

Para organismos que se pueden mover, como la mayoría de los animales, la competencia se puede dar pero hay diversos mecanismos que pueden reducir sus efectos. Una de las consecuencias importantes de la competencia es lo que se conoce como el principio de exclusión de Gause, o principio de exclusión competitiva, que establece que si dos especies que compiten coexisten en un ambiente estable, lo hacen debido a que se da una diferenciación de nicho. Si no hay diferenciación de los nichos una de las especies desplazará a la otra.

La depredación se da cuando un organismo consume a otro, y por lo tanto la relación es positiva para el consumidor y negativa para el que es consumido. Generalmente se incluye en este tipo de interacción el efecto de los depredadores en el sentido estricto;

es decir, aquellos que matan a su presa antes o en el proceso de ser consumida; aunque también se incluye a los herbívoros, que pueden consumir grandes cantidades de plantas pero que por lo general no las consumen completas ni causan su muerte, al menos de manera inmediata, y a otras interacciones como el parasitismo.

El modelo de Lotka-Volterra, llamado así porque fue desarrollado por Lotka (1932) y Volterra (1928), es el modelo diferencial más simple sobre depredación. Primero consideremos que en ausencia del depredador la población de la presa se incrementa de manera exponencial:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Cuando hay un depredador, individuos de la población de presas son removidos en función de la frecuencia de encuentros entre depredadores y presas, los encuentros aumentan si se incrementa el número de depredadores (P) o el número de presas (N). El número actual de presas que son removidas depende de la eficiencia del depredador para capturar a las presas (a).⁷ De tal forma que la ecuación de Lotka-Volterra para las presas es:

$$\frac{dN}{dt} = rN - aPN$$

Ahora bien para los depredadores partimos del supuesto de que en ausencia de presas su tamaño poblacional decrece de manera exponencial:

$$\frac{dP}{dt} = -qP$$

en donde q es la tasa de mortalidad de los depredadores. Pero hay que considerar la reproducción de los depredadores que depende de la tasa con la que la comida es consumida aPN y de la eficiencia del depredador para convertir este alimento en descendencia f . De tal forma que la ecuación de Lotka-Volterra para los depredadores es:

$$\frac{dP}{dt} = faPN - qP$$

Las propiedades del modelo son claras cuando exploramos las isoclinas para las presas y los depredadores; es decir, las combinaciones de depredadores y presas en las que el tamaño poblacional de los primeros o de las segundas no cambian. Para las presas:

$$\frac{dN}{dt} = 0 ; \quad rN = aPN ; \quad P = \frac{r}{a}$$

⁷ Las letras que se usan para las constantes de estas ecuaciones varían entre diferentes autores. Se presentan las que son utilizadas por Begon, *et al.*, (2006). *Ecology: from Individuals to Ecosystems*. 4ª edición. Blackwell Publishing. El programa Populus (Java Version 5.5. 2012. Don Alstad, University of Minnesota) utiliza C en lugar de a para la eficiencia de captura del depredador y g en lugar de f para la eficiencia de conversión del alimento en descendencia.

como r y a son constantes, la isocline para las presas es una recta con valores constantes para el tamaño poblacional de las presas; es decir, P . De manera análoga para los depredadores la isocline esta dada por:

$$P = \frac{q}{fa}$$

Por lo tanto la isocline para los depredadores es una recta por la cual su tamaño poblacional, N , es constante. En este modelo las poblaciones de depredadores y presas oscilan de tal forma que cuando la población de depredadores disminuye la de presas aumenta, pero al hacerlo se incrementa la tasa de encuentros y la población de depredadores puede crecer, causando un decremento en el tamaño poblacional de las presas. En un diagrama de isoclinas esta dinámica se aprecia como un ciclo (figura 5.2).

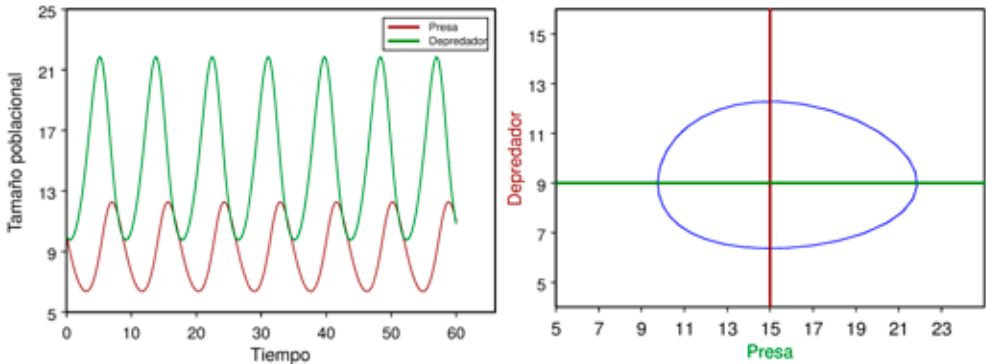


Figura 5.2. Dinámica de las poblaciones de un depredador y su presa a lo largo del tiempo de acuerdo a las predicciones del modelo de Lotka-Volterra. Los tamaños poblacionales oscilan debido a la dinámica que se establece entre las dos especies.

La herbivoría es una interacción muy importante para el proceso de restauración debido a que en la mayoría de los proyectos el establecimiento de plantas es uno de los pasos importantes. Varios aspectos de la herbivoría se deben destacar. El efecto de la herbivoría en las plantas depende de qué especies estén involucradas y del nivel del daño. En cuanto a la respuesta de las plantas existen varios mecanismos importantes. Uno de ellos es la tolerancia; es decir, que la planta es capaz de sobrellevar el efecto negativo de perder parte de sus tejidos ante un consumidor. Las plantas son capaces de tolerar la herbivoría si pueden compensar el daño. Si, después de sufrir el daño, la adecuación de la planta –que es la contribución genética de un organismo a la generación siguiente, y que se da a través de su descendencia– es menor que antes, se dice que la planta subcompensó y, si es mayor, que sobrecompensó. Las plantas compensan el daño causado por los herbívoros de diferentes maneras, algunas dependen de cambios en la fisiología y el balance de

asignación de recursos entre las diferentes partes de la planta. Por ejemplo, puede ocurrir que la tasa fotosintética de las hojas que no fueron dañadas aumente por una mayor disponibilidad de agua, o puede ocurrir que la tasa de crecimiento aumente porque comienzan a desarrollarse yemas que de no haberse presentado el daño se hubieran mantenido latentes. Otra estrategia de las plantas ante el daño causado por la herbivoría es la defensa. Las plantas pueden tener diferentes estructuras y mecanismos de defensa: entre las estructuras más evidentes podemos distinguir a las espinas, y entre los mecanismos de defensa la síntesis de sustancias que son tóxicas para los consumidores; por ejemplo, la nicotina de las plantas de tabaco (*Nicotinia tabacum*). En general los herbívoros incrementan la susceptibilidad de las plantas a factores de estrés y por lo tanto aumentan la mortalidad de manera indirecta, aunque la herbivoría en plántulas puede causar la muerte de las plantas y es una de las barreras frecuentes para la restauración ecológica.

5.2. Interacciones positivas

El estudio de interacciones positivas entre las plantas, tales como el nodricismo, consistente en que una planta cree condiciones que facilitan el establecimiento de otras plantas en su vecindad, ha aumentado en importancia con el paso de los años. Hasta finales del siglo pasado, el estudio de las interacciones negativas y su importancia para estructurar las comunidades y los ecosistemas fue dominante, y produjo algunas de las teorías y modelos más elaborados en el campo de la ecología, como los modelos de Lotka-Volterra de competencia interespecifica, el principio de exclusión de Gause y el trabajo de Hutchinson y MacArthur sobre el nicho. Pero las interacciones positivas pueden tener también una influencia considerable en la estructuración de comunidades y ecosistemas; en particular, el papel de la facilitación en el proceso sucesional ha sido reconocido desde hace tiempo.

Una de las formas en que se puede explorar el papel de las interacciones positivas es la propuesta por Bruno, Stachowicz y Bertness (2003), quienes lo hacen desde la perspectiva del nicho. El concepto de nicho fue propuesto por primera vez por Grinnell (1917) y Elton (1927), pero fue Hutchinson (1957) quien lo definiera en su forma actual

al distinguir entre el nicho fundamental y el nicho realizado. El nicho fundamental es el rango de condiciones ambientales en las cuales los individuos de una especie pueden sobrevivir de manera continua cuando no se dan interacciones negativas (como la competencia, la depredación o el parasitismo) y está definido por los límites establecidos por los requerimientos fisiológicos de la especie. El nicho realizado es el uso efectivo que los individuos de una especie hacen de los recursos disponibles en presencia de interacciones negativas. En cierta forma, el nicho realizado es una parte del nicho fundamental que es acotado por el uso que pueden hacer los individuos de los recursos que no quedan fuera de su alcance por la competencia, la depredación u otras interacciones negativas, de tal forma que este tipo de interacciones “reducen” al nicho fundamental. Sin embargo, ocurre en ocasiones que el rango ambiental en el que pueden persistir organismos de una especie es mayor cuando se encuentran en compañía de individuos de otras especies que cuando se encuentran solos, lo que se puede explicar si se consideran los efectos de interacciones positivas. Son dos las formas principales en que las interacciones positivas pueden ampliar el espacio del nicho fundamental que una especie ocupa:

1. **Dependencia positiva de la densidad.** En general se considera que la densidad genera efectos negativos al aumentar la competencia; sin embargo puede tener efectos positivos si, por ejemplo, hay mayor fertilización y supervivencia de los propágulos a mayor densidad. Este tipo de efectos positivos cuando aumenta la densidad se conocen como efecto Allee en honor a Warder Clyde Allee. Es importante reconocer que hay organismos que van a responder positivamente a la densidad en ciertas etapas de su desarrollo pero no en otras.
2. **Dependencia del efecto neto de las interacciones.** Muchas interacciones entre organismos pueden tener efectos negativos y positivos simultáneamente. Por ejemplo, una plántula que crece debajo de una planta de mayor tamaño se puede ver beneficiada por temperaturas menos extremas o una mayor disponibilidad de agua, pero se puede ver perjudicada por una menor disponibilidad de luz. En estos casos es importante considerar el efecto neto de los efectos negativos y positivos.

Entre las interacciones positivas encontramos al mutualismo, que se da cuando organismos de diferentes especies interactúan de tal forma que todos son beneficiados, e incluye a la simbiosis cuando la relación entre los organismos es muy cercana y en ocasiones obligada. El mutualismo se da generalmente a través del intercambio de sustancias nutritivas o de “recompensas” (como el néctar) a cambio de un servicio (la polinización), y en esta última categoría se incluyen interacciones en donde una de las partes ofrece protección a la otra; por ejemplo, cuando hormigas protegen a plantas que ofrecen alimento y sitios de anidación.

En el comensalismo uno de los organismos se beneficia de la interacción mientras que el otro ni se beneficia ni se ve perjudicado, entre los diferentes tipos de comensalismo

destaca, por su importancia para la restauración ambiental, el nodricismo (figura 5.3, sus consecuencias para la restauración ambiental se discuten en la sección 10.3). En esta relación, una planta de una especie crea condiciones que son propicias para el establecimiento y supervivencia de otra. Este tipo de interacción se da sobre todo en ambientes que son limitantes para el desarrollo de las plantas; por ejemplo, en aquellos en donde las condiciones del microclima pueden ser extremas (como en las zonas áridas), en donde los nutrientes se encuentran poco disponibles –y por lo tanto las plantas establecidas crean “islas de fertilidad”– o en donde la herbivoría es intensa y la planta que actúa como nodriza protege a las plántulas de la otra especie de los consumidores. Alessandro Filazzola y Christopher J. Lortie (2014) reconocen 7 mecanismos mediante los cuales una planta nodriza puede tener efectos sobre la planta protegida:

1. **Atenuación del estrés abiótico.** La planta nodriza brinda beneficios a la planta protegida derivados de la reducción de la amplitud de la temperatura o cambios en la disponibilidad de agua.
2. **Protección de los herbívoros.** La planta nodriza actúa como barrera en contra de los herbívoros, ya sea por medios mecánicos o químicos.
3. **Visitas de polinizadores.** La planta nodriza aumenta las visitas de polinizadores en la planta protegida incrementando el valor del recurso al contar con más flores en el mismo sitio.
4. **Modificación del sustrato.** La planta nodriza modifica al sustrato de diferentes maneras, en ocasiones aumentando la cantidad de materia orgánica y favoreciendo la formación de humus y la actividad de los organismos del suelo.
5. **Formación de sitios seguros.** La planta nodriza crea condiciones para que haya sitios seguros para el establecimiento de las plantas (Harper *et al.*, 1965); es decir, sitios con las condiciones físicas (microclima, disponibilidad de humedad, textura del sustrato) y biológicas (presencia de simbiontes potenciales, protección de consumidores) propicias para que se dé la germinación y crecimiento de las plántulas.
6. **Trampa de semillas.** La hojarasca o las raíces expuestas de la planta nodriza actúan como trampa de semillas de la planta protegida.
7. **Retención de la humedad del suelo.** La planta protegida se beneficia de la humedad del suelo que es retenida debido a que la sombra producida por la planta nodriza reduce la insolación directa.
8. **Modificación de la disponibilidad de nutrientes en el suelo.** Esta es consecuencia de varios procesos, incluyendo la acumulación de nutrientes en los tejidos de la planta nodriza y su posterior liberación de la hojarasca en descomposición u otros procesos que, en general, ocasionan un aumento en la disponibilidad de nutrientes.



Figura 5.3. Efectos posibles de una planta nodriza sobre la planta protegida a lo largo de su ciclo de vida (siguiendo la dirección de las manecillas del reloj). A la derecha se presenta una lista de los posibles aportes de la nodriza (modificado de Filazzola y Lortie, 2014, con permiso de John Wiley and Sons).

Se ha estudiado el nodricismo en diversos tipos de clima, pero sobre todo en climas áridos, semiáridos y mediterráneos. En años recientes ha aumentado el número de estudios en áreas con clima templado, ártico y alpino pero también en regiones tropicales; lo que habla de que este tipo de interacción positiva es mucho más frecuente de lo que se pensaba. Sin embargo, es importante reconocer que la relación entre una planta que se establece cerca de otra es compleja y que va a incluir algunos efectos negativos; es decir, de competencia, pero si el balance final es positivo para una de ellas y negligible para la otra entonces la relación es una de comensalismo.

La naturaleza de la interacción de nodricismo puede cambiar con el tiempo y en ocasiones ocurre que la planta que fue protegida en las etapas iniciales de su desarrollo compita e incluso desplaza a su nodriza al alcanzar tallas mayores. Otra forma en que cambia el balance final de la interacción entre la planta nodriza y la planta protegida es lo que se conoce como la hipótesis del gradiente de estrés ambiental, propuesta por Mark D. Bertness y Ragan Callaway (1994), que de hecho se puede aplicar a otro tipo de interacciones positivas, y que incluso se ha probado en gradientes de disturbio antropogénico. Villarreal-Barajas y Martorell (2009), en un estudio para medir el signo de las interacciones (negativo como en la competencia o positivo como en la facilitación) a lo largo de un gradiente de disturbio antropogénico crónico, en pastizales semiáridos en Oaxaca, determinaron que el disturbio de origen humano altera las condiciones de tal forma que las interacciones que son negativas en sitios con poco disturbio se vuelven positivas en donde el disturbio es mayor, pero este cambio depende de la tolerancia de cada especie. Una conclusión importante a la que llegaron los autores de este trabajo es que, cuando el disturbio humano es considerable y

elimina completamente la cobertura vegetal, es muy difícil que ocurra el establecimiento de plantas. Como indican, se sabe que en comunidades en donde predominan las interacciones positivas el disturbio humano puede generar cambios irreversibles, pero si es de intensidad suficiente puede causar este tipo de cambios también en comunidades en donde las interacciones negativas, como la competencia, predominan.

La hipótesis de estrés ambiental se construyó considerando las interacciones entre organismos en las cuales se reduce el efecto negativo de factores de estrés como el calor, la desecación, la baja disponibilidad de nutrientes, el potencial osmótico, la disponibilidad de oxígeno en el suelo, la humedad del suelo y el disturbio. Establece que las interacciones positivas durante la fase de reclutamiento, e incluso entre organismos adultos, son más comunes en ambientes extremos porque los organismos que ya están establecidos crean condiciones menos duras para los organismos que se establecen posteriormente.

Dos son las predicciones de la hipótesis: la primera, que las interacciones positivas deben de ser particularmente comunes en comunidades que se desarrollan bajo estrés físico alto y en comunidades con alta presión de los consumidores y, la segunda, que cuando el ambiente es relativamente benigno y la presión de los consumidores no es tan severa las interacciones positivas deben de ser raras y lo que predomina son las interacciones de competencia.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles son los tipos de interacciones bióticas más frecuentes?
2. ¿Cuáles interacciones serán más importantes para iniciar el proceso de restauración de un sitio dominado por una especie invasora?
3. ¿En sitios muy degradados cuál tipo de interacciones serán más importantes para la restauración?
4. ¿Qué tipo de interacciones serán buenas indicadores de que se ha logrado un estado avanzado de restauración ecológica?

Lecturas recomendadas

- Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper, 2006. Ecology: From Individuals to Ecosystems. Cuarta Edición. Blackwell Publishing. EUA.
- Del Val, E. y K. Boege, 2013. Ecología y Evolución de las Interacciones Bióticas. FCE. México.



Capítulo 6

Comunidades

El estudio de las comunidades ecológicas, es decir, la agrupación de individuos de diversas especies que interactúan entre sí, se inició a finales del siglo XIX. Clements fue uno de los pioneros en este campo y fue quién comparó a las comunidades ecológicas con un organismo, en el sentido de que sufre un proceso de desarrollo predecible, y concluyó que las características de una comunidad, que son consecuencia de las asociaciones entre los individuos de las especies que la forman, son más que la suma de las características de las especies individuales. Este es un punto de vista holístico que fue aceptado hasta bien avanzado el siglo XX.

De forma similar a Clements, Josias Braun-Blanquet, en Europa, desarrolló un método estándar para describir comunidades de plantas en el cual se consideraba a las comunidades como entidades discretas y diferenciables. Esta corriente describe a las comunidades siguiendo un sistema taxonómico análogo al de la taxonomía clásica para especies, en el cual se usa a la especie o especies dominantes para nombrar a la comunidad.

Sin embargo, desde 1926, cuando Henry Gleason publicó un artículo escrito muy cuidadosamente, titulado “El concepto individualista de las asociaciones vegetales”, se cuestionó el punto de vista organísmico de las comunidades. Varios años después, en 1939, basándose en estudios de la vegetación de bosques siguiendo un gradiente norte

a sur en el medio oeste de los Estados Unidos, Gleason concluyó que los cambios en la abundancia y presencia de las especies ocurrían de manera tan gradual que no era práctico dividir a la vegetación en asociaciones. Gleason escribió:

La única conclusión a la que podemos llegar a partir de las consideraciones anteriores es que la vegetación de un área en particular es solamente el resultado de dos factores, la inmigración fortuita y variable de las plantas en un medio ambiente igualmente variable. Como resultado, no existe ninguna razón por la cual cualquier par de áreas en la superficie del planeta deban tener exactamente la misma vegetación, y tampoco hay ninguna razón para mantener las viejas ideas sobre la definitividad y particularidad de las asociaciones vegetales.⁸

En realidad, las comunidades se pueden considerar como asociaciones más o menos discretas que sufren procesos de cambio causados por factores bióticos y abióticos. Por lo tanto, una comunidad es un ensamble de individuos de diferentes especies que llevan a cabo sus actividades vitales e interactúan entre sí. Particularmente las interacciones interespecíficas son las que hacen que una comunidad presente propiedades emergentes o, dicho de otra manera, que sea más que la suma de sus partes. Las propiedades emergentes de una comunidad son características como la diversidad de especies o la estructura del dosel vegetal, propiedades que ni las poblaciones, ni los individuos, poseen por sí mismos.

6.1. Riqueza y diversidad de las comunidades

Como las comunidades no son asociaciones estrictas, y por lo tanto hay una variación más o menos continua entre ellas, se pueden definir siguiendo criterios estadísticos. El primero de ellos es considerar a las especies que se encuentran presentes independientemente de sus abundancias, en cuyo caso reconoceremos comunidades con diferentes riquezas de especies. Sin embargo, la riqueza de especies ignora que los tamaños de las poblaciones de las diversas especies que forman una comunidad pueden ser muy diferentes. Para tomar en cuenta estas distinciones se pueden utilizar varios índices, entre los que destacan dos: el índice de Simpson y el índice de Shannon; ambos propuestos casi simultáneamente pero en contextos diferentes. El índice de Simpson fue propuesto por Edward H. Simpson en 1949, para medir la abundancia relativa de los individuos de una muestra cuando se clasifican en grupos, y el índice de Shannon en 1948, originalmente para cuantificar la entropía (es decir, la incertidumbre en la información) de los mensajes,

⁸ Traducción del autor.

pues Shannon trabajaba para la empresa telefónica Bell de los Estados Unidos y estaba interesado en hacer más eficiente la transferencia de información por la red telefónica.

Antes de revisar los índices es importante percatarse de que el considerar el número de especies y sus abundancias relativas simultáneamente nos obliga a reconocer que dos comunidades con el mismo número de especies y de individuos (independientemente de la especie) pueden ser muy diferentes. Consideremos dos comunidades hipotéticas A y B, cada una con 10 especies y 100 individuos en total, pero en A, una de las especies está representada por 55 individuos y cada una de las 9 restantes por 5 individuos. En contraste, en la comunidad B cada una de las especies está representada por 10 individuos. En este ejemplo, es claro que las comunidades son diferentes, pues la comunidad B es más equitativa que la comunidad A. Los índices de diversidad consideran este aspecto de la composición de las comunidades. Analicemos primero el índice de Simpson:

$$D = \frac{1}{\sum_{i=1}^s P_i^2}$$

En donde S es el número de especies presentes en la comunidad y P es la proporción de cada una de éstas. Este índice tiene la propiedad de considerar el efecto de la equidad de las comunidades. Si lo calculamos para nuestras comunidades hipotéticas, encontramos que para la comunidad A, $D_A = 3.08$, y para la comunidad B, $D_B = 10$. De tal forma que a pesar de que ambas comunidades tienen el mismo número de especies y de individuos totales, la diversidad de la comunidad B es mucho mayor que la de la comunidad A. De hecho, la equidad se puede cuantificar utilizando este mismo índice dado que el valor máximo que puede alcanzar D es igual al número de especies presentes en la comunidad (S) cuando todas están representadas por el mismo número de individuos, entonces la equidad es:

$$E = \frac{D}{D_{\max}} = \left(\frac{1}{\sum_{i=1}^s P_i^2} \right) \cdot S$$

y puede tener valores entre 0 y 1. Para nuestro ejemplo, la equidad de la comunidad A es 0.31 y para la comunidad B es 1.

El índice de Shannon también se basa en las proporciones de las especies:

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \cdot \ln [P_i]$$

y la equidad:

$$J = \frac{- \sum_{i=1}^s P_i \cdot \ln [P_i]}{\ln [S]}$$

Cuando se trata con comunidades reales, un problema fundamental es el de contar con una muestra representativa de las especies y sus abundancias, pues en la mayoría de los casos es imposible llevar a cabo un censo de todos los individuos presentes en una comunidad, y esto obliga a considerar el efecto de la escala. Si comenzamos a contar el número de especies en una comunidad a partir de una escala pequeña –digamos un metro cuadrado– e incrementamos el área de forma sistemática, encontramos una relación entre el número de especies y el área en la que el número de especies se incrementa hasta llegar a un máximo, que corresponde al número máximo de especies en la comunidad. Aunque la forma de la curva depende de varias características de la comunidad –en particular la distribución espacial de los organismos y de la equidad que presente– en términos generales la relación se puede describir por:

$$S = cA^z$$

En esta ecuación, conocida como la ecuación de Arrhenius, S es el número de especies, A es el área, c es una constante que depende de las unidades de área y z está relacionada con la pendiente de la curva (figura 6.1).

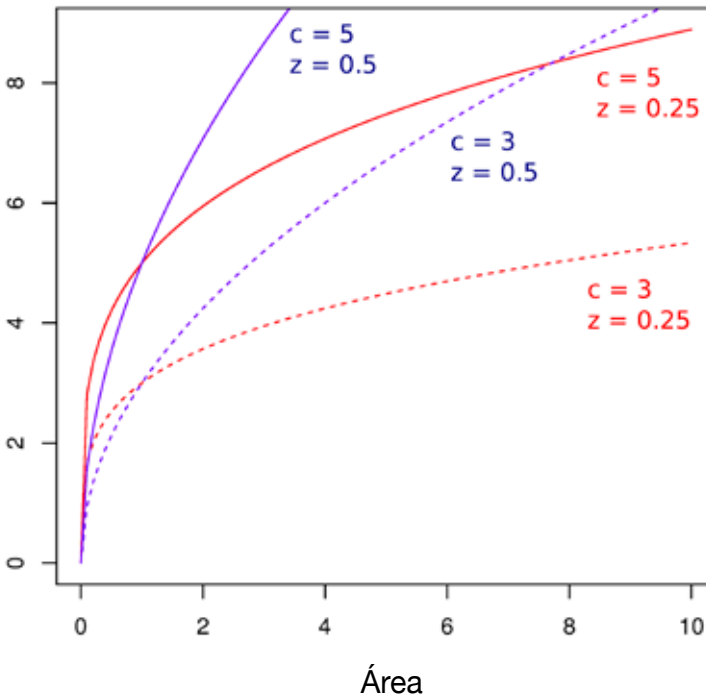


Figura 6.1. Relación esperada entre el área y el número de especies, de acuerdo a la ecuación de Arrhenius. La forma de la curva depende tanto del valor de c como de z .

Existen otras ecuaciones que describen la relación entre el área y el número de especies de manera satisfactoria, una de ellas fue propuesta por Gleason en 1929: $S = a + b \log(A)$. Hay otras ecuaciones que se han propuesto para describir la relación y tomar en cuenta diversos factores que pueden influirla. Lo que es importante destacar, en este momento, es que si no se hace un muestreo adecuado de la comunidad es posible que subestimemos el número de especies presentes, lo que afecta de manera significativa a las estimaciones de diversidad que se hagan, en particular con índices como el de Simpson o el de Shannon.

Independientemente de la fórmula matemática que mejor describa la relación entre el área y el número de especies para una comunidad en particular, si se sigue aumentando el área de muestreo eventualmente se llega a un punto en donde el número de especies adicionales se reduce considerablemente, de tal forma que incrementos en la extensión dan como resultado muy pocas especies nuevas (o incluso ninguna). El punto de la curva en donde se llega a la tendencia horizontal se conoce como el área mínima. Como este punto es difícil de determinar, es común que se defina al área mínima como aquella que contiene un porcentaje determinado del número de especies en la zona; por ejemplo, el 95%.

Uno de los sistemas en donde se han estudiado con más detalle las relaciones entre el área, el número de especies y los factores que influyen en la relación han sido las islas, debido a que pueden ser utilizadas como un sistema con parámetros bien definidos, empezando por el área. Cuando una isla se encuentra deshabitada, tres factores clave determinan las tasas de su colonización: su tamaño, la distancia a tierras habitadas y el número de especies que habitan en estas. Los modelos de biogeografía de islas establecen que, cuando las tasas de inmigración y extinción son iguales, el número de especies es proporcional al tamaño de la isla e inversamente proporcional a la distancia de la isla a tierra habitada. Cabe mencionar que las islas pueden ser islas reales o islas virtuales, como pueden ser fragmentos de bosques u oasis en zonas áridas.

MacArthur y Wilson (1967) propusieron un mecanismo para explicar el patrón entre el área y el número de especies en islas que depende del equilibrio dinámico que resulta de la interacción entre las tasas de colonización y extinción. De acuerdo a este modelo, en la medida en que las especies se acumulan en la isla, la tasa de colonización decrece, probablemente como consecuencia del hecho de que hay menos especies en el conjunto de colonizadores potenciales que pueden llegar a la isla. A la vez, conforme aumenta el número de especies en la isla se incrementa la tasa de extinción, probablemente porque interacciones negativas más fuertes con otras especies presentes en la isla se vuelven más frecuentes. Cuando las tasas de colonización y extinción se igualan se llega a un estado de equilibrio dinámico. Aunque esta hipótesis predice un número constante de especies dadas ciertas tasas de colonización y extinción, no dice nada en cuanto a la identidad de las especies.

Simberloff y Wilson (1969) pusieron a prueba esta hipótesis estudiando artrópodos en islas de manglares en la costa de Florida. Debido a que las islas eran pequeñas, fue posible remover a los artrópodos usando insecticida y observar la colonización posterior a la remoción y determinar si la riqueza de especies llegaba a los niveles anteriores al tratamiento. En casi todos los casos el número de especies que retornaron a las islas fue similar al número original, aunque la identidad de las mismas con frecuencia fue muy diferente. Simberloff y Wilson no midieron tasas de colonización o extinción, pero supusieron que el haber llegado a riquezas de especies similares a las que había originalmente es evidencia de que el estado de equilibrio existe. Para determinar el efecto del área Simberloff redujo el tamaño de las islas talando algunos de los mangles que las formaban y encontró que, efectivamente, el número de especies de artrópodos se reducía conforme se reducía el tamaño de la isla.

Algunos ecólogos se han preguntado si existen reglas o patrones que determinen el número de especies comunes, las menos abundantes y las raras en las comunidades. Robert Whittaker propuso las siguientes tres respuestas teóricas a esta pregunta en 1975:

1. El número de especies comunes, aquellas menos abundantes y las raras en una comunidad es aleatorio.
2. La abundancia relativa de las especies responde a un modelo geométrico, en el que en la medida en que aumenta el número de especies, la abundancia de cada especie adicional declina de manera geométrica. Este modelo propone que la mayoría de las especies en una comunidad son raras y que una o pocas especies son dominantes.
3. La abundancia de las especies sigue un modelo matemático de tipo log-normal; es decir, que hay pocas especies raras y pocas especies comunes, pero muchas con abundancia intermedia. Cabe mencionar que este es el modelo que mejor se ajusta a muchas de las comunidades naturales, y se detecta siempre y cuando el muestreo haya sido lo suficientemente exhaustivo.

Los modelos que explican la relación entre el área y el número de especies suponen que las comunidades no han sido expuestas a perturbaciones en períodos de tiempo más o menos largos, de tal manera que se encuentran en equilibrio. Sin embargo varios autores como Connell (1978) y Pickett (1980) sugirieron que es más razonable esperar que las comunidades se encuentran sujetas a episodios de perturbación aleatorios que van a impedir que una comunidad llegue a un estado de equilibrio. En 1979 Huston propuso que, a tasas intermedias de perturbación, la diversidad será mayor que en el equilibrio. Esto es porque algunas especies con estrategia de vida r estarán más presentes en micrositios favorables, así como algunos representantes de vida K estarán más adaptadas a las condiciones de equilibrio. Esta ha sido llamada la hipótesis de disturbio intermedio. De tal manera que, para mantener niveles altos de biodiversidad, se requiere de tasas intermedias de disturbio.

6.2. Estructura de las comunidades

Además de la riqueza de especies, diversidad y equidad de las comunidades, también es importante considerar su estructura. La fisonomía de las comunidades vegetales es resultado de la combinación de la apariencia externa de la vegetación (la arquitectura o estructura de la biomasa) y las formas de crecimiento de los *taxa* dominantes. La forma de vida incluye las siguientes características de las plantas: el tamaño, la duración del ciclo de vida, el grado de leñosidad, el grado de independencia, la morfología general, las características de las hojas y la fenología. La estructura vertical se refiere a la altura y la cobertura de cada capa de vegetación que podamos distinguir en una comunidad vegetal (figura 6.2). La estructura de las capas de la vegetación determina factores de gran importancia para la dinámica de la comunidad, como la penetración de la radiación solar a través del dosel, y es importante poder describirla adecuadamente.

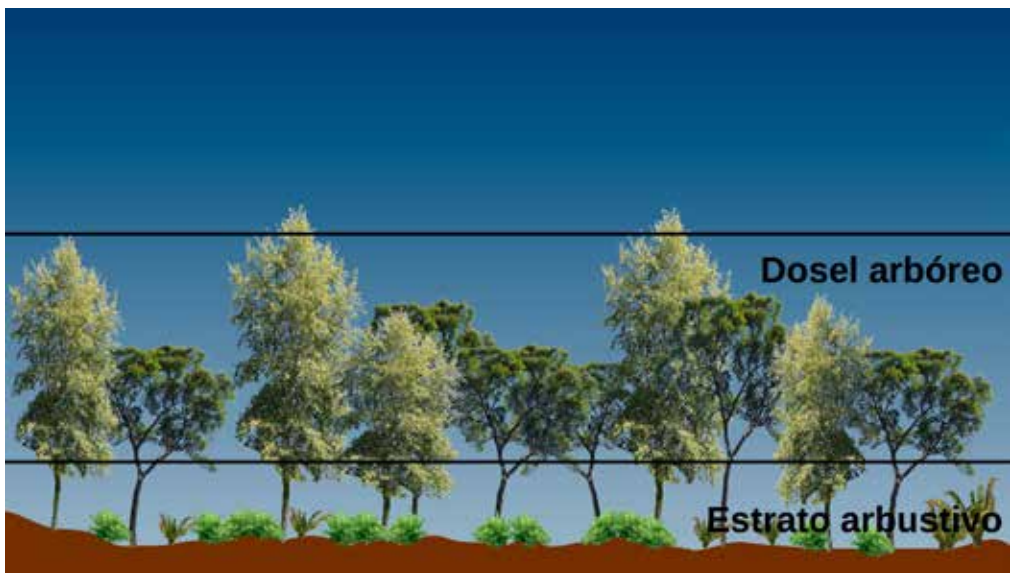


Figura 6.2. Estructura de la vegetación de un bosque en donde destacan dos capas: el dosel formado por las copas de los árboles y el estrato arbustivo.

La cobertura describe la proporción de suelo que está cubierto por vegetación, y generalmente se expresa en porcentaje, por lo tanto varía entre un suelo completamente expuesto, es decir con 0% de cobertura, hasta 100% que corresponde a un suelo completamente cubierto por vegetación. Sin embargo, la vegetación no cubre el suelo formando una lámina homogénea, pues las partes aéreas de las plantas se traslapan y se pueden formar varias capas sobre el mismo punto del suelo. Para determinar el grado de traslape de las capas del dosel se puede calcular el índice de área foliar:

$$\text{IAF} = \text{Área total de las hojas} / \text{Área de superficie del suelo}$$

En muchas comunidades, la cobertura de la vegetación varía a lo largo del año, y también pueden variar la abundancia de otros organismos y el comportamiento de las especies animales. Estos cambios estacionales incluyen fenómenos como las secuencias anuales de plantas en flor, las migraciones anuales de insectos o las temporadas de apareamiento de anfibios en charcas durante la época de lluvias. El término fenología se refiere específicamente a estos patrones de cambios en abundancia o actividad, y tienen la propiedad de ser cíclicos. Como las especies presentan diferencias fenológicas, se generan diferentes condiciones bajo las cuales los individuos de las diferentes especies de una comunidad interactúan.

Cuando un organismo llega primero o inicia su actividad primero puede inhibir, facilitar o no tener un efecto sobre individuos de otras especies que llegan posteriormente. Pensando en estas interacciones, y sin ignorar que las diferencias fenológicas pueden ser resultado de otros factores como la historia filogenética, se han propuesto varias causas de las diferencias fenológicas entre especies:

1. **Partición temporal de los recursos.** En estos casos las especies coexisten porque usan los recursos limitados del hábitat durante temporadas diferentes del año. Esto puede ocurrir si los niveles de los recursos se recuperan rápidamente después de su utilización, de otra manera la primera especie en utilizar los recursos los va “secuestrar” impidiendo que otras especies puedan hacer uso de ellos.
2. **Uso de los recursos cuando están disponibles.** Una explicación alternativa es que las especies se encuentran segregadas temporalmente porque hacen uso de recursos que se encuentran disponibles en diferentes temporadas del año. Esta situación difiere de la anterior porque diferentes especies pueden estar haciendo uso de diferentes recursos y por lo tanto puede ser que no compitan por ellos.
3. **Escapar de los depredadores.** Evitar a los depredadores puede explicar al menos parcialmente parte de la fenología de las presas.
4. **Mecanismos que facilitan el establecimiento.** En algunas ocasiones las especies que se encuentran ya establecidas en la comunidad pueden facilitar el estableci-

miento de nuevas especies. Esta idea era común en los primeros modelos sucesionales, como los de Clements, en donde se consideraba que ciertas especies facilitaban el establecimiento de otras al crear condiciones favorables.

5. **Limitaciones fisiológicas.** Algunos patrones fenológicos son consecuencia de limitaciones fisiológicas de las especies que acotan su crecimiento a ciertos rangos de temperatura, precipitación o fotoperíodo.

6.3. Grupos funcionales

El concepto de grupo funcional, en un sentido amplio, se deriva de la necesidad de contar con unidades de estudio que sean manejables para entender la complejidad de las comunidades. Para ello, los ecólogos definen grupos basados en características ecológicas o taxonómicas similares, y estos grupos han recibido diferentes nombres. De esta manera, se reconocen gremios dentro de las comunidades; un gremio es un grupo de organismos de diferentes especies que usan los recursos de manera similar. Este término se usa de manera frecuente cuando se consideran animales. En ecología vegetal es habitual el uso del término: grupo funcional. Un grupo funcional es un conjunto de especies que llevan a cabo procesos ecológicos similares.

A lo largo de los años se han definido gremios y grupos funcionales de diversas maneras; en ocasiones a partir de definiciones más o menos arbitrarias, y en otras basándose en criterios cuantitativos y métodos estadísticos. Como resultado hay una gran variedad de definiciones y criterios de agrupamiento para definir grupos funcionales. J. B. Wilson (1999) reconoció en una revisión de la literatura nueve términos que se han usado para describir grupos de especies dentro de las comunidades, a saber: gremios, tipos funcionales, grupos de estructura-función, tipos de plantas, síndrome adaptativo, estrategias, grupos de especies y grupos ecológicos; y señala que todas estas definiciones tienen en común que los grupos se definen no basándose en similitudes taxonómicas sino en su similitud ecológica. Diferentes características son útiles para definir grupos funcionales en términos de fenómenos ecológicos particulares; Cornelissen y sus colaboradores (2003) forman 4 grupos de características para definir grupos funcionales: la forma de la

planta completa, la forma de las hojas, la forma de los tallos y raíces y la forma de regeneración. Con base en estos grupos establecen cuáles son útiles para abordar procesos como la respuesta al clima, a la concentración de bióxido de carbono, la capacidad competitiva o efectos del disturbio. Varios de estos atributos son deseables como base para establecer grupos funcionales para el manejo de ecosistemas y, en particular, para la restauración ecológica, pues son aquellos que les permiten a las comunidades tolerar fluctuaciones ambientales y recuperarse del disturbio. Las características de las plantas que cabe destacar para la restauración ecológica son las relacionadas con la respuesta a extremos de temperatura, a la precipitación pluvial o a la sequía, la respuesta a la herbivoría y resistencia a patógenos, la capacidad de reclutamiento y la sensibilidad a contaminantes (Liao y Wang, 2010).

Por ejemplo, en un estudio realizado en la región de los Tuxtlas (Martínez-Garza *et al.*, 2013a), en el estado de Veracruz, se probó el desempeño de especies pioneras y sucesionales tardías de la selva húmeda en un pastizal de 12 ha. El año siguiente al inicio del ensayo fue un año muy seco, lo que causó que las plantas enfrentaran condiciones de sequía y que por lo tanto la profundidad del suelo y el tamaño de las plantas al momento de llevar a cabo la plantación fueran importantes (Martínez-Garza *et al.*, 2013b). En este estudio fue posible analizar el comportamiento de individuos de 15 especies de entre 30 y 42 meses de edad a los cuales se les midieron 13 atributos funcionales: tres relacionados con las hojas (el área, la masa por unidad de área y el contenido de biomasa seca en las hojas);⁹ cinco relacionados con la arquitectura de las plantas (altura, altura a la primera rama, número de ramas, área de la copa y largo de la copa), y cinco relacionados con la reproducción (el tamaño de las flores, la masa de los frutos, el número de semillas, la masa de las semillas y el tipo de síndrome de dispersión). Al analizar los datos de la respuesta de las especies estudiadas se encontró que las especies pioneras en el pastizal presentaron mayor supervivencia y crecimiento que las especies sucesionales tardías después de 42 meses de plantadas, y de manera importante, por las consecuencias para la implementación y monitoreo del proceso de restauración, que la supervivencia a los 12 meses predecía satisfactoriamente la supervivencia dos años y medio después.

El crecimiento y la supervivencia se correlacionaron con la longitud de la copa y con la masa de las semillas. Las plantas con las copas de mayor longitud también fueron las más altas (1.4 m para *Cecropia obtusifolia* y 3.0 m para *Heliocarpus appendiculatus*), lo que les permitió alcanzar un tamaño considerable rápidamente y evitar los efectos negativos de la competencia. En cuanto a la masa de las semillas, las especies con semillas más pequeñas (y que producen un mayor número de semillas) fueron las que se desempeñaron mejor.

Como indican los autores, es interesante que atributos relacionados con las hojas, como el área foliar o la masa por unidad de área no predijeran el comportamiento de las

9 Que se calcula como la proporción de biomasa seca en relación con la biomasa fresca.

plantas en el pastizal. Sin embargo, para las especies no pioneras, las especies con un mayor contenido de biomasa seca en las hojas sobrevivieron mejor. Esto puede ser consecuencia de que las hojas con mayores valores para este parámetro, en general, poseen características (hojas más rígidas, paredes celulares gruesas y muy lignificadas, entre otras) que les permiten tolerar mejor las condiciones de sequía. En los pastizales, aun en los que se encuentran en zonas tropicales lluviosas, las condiciones de sequía pueden ser severas en las horas de mayor insolación. De tal forma que en este estudio, tanto especies pioneras como no pioneras pueden ser útiles para la restauración ecológica si poseen los atributos funcionales que les permitan sobrevivir en las condiciones impuestas por los pastizales (figura 6.3), y estos mismos atributos son criterios útiles para una primera selección de especies cuando no se conoce su desempeño bajo condiciones de restauración. Para condiciones similares a las de este estudio, las especies pioneras más prometedoras son: *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus* y *Ochroma pyramidale*, y las especies no-pioneras, *Vochysia guatemalensis*, *Platymiscium pinnatum*, *Inga sinacae* y *Cojoba arborea*.



Figura 6.3. Potreros y parcelas con vegetación arbórea en Los Tuxtlas, Veracruz (fotografía cortesía de Cristina Martínez Garza).

6.4. Reglas de ensamblaje

Las comunidades se forman cuando organismos de diversas especies se establecen en un sitio e interaccionan, a la forma en que ocurre este proceso se le ha llamado *ensamblaje*, y fue Jared Diamond (1975) el primero en proponer que existen reglas en los patrones del establecimiento de las comunidades, o reglas de ensamblaje. A pesar de que las reglas de ensamblaje son controversiales, son un marco conceptual que puede ser muy útil en muchos escenarios de restauración ecológica, por lo que es valioso considerarlo. Para que se pueda hablar de reglas de ensamblaje deben ocurrir dos fenómenos: el primero, que del conjunto de especies presentes en una región con condiciones ambientales similares (es decir, que se encuentren dentro del rango de tolerancia fisiológica de la especie) existan subconjuntos de especies que no puedan coexistir; el segundo es que existan fenómenos de prioridad, es decir, que los individuos de las especies que colonizan primero tengan una influencia en la capacidad de colonización de individuos de especies que lleguen posteriormente. Esta última condición implica un proceso en cierta medida determinista de desarrollo de las comunidades, debido a que el ensamblaje de las comunidades no sería un proceso totalmente aleatorio. De las dos condiciones anteriores podemos deducir algunas reglas de ensamblaje que son triviales, entre las que destaca que los depredadores no pueden establecerse en una comunidad en la que no haya presas.

Otros modelos sugieren la posibilidad de otros tipos de reglas de ensamblaje. Law y Morton (1996) han modelado el ensamblaje de comunidades que están formadas por productores que compiten y consumidores que dependen de ellos. En estos modelos se asume la colonización secuencial de los productores que compiten entre sí. Especies que consumen a los productores y otras especies que consumen a estos consumidores

primarios. Ellos sugieren que como resultado de sus modelos se puede proponer una regla de ensamblaje que establece que, cuando existen conjuntos permanentes y alternativos de especies, ninguno de los conjuntos será un subconjunto de otro.

El primero en proponer la existencia de procesos de ensamblaje en la comunidades fue Jared Diamond (1975), como resultado de sus estudios de comunidades de aves de las islas de Nueva Guinea. Lo que encuentra es evidencia de que en algunas comunidades hay un patrón que se denomina de tablero de ajedrez (*checkerboard pattern*) en la co-ocurrencia de especies. Lo que encontró Diamond es que, para ciertos pares de especies de aves que no pueden coexistir, una de las especies se encuentra en una serie de islas y la otra se encontrará en islas diferentes. Cuando se consideran grupos de especies, esto genera que se den combinaciones permitidas y otras prohibidas que se basan en características de la historia de vida de las especies y en el resultado de interacciones competitivas. Diamond propone 7 reglas de ensamblaje:

- a. De todas las combinaciones posibles que se pueden dar entre un grupo de especies relacionadas, sólo algunas de estas combinaciones ocurren en la naturaleza.
- b. Las combinaciones permitidas evitan procesos de colonización que las convertirían en combinaciones prohibidas.
- c. Una combinación que es estable en una isla rica en especies puede ser inestable en una isla pequeña o pobre en especies.
- d. En una isla pequeña o con pocas especies, una combinación puede evitar la colonización de especies que podrían ser incorporadas en una isla más grande o rica en especies.
- e. Algunos pares de especies nunca coexisten, ya sea por si solos o como parte de una combinación más grande.
- f. Algunos pares de especies que forman una combinación inestable cuando se encuentran solos, pueden formar parte de una combinación estable más grande.
- g. Algunas combinaciones que están formadas completamente por sub-combinaciones estables pueden ser inestables.

Las reglas de ensamblaje propuestas por Diamond fueron controversiales desde sus orígenes; en particular, Connor y Simberloff (1979) hicieron una crítica muy severa basándose en el uso que hace Diamond de la competencia interespecífica para explicar los patrones que observó en las comunidades de aves. Con el paso del tiempo, aunque las reglas de ensamblaje que propuso Diamond originalmente siguieron siendo criticadas en sus detalles, el hecho de que en el proceso de formación de comunidades se dan procesos no aleatorios hizo del ensamblaje un concepto útil para la ecología de comunidades. En el caso de la restauración ecológica, el concepto de ensamblaje es útil porque permite entender cómo se estructuran las comunidades a partir de las

especies que tienen la capacidad de colonizar un sitio y de los filtros ambientales que impone este último y que permiten solamente a un subconjunto de especies establecerse (Keddy, 1992). Desde esta perspectiva, las reglas de ensamblaje requieren de dos juegos de datos iniciales sobre las comunidades: por un lado el de las especies disponibles y por otro lado el de las características de estas especies. Las reglas de ensamblaje entonces lo que hacen es definir cuál subconjunto de las características son inapropiadas para el sitio en particular y por lo tanto son “filtradas” (figura 6.4), teniendo como consecuencia la exclusión de las especies con esas características que no resultaron apropiadas para el sitio.

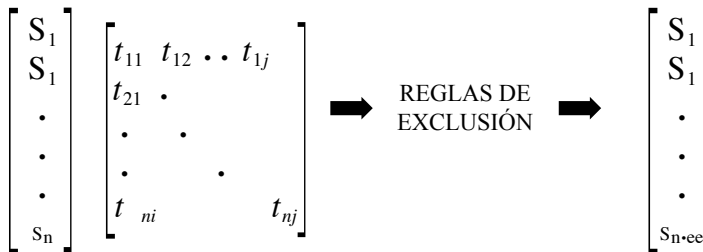


Figura 6.4. La forma general de las reglas de exclusión. Se parte de dos series de datos, el conjunto de especies disponibles y los atributos de las especies, el ambiente y las interacciones establecen una serie de reglas de exclusión que operan sobre los atributos, eliminando del conjunto de especies que conforman a la comunidad a aquellas especies que poseen los atributos filtrados por las reglas (modificado de Keddy 1992, con permiso de John Wiley and Sons).

Las reglas de ensamblaje pueden actuar de manera simultánea o consecutiva, reduciendo el número de especies que pueden persistir en la comunidad. Durante el proceso de colonización, las reglas que actúan como filtros inciden sobre diferentes atributos de las especies según la etapa del desarrollo de los individuos (figura 6.5). En el caso de las plantas, los primeros filtros operarán en las etapas de germinación y establecimiento de las plántulas, y estarán definidos por las características del microclima y de los micrositos del suelo. En etapas posteriores del desarrollo, estarán definidos por aquellas características del medio que limiten la supervivencia y crecimiento de las plantas jóvenes –como son la disponibilidad de nutrientes o la herbivoría– y posteriormente la competencia puede jugar un papel importante como filtro.

Cuando se lleva a cabo un proceso de restauración ecológica, se pueden alterar los filtros para permitir el establecimiento de especies deseables; por ejemplo, especies nativas que proporcionen recursos para otras especies, e impedir el establecimiento de especies no deseables, como son las especies invasoras.

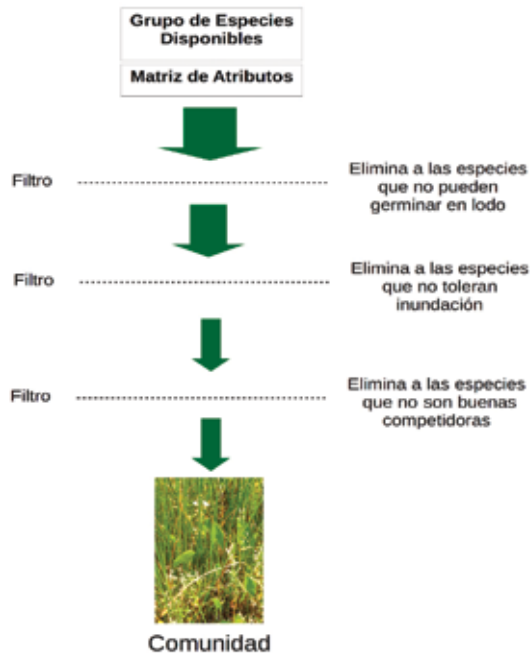


Figura 6.5. Reglas de ensamblaje sucesivas que actúan como filtros determinan las especies que forman una comunidad (modificado de Keddy 1992, con permiso de John Wiley and Sons).

6.5. Redes tróficas

Las relaciones entre los individuos de diferentes especies estructuran a las comunidades de manera compleja, pues no solamente son importantes las interacciones directas, como la depredación, sino también las interacciones indirectas que se dan cuando los depredadores consumen a los herbívoros y al hacerlo alteran la dinámica de sus poblaciones, lo que a su vez afecta a las poblaciones de las plantas que consumen, pues estas sufren menos presión al haber menos herbívoros. Para considerar estos efectos es útil estudiar las redes tróficas, que son las relaciones entre individuos de diversas especies que tienen como consecuencia la transferencia de nutrientes y energía.

En una comunidad se establecen relaciones complejas entre los productores primarios (plantas, en la mayoría de los casos), los consumidores primarios (los herbívoros), los consumidores secundarios (carnívoros) y otros organismos que adquieren sus nutrientes de otras maneras, como los descomponedores. Cuando se compara un gran número de redes tróficas se pueden resumir los patrones que aparecen; Lawton y Warren (1988) resumen diez patrones básicos:

1. Muchas redes tróficas tienen una relación entre depredadores y presas que es constante, o incluso relaciones entre productores, consumidores intermedios y depredadores que son también constantes. Cohen (1978) encontró que esta relación es de 4:3.
2. Las redes tróficas tienden a presentar intervalos. Esta propiedad se da cuando los depredadores comparten al menos una presa.
3. Ciclos de tres especies son poco frecuentes. Este tipo de relaciones puede ocurrir cuando hay depredación dependiente del tamaño o del estadio de desarrollo de las especies.
4. La conectividad es más o menos constante entre redes con diferentes riquezas de especies.
5. La proporción promedio de relaciones entre productores, consumidores intermedios y depredadores es relativamente constante.
6. Las cadenas alimenticias son relativamente cortas; en general, no están formadas por más de 5 o 6 especies.
7. La omnivoría es relativamente poco frecuente en algunos sistemas. La omnivoría es más frecuente en redes ricas en insectos, parasitoides o descomponedores.
8. Las redes en ambientes variables parecen estar menos conectadas que aquellas en ambientes más constantes.
9. Las redes no parecen estar muy compartimentalizadas o subdivididas. Las excepciones ocurren cuando las redes describen comunidades que cruzan bordes discretos, pero aun en estos casos las subredes se encuentran bien interconectadas.
10. Las cadenas alimenticias en sistemas bidimensionales, como un pastizal, son más cortas que las redes en hábitats tridimensionales, como son los lagos, el océano o bosques con una estructura del dosel bien definida.

Los estudios experimentales sobre la teoría de redes tróficas, en particular sobre la dinámica de las especies que las forman y la dinámica poblacional de las mismas, se han llevado a cabo sobre todo en sistemas simples que contienen especies con tiempos generacionales cortos. Estudios en sistemas sencillos han mostrado que cuando la productividad primaria se ve reducida, se reduce también el número de especies que coexisten, el número de relaciones tróficas y la extensión de las cadenas. De la misma manera, se ha encontrado que la dinámica de los sistemas se vuelve más inestable y los fenómenos de extinción más comunes cuando la disponibilidad de nutrientes se incrementa. De lo

anterior se puede proponer una relación hipotética entre la productividad del sistema y la estabilidad o persistencia de las cadenas tróficas. Cuando hay baja productividad la longitud de las cadenas tróficas está determinada principalmente por la eficiencia energética. Niveles mayores de productividad hacen que sea posible tener cadenas más largas, pero decrece la probabilidad de que estas cadenas sean estables.

Las redes tróficas se alteran como consecuencia de las actividades humanas en los ecosistemas, y en muchas ocasiones las alteraciones no se hacen con la intención de modificar la red trófica; en otras es posible intentar modificarlas como una estrategia de manejo, a la cual se le conoce como biomanipulación. El principio detrás de la biomanipulación es que al modificar la intensidad de una interacción en la red –por ejemplo, al aumentar la depredación que sufre un grupo de organismos– se van a dar modificaciones a lo largo de la red, a lo que se le ha llamado efecto cascada. Los efectos de este tipo pueden partir desde el extremo de los depredadores, en cuyo caso se les conoce como control de arriba hacia abajo (*top down control*) pero en principio también se podría partir del extremo de los productores, en cuyo caso el efecto se daría en sentido inverso.

La biomanipulación se ha utilizado para el control de lagos eutróficos; es decir, lagos en donde la concentración de nutrimentos es alta, generalmente como consecuencia de actividades humanas. Cuando un lago sufre el proceso de eutroficación, se dan cambios radicales en la estructura de la comunidad. Las altas concentraciones de nutrientes favorecen a las algas sobre las plantas macrófitas. Este cambio a su vez favorece otros cambios en la red trófica. En los lagos, el zooplankton juega un papel determinante, pues este es el principal responsable de consumir algas. El zooplankton se alimenta por la noche y durante el día se refugia en el fondo del lago para escapar de los peces que lo consumen, debido a que estos dependen de la vista para encontrar a sus presas. Cuando las algas comienzan a dominar y las macrofitas desaparecen, el zooplankton no tiene en donde refugiarse en el fondo de lago y es consumido de manera más abundante por los peces zooplanktívoros. Al reducirse el tamaño de las poblaciones de zooplankton las algas se vuelven aun más abundantes. Los peces piscívoros no responden tan rápidamente a los cambios en las poblaciones de los peces que consumen al zooplankton, que son sus presas, y por lo tanto las poblaciones de estos últimos se mantienen altas (Riedel-Lehrke 1997). En resumen, cuando aumentan los nutrimentos en un lago, en particular el fósforo, aumentan las poblaciones de algas, esto a su vez reduce las poblaciones de plantas macrofitas. El zooplankton, que consume a las algas se vuelve más vulnerable a los depredadores y sus poblaciones decrecen, favoreciendo aun más el crecimiento de las algas. Debido a la mayor disponibilidad del zooplankton, las poblaciones de los peces que lo consumen aumentan, pero las poblaciones de los peces piscívoros no responden con la misma velocidad. Ante este escenario, la biomanipulación (figura 6.6) busca alterar el estado de la red trófica causado por la eutroficación. La técnica más empleada es la de aumentar el tamaño de las poblaciones de los peces piscívoros, para reducir las poblaciones de los peces que consumen

zooplankton, lo que a su vez reducirá la presión sobre el zooplankton, lo que permitirá que crezcan sus poblaciones y consuman más algas. Este método se ha empleado en varios lagos, incluyendo el lago Mendota, en la ciudad de Madison, la misma ciudad en donde se encuentra el Arboretum de la Universidad de Wisconsin. En este proyecto (Lathrop *et al.*, 2002) cerca de 2.8 millones de alevines de dos especies piscívoras fueron introducidas en el lago entre 1987 y 1989. El objetivo era reducir la biomasa de los plácticos en el lago y mejorar las condiciones para la pesca deportiva. Como resultado de la introducción de los alevines ocurrieron varios cambios importantes. En primer lugar se incrementó la biomasa de los piscívoros de alrededor de 1 kg/ha a entre 4 y 6 kg/ha durante el período de monitoreo. Fue necesario establecer restricciones a la pesca deportiva porque se incrementó considerablemente durante el período de biomanipulación (lo que indica que fue necesario controlar a otro eslabón de la red trófica, los pescadores). La biomasa de los plácticos se redujo, en parte como resultado de decrementos naturales de las especies pero también por la depredación. Las poblaciones de zooplankton se incrementaron; en particular, de la especie *Daphnia pulicaria*. Cuando esta especie era más numerosa la abundancia de las algas se redujo, lo que se reflejó en una mayor transparencia del agua. Sin embargo, las concentraciones de fósforo en el lago variaron por factores ajenos a la biomanipulación, lo que indica la importancia de controlar este factor, debido a que en general la dinámica del fósforo en los lagos es muy resiliente (Carpenter *et al.*, 1992).

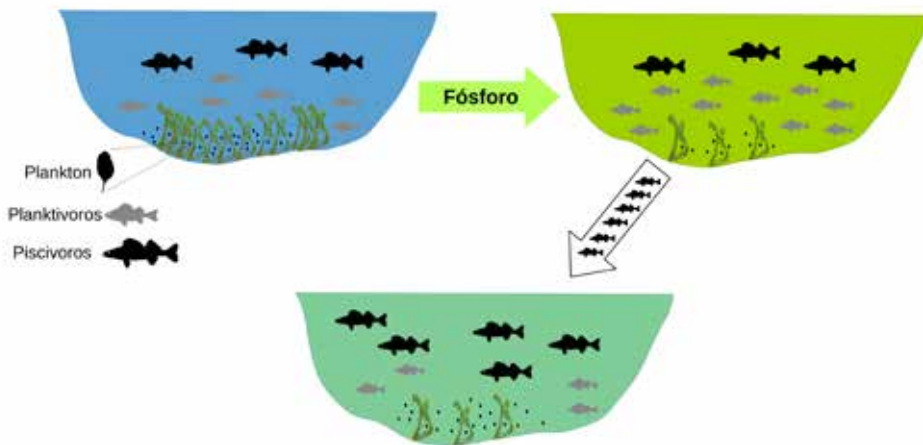


Figura 6.6. Biomanipulación de un lago que sufre el proceso de eutrofización. En el estado anterior a la eutrofización las condiciones del lago permiten que las macrófitas dominen y den refugio al plankton que consume a las algas. Cuando las concentraciones de nutrientes se incrementan, en particular las del fósforo, las poblaciones de algas se incrementan y las de las plantas macrófitas disminuyen, exponiendo al plankton a los peces que lo consumen, lo que hace que disminuyan las poblaciones de los primeros y aumenten las de los segundos. La biomanipulación, al introducir individuos de las especies piscívoras, reduce las poblaciones de plácticos, lo que permite que las poblaciones de plankton aumenten y, al consumir las algas, se reduzca su abundancia.

6.6. Dinámica de las comunidades

Tanto el ensamblaje de las comunidades como las relaciones que se reflejan en las redes tróficas nos hablan de la dinámica de las comunidades y su diversidad. En cuanto a esta última, se hallan dos grupos de ideas sobre los mecanismos que mantienen la diversidad, el primer grupo gira en torno del principio de que existen una serie de procesos que permiten que las especies coexistan en un estado de equilibrio. El segundo conjunto de ideas se basa en el principio de que existen una serie de mecanismos que impiden que las comunidades lleguen a un estado de equilibrio; como no se llega al equilibrio, se impide la exclusión de especies.

Los modelos que se basan en procesos de equilibrio consideran a la composición de la comunidad como un resultado estable de interacciones interespecíficas; es decir, como el conjunto de abundancias de las especies cuando las tasas de cambio en los tamaños poblacionales son cero, y a las que la comunidad retornará si cualquiera de las poblaciones es perturbada. Por lo tanto, se considera que las comunidades regresarán al equilibrio después de una perturbación, y la composición de la comunidad en el equilibrio corresponde a la composición que se observa en las comunidades naturales. Los procesos que explican la diversidad son aquellos que permiten la coexistencia de más especies en el equilibrio estable, similares a los que se desprenden de los modelos matemáticos para interacciones entre poblaciones. En contraste con las explicaciones basadas en el equilibrio, los mecanismos de no-equilibrio toman en cuenta, para mantener la diversidad en las comunidades, el papel de las perturbaciones u otros procesos que interfieren con la exclusión de especies que ocurren cuando las comunidades llegan al equilibrio.

La controversia sobre la importancia relativa de los procesos de equilibrio y no-equilibrio para mantener la diversidad de las comunidades encuentra su origen en la falta de certeza sobre si las comunidades naturales se encuentran cerca o lejos de un estado de equilibrio. Las evidencias con las que se cuenta para dirimir esta controversia son escasas e indirectas. Para demostrar que las poblaciones se encuentran cerca del equilibrio es necesario probar, primero, que después de una perturbación las poblaciones regresarán a una densidad similar a la que existía antes de la perturbación. De esta manera, para probar que el equilibrio existe, es necesario primero alterar la densidad de una especie y seguir el comportamiento de la misma por períodos de tiempo lo suficientemente largos; esto rara vez sucede. En general se hacen inferencias sobre el estado de equilibrio de las poblaciones siguiendo la dinámica de las poblaciones naturales a largo plazo. La apariencia constante de muchas comunidades formadas por organismos de larga vida, como los bosques o los arrecifes de coral, puede sugerir que las poblaciones que forman estas comunidades se encuentran en equilibrio, pero también puede indicar que estas poblaciones responden de manera casi imperceptible a cambios graduales en el ambiente.

Si con las poblaciones de una comunidad se forman dos grupos, uno para aquellas en situaciones en equilibrio y otro para aquellas en situaciones de no-equilibrio, se esperaría una distribución bimodal de la distribución temporal en los tamaños poblacionales. La evidencia empírica muestra que las poblaciones presentan una variación continua en la variación temporal de los tamaños poblacionales, un patrón que indica poca evidencia para grupos en equilibrio y fuera de equilibrio.

De diversos estudios se sabe que disturbios menores ocurren con frecuencia pero no tienen un efecto al nivel de la comunidad en términos de la composición. La capacidad de la comunidad a amortiguar el efecto de estos eventos de disturbio se llama resistencia. Otros eventos de disturbio más fuertes crean cambios transitorios en la abundancia de una o más especies, pero la comunidad se recupera y retorna eventualmente a la composición que presentaba antes del disturbio. Eventos de disturbio de gran intensidad pueden causar cambios permanentes en la estructura de la comunidad, que persisten hasta que una perturbación fuerte de la misma magnitud o mayor cambia de nuevo al sistema a otro estado.

6.6.1. Sucesión

La sucesión se puede definir como el fenómeno casi universal de cambio en la composición de especies que sigue a un disturbio. También se puede definir como el cambio direccional en el tiempo de la composición de especies o la estructura de una comunidad. A pesar de que la definición de la sucesión es simple, el proceso en sí es complejo. Esta complejidad es consecuencia de las escalas temporales y espaciales en las que ocurre la sucesión, a lo que debemos agregar la dificultad de estudiar los cambios de las comunidades a las escalas en las que ocurre.

La sucesión (figura 6.7) ha sido el objeto de estudio de los naturalistas y los ecólogos desde el siglo XIX. El término probablemente lo utilizó por primera vez Henry David Thoreau, en 1860. De hecho, existen estudios publicados sobre el cambio en composición de las comunidades vegetales desde 1685; sin embargo, fue el trabajo pionero de Henry Chandler Cowles el que inició el estudio moderno de la sucesión. Cowles fue un geólogo que se interesó por la botánica y estudio la sucesión vegetal en dunas en las orillas del lago Michigan; inicialmente, desde una perspectiva geológica. Cuantificando las variaciones en la vegetación desde la orilla del lago hacia tierra adentro, Cowles encontró que las dunas se hacen más viejas y, a la vez, que variaba la composición de las especies vegetales presentes siguiendo patrones más o menos bien definidos. Este método que usó Cowles, al comparar comunidades de edades diferentes y conocidas de diversos lugares, es el más común para estudiar la sucesión. El método se conoce como sustitución del tiempo por espacio o cronosecuencias, y permite hacer inferencias sobre los cambios sucesionales. Este método presenta la ventaja de que se pueden estudiar fenómenos sucesionales sin tener que hacer observaciones en un sólo sitio, lo cual puede tomar muchos años. Sin embargo, es importante reconocer que las diferencias se pueden deber, al menos en parte, a diferencias físicas entre los sitios y no solo a la edad de los mismos.

Las publicaciones de Cowles, entre 1898 y 1911, hacían énfasis en la naturaleza dinámica de la vegetación. Esto atrajo a otros estudiosos de la naturaleza que hasta ese entonces consideraban que la botánica era la descripción de comunidades más o menos estables. Clements, quien propuso el modelo “organísmico” de la sucesión, la consideraba como un proceso predecible, a pesar de que Cowles, basado en su visión sobre la dinámica de la vegetación, describió a la sucesión como “una variable que se aproxima a una variable, en lugar de una constante”.

Un concepto que es particularmente importante en la definición de sucesión es que es direccional. Esto se refiere al cambio progresivo en las especies que dominan la comunidad vegetal, de tal forma que una especie que solía ser dominante no volverá a serlo a menos que algún tipo de disturbio “regrese” el sistema y se reinicie la sucesión. De la misma manera, la definición de sucesión implica una escala de tiempo particular. Excluye cambios estacionales y transitorios en las comunidades, independientemente de qué tan espectaculares puedan ser; de la misma manera excluye cambios que se dan a escalas de tiempo mayores, como pueden ser el origen de nuevas especies o cambios geológicos.

Es importante reconocer que existen varios términos que son importantes cuando se estudian los procesos sucesionales. La sucesión en su conjunto, que se da del inicio de una secuencia temporal a un estado de cambio mínimo en la composición de las especies es llamada un sere, y cada grupo de especies que podamos distinguir a lo largo del sere se conoce como una etapa seral. La etapa seral inicial es conocida como comunidad pionera, y la comunidad más estable (o final, en el sentido de Clements) se conoce como comunidad clímax.

Nuevos sustratos en los que nunca se ha desarrollado una comunidad vegetal quedan expuestos a la colonización por plantas. Esto ocurre cuando hay erupciones volcánicas, con el deshielo de glaciares, cuando una deslave cubre una comunidad existente o cuando las dunas de arena se desplazan. El establecimiento de vegetación en sitios en los que nunca se ha establecido ninguna planta se conoce como sucesión primaria. La sucesión secundaria es la invasión de suelo que solía tener una cubierta vegetal y se da cuando la vegetación original ha sido destruida por una perturbación, como puede ser un huracán, un incendio, o aquellas causadas por el ser humano como la tala o desmonte para actividades agrícolas. Sin embargo, en este caso la superficie a colonizar no se encuentra en el mismo estado que aquella en la que se da la sucesión primaria, porque el suelo conserva al menos parcialmente la fertilidad y contiene semillas, rizomas y otras estructuras que permiten la regeneración de la vegetación.

Frank Egler (1954) propuso una hipótesis central para el estudio de la sucesión, que es conocida como la hipótesis de la composición florística inicial. Esta hipótesis se refiere específicamente a patrones de sucesión secundaria y establece que la sucesión en un sitio en particular es determinada principalmente por la composición de especies de los propágulos de las plantas que ya se encontraban en el sitio cuando ocurrió la perturbación.

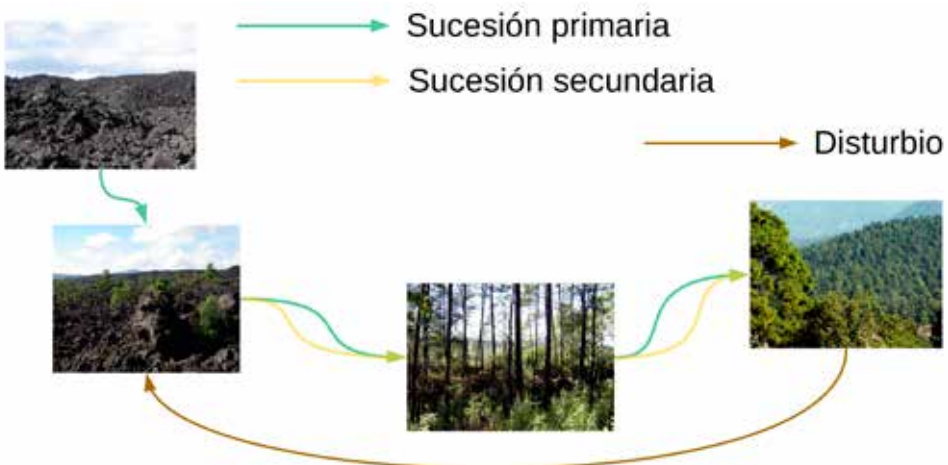


Figura 6.7. Diagrama de las diferentes rutas de la sucesión primaria y secundaria.

Eugene Odum (1969) consideró que la sucesión es un proceso ordenado (es decir, predecible) del desarrollo de la comunidad que produce una serie de cambios significativos en diversos atributos del ecosistema (tabla 6.1). De acuerdo a Odum, la sucesión culminaba en un ecosistema estable en el cual la biomasa y los niveles de simbiosis se maximizaban por unidad energética que fluye en el sistema. Odum reconoce una serie de propiedades del ecosistema que pueden cambiar durante la sucesión.

Tabla 6.1. Cambios en diversos atributos del ecosistema como consecuencia de la sucesión, de acuerdo con Odum (1969).

Variable	Sucesión temprana	Sucesión tardía
Producción primaria/Respiración	$> 0 < 1$	~ 1
Producción primaria/Biomasa	Alta	Baja
Biomasa/Energía	Baja	Alta
Rendimiento (Producción primaria neta)	Alta	Baja
Redes tróficas	Lineales	Redes
Materia orgánica total	Pequeña	Grande
Nutrientes	Abiótico	Biótico
Riqueza de especies	Baja	Alta
Diversidad Bioquímica	Baja	Alta
Estratificación	Poco organizada	Bien organizada
Especialización de nichos	Amplio	Bien definidos
Tamaño	Pequeño	Grande
Ciclos de vida	Cortos	Cerrados
Intercambio de nutrientes	Rápido	Lento
Papel de los detritos	Poco importante	Importante
Selección sobre las formas de vida	Selección r	Selección K
Selección en la producción	Cantidad	Calidad
Simbiosis	No desarrollada	Desarrollada
Conservación de nutrientes	Pobre	Buena
Estabilidad	Baja	Alta
Entropía	Alta	Baja
Contenido de información	Bajo	Alto

Los cambios que se dan a lo largo de la sucesión, en cuanto a la composición de especies, responden a dos tipos fundamentales de cambios ambientales: aquellos causados por los organismos –conocidos como factores autogénicos, que dan origen a la sucesión autogénica– y aquellos causados por factores externos ajenos a los organismos –que son conocidos como factores alógenos– y que dan origen a la sucesión alogénica. Los factores ambientales causados por los organismos que intervienen en la sucesión autogénica incluyen la captura de luz por el dosel de la vegetación, la producción de detritos, la absorción de agua y nutrientes por las raíces, y la adición de nitrógeno al suelo por medio de relaciones simbióticas con microorganismos fijadores de nitrógeno. Algunos de estos, como la captura de luz y la absorción de agua y nutrimentos por las raíces, pueden tener efectos inhibitorios para el establecimiento de nuevas plantas. En contraste, el cambio en el clima regional puede afectar la composición de las comunidades pero es alogénico, porque los organismos no pueden influir de manera significativa en él. Es importante recordar que los factores autogénicos y alogénicos interactúan a lo largo de las secuencias sucesionales.

La sucesión se puede estudiar por medio de cronosecuencias, como lo hizo Cowles, u observando directamente los cambios en las comunidades a lo largo del tiempo. Mark Roberts y varios colaboradores a través de varios años (Roberts y Richardson, 1985; Roberts y Christensen, 1988; Roberts and Gilliam, 1995) llevaron a cabo un estudio clásico de largo plazo que es descrito con detalle por Barbour *et al.*, en 1998. Para esta serie de estudios Roberts utilizó un grupo de parcelas permanentes establecidas en 1938 por F. Gates y W. F. Ramsdell en la Estación de Biología de la Universidad de Michigan. Cada parcela era de 0.04 ha y había una en cada uno de 7 tipos diferentes de suelo. Cuando se llevó a cabo el trabajo de Roberts y sus colaboradores, la vegetación estaba dominada por álamos, que tenían de alrededor de 60 años de edad, que es cercano al máximo de supervivencia para esta especie intolerante a la sombra. Eligieron cuatro parcelas que representaban a los sitios forestales de la región bajo diferentes condiciones de humedad del suelo. Además, se contaba con información colectada en esos mismos sitios en 6 fechas anteriores al inicio del estudio (1938, 1945, 1951, 1955, 1968 y 1973). De esta manera, el estudio consistió en el análisis de datos de un período de 40 años en cuatro condiciones diferentes.

Esta base de datos permitió a Roberts distinguir cinco patrones en los procesos de cambio sucesionales: 1) dominancia temprana, 2) dominancia tardía, 3) persistencia, 4) reclutamiento progresivo y 5) reclutamiento tardío. También llegó a la conclusión de que la importancia relativa de cada uno de estos factores varía con el tipo de suelo. Por ejemplo, en los sitios más secos dominaban los factores 1, 3, y 4, mientras que en los lugares más húmedos eran importantes los cinco factores.

Una de las formas de simular los cambios sucesionales es por medio de modelos matriciales. Este tipo de modelos involucran álgebra matricial y consisten en modelar los cambios en especies que se dan como parte de la sucesión como transiciones de una especie a otra en un espacio que, para facilitar el análisis, se considera como un tablero en donde cada celda puede estar ocupada por un individuo de una especie en particular. Cada individuo puede ser reemplazado por uno de la misma especie, o un individuo de una especie diferente. Estos cambios de individuos en cada celda, o transiciones, tienen asociada una probabilidad que depende en la biología de las interacciones entre especies. La secuencia de transiciones entre especies en las celdas se conoce como una cadena de Markov, y por lo tanto este tipo de modelos se conocen como modelos de Markov. Estos modelos funcionan de la siguiente manera: la composición inicial de la comunidad está representada por un vector de abundancias, el cambio en la composición de especies después de un cierto período de tiempo se obtiene multiplicando este vector por una matriz de probabilidades de transición.

Un modelo de Markov simplificado se presenta a continuación, la comunidad está formada por 4 especies: A, B, C, y D. En el tiempo inicial la comunidad consiste en 100 individuos de la especie A, por lo tanto el vector de abundancias correspondiente es:

$$c = (100 \ 0 \ 0 \ 0)$$

La matriz de probabilidades de transición está dada por S.

		A	B	C	D	A	0.05	0.36	0.50	0.09
S =	B	0.01	0.57	0.25	0.17					
	C	0.00	0.14	0.55	0.31					
	D	0.00	0.01	0.03	0.96					

El vector de abundancia después de la primera transición es:

$$C \times S = (5 \ 36 \ 50 \ 9)$$

Después de dos transiciones la composición es:

$$C \times S \times S = (0.61 \ 29.41 \ 39.27 \ 30.71)$$

Al representar el cambio de especies con respecto al tiempo se obtiene una gráfica que ilustra los cambios en la composición de la comunidad que se esperan como resultado de un proceso sucesional (figura 6.8):

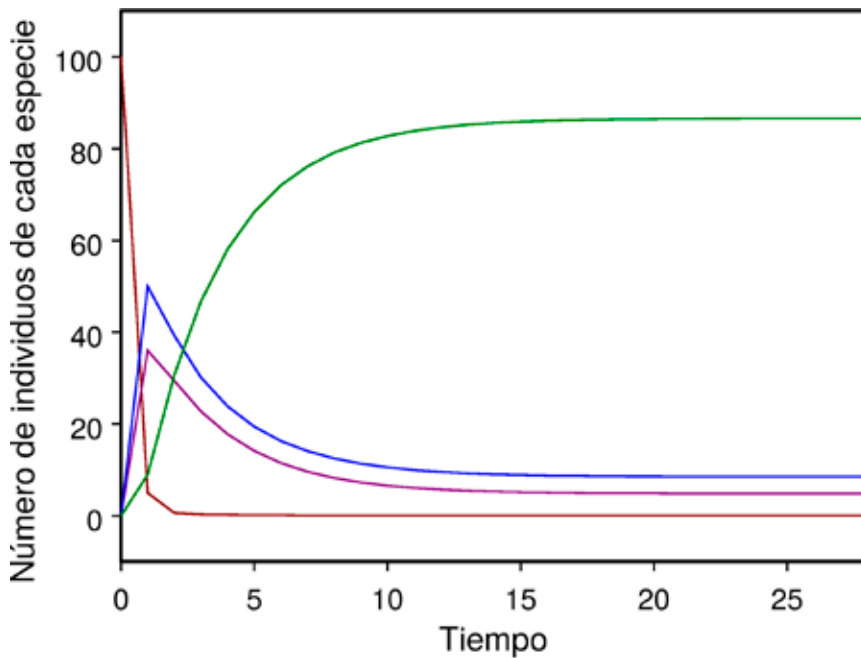


Figura 6.8. Modelo de los cambios en la abundancia de especies como resultado de un proceso sucesional de acuerdo a cadenas de Markov.

6.6.2. Modelos de Estados y Transiciones

Algunas comunidades ecológicas siguen procesos de cambio que no se ajustan a lo que establecen los modelos sucesionales, porque los cambios en la composición de la comunidad no ocurren de forma gradual y se pueden distinguir diversas agrupaciones de especies que son estables por largos períodos de tiempo y que cambian rápidamente, en términos del tiempo ecológico, a agrupaciones con una composición distinta. Esto ha llevado a la búsqueda de modelos alternativos de la dinámica natural de las comunidades ecológicas. Entre estos modelos alternativos destacan los modelos de Estados y Transiciones. Estos modelos fueron propuestos originalmente para el manejo de zonas de pastoreo en el suroeste de los Estados Unidos de América (Westoby *et al.*, 1989), debido a que se estaba dando cada vez con más frecuencia el problema de que la vegetación era alterada a comunidades dominadas por arbustos y no apropiadas para el pastoreo. En su propuesta original, Westoby y sus colaboradores contrastaron los modelos basados en la teoría sucesional de Clements, que era la base conceptual utilizada hasta ese entonces para el manejo, con un modelo alternativo que consideraba diferentes estados que podían cambiar según se dieran ciertas condiciones de disturbio.

El modelo sucesional que explica la dinámica de este tipo de comunidades bajo pastoreo establece que la tendencia natural es hacia la sustitución de los pastos por especies leñosas, y que la presión de pastoreo por el ganado sobre la vegetación es en sentido inverso. En este modelo hay un balance entre ambas tendencias y por lo tanto predice que se puede lograr un nivel de pastoreo óptimo que depende de la intensidad de la lluvia. Sin embargo, la experiencia acumulada de muchos años indicaba que las predicciones del modelo sucesional en muchas ocasiones no se cumplían, principalmente porque ante cambios en la intensidad del pastoreo (incluso si se le elimina completamente), la comunidad vegetal en muchas ocasiones no sufría los cambios graduales y direccionales esperados. De hecho, en abundantes oportunidades la comunidad no cambiaba de manera perceptible. Westoby y sus colaboradores mencionan cinco mecanismos posibles para explicar el comportamiento complejo alejado de las predicciones del modelo sucesional:

- 1. Inercia demográfica.** Que se refiere al hecho de que algunas especies de plantas requieren de eventos poco frecuentes para poder establecerse, pero que una vez que se establece la población, esta puede persistir por largos períodos de tiempo.
- 2. Catástrofe del pastoreo.** Debido a que el consumo del ganado y el crecimiento neto de las plantas responden a la abundancia de estas últimas de forma no-lineal, la abundancia de las plantas puede variar de forma discontinua e irreversible ante cambios en la densidad del ganado, lo que implica que estados alternativos, y persistentes, son posibles.

- 3. Prioridad en la competencia.** Cuando el resultado de la competencia depende de la abundancia inicial de las especies que interactúan, es posible que como resultado se obtengan estados alternativos.
- 4. Procesos de retroalimentación positiva por el fuego.** Algunas de las especies que forman la vegetación pueden facilitar la ocurrencia de incendios, como es el caso de muchos pastos. Mientras que las plantas leñosas pueden ser competitivamente superiores a los pastos, la recurrencia de incendios limita severamente su establecimiento. De tal forma que en un sistema dominado por pastos el fuego va a mantener un estado estable, y si se logra establecer la vegetación leñosa, debido a que sufre incendios de manera muy esporádica, también creará un estado estable.
- 5. Cambios en la vegetación** que generan cambios persistentes en el suelo. En algunos casos, cambios en la vegetación generan cambios en el suelo, como una mayor erosión, que no son reversibles en los períodos de tiempo relevantes para el manejo.

Estos mecanismos, por sí mismos o en combinación, pueden generar nuevos estados de la vegetación que son persistentes e incompatibles con un modelo sucesional, lo que llevó a proponer un modelo alternativo basado en estados estables y transiciones entre ellos.

Los modelos de estados y transiciones explican los cambios en la composición de las comunidades en función de variables abióticas y bióticas que determinan que se presenten estados alternos formando un mosaico en el paisaje y que se transite entre estados de manera más o menos abrupta cuando cambian las condiciones que determinan cada estado. De esta manera, en la propuesta original de Westoby *et al.* (1989), las transiciones entre estados son iniciadas por eventos naturales y sus interacciones, como cambios en el clima o el fuego, o por acciones de manejo, como cambios en el número de cabezas de ganado por unidad de área, la destrucción o introducción de poblaciones de plantas, incendios controlados o la fertilización. Para ellos, un estado es definido por un conjunto de condiciones de la vegetación que incluyen una cierta variación en el tiempo y el espacio pero que se puede distinguir claramente de otros estados. La idea de que los ecosistemas pueden mostrar múltiples estados estables precede al trabajo de Westoby y sus colaboradores por varios años. Robert May (1977) exploró esta posibilidad a través de modelos matemáticos, pero no ha sido sino hasta muchos años después que la evidencia empírica sobre este fenómeno se acumuló.

Muchas de las condiciones ambientales que tienen un efecto sobre los ecosistemas, algunas de las cuales consideraron Westoby *et al.* (1989), varían de manera gradual a lo largo del tiempo. Por ejemplo el clima, la llegada de nutrientes al ecosistema, o cambios en la disponibilidad de agua lo hacen de esta manera; e incluso, en algunos casos, de manera muy gradual (o lineal, en términos matemáticos). La respuesta del ecosistema, o el estado del ecosistema puede responder de diferentes maneras a estos cambios;

puede ser una respuesta continua y suave, o puede no haber una respuesta aparente en ciertos rangos de intensidad de la condición ambiental, seguido de cambios más o menos abruptos una vez que se alcanza una cierta magnitud de la condición. May (1977) desarrolló modelos matemáticos de la interacción entre una planta y un herbívoro para explorar la dinámica de cambio en las comunidades. En estos modelos la densidad del herbívoro es constante (H) y se mantiene por la biomasa de la planta (V). El cambio en la tasa de crecimiento de la planta $G(V)$ depende de su densidad V . Si los consumidores consumen a la vegetación a una tasa constante $C(V)$ (que se puede expresar como $Hc(V)$, si c es la tasa de consumo per cápita) entonces la ecuación que establece el cambio de V en función del tiempo es:

$$\frac{dV}{dt} = G(V) - C(V) = G(V) - Hc(V)$$

Esta ecuación básica establece un comportamiento que de manera gráfica corresponde a una curva que aumenta hasta llegar a un máximo y a partir de este desciende hasta llegar a cero para la densidad (o biomasa) de la planta. $G(V)$ puede ser la curva logística de crecimiento de una población y $C(V)$ puede tomar varias formas dependiendo del tipo de consumidor (para ver el desarrollo con detalle se recomienda consultar el artículo original de May, 1977). Si sobreponemos curvas para las tasas de pérdida debidas al consumo del herbívoro, los puntos en donde se intersectan la curva de la planta y las tres posibles curvas para el herbívoro (de consumo bajo, medio y alto), representan los puntos de equilibrio (figura 6.9).

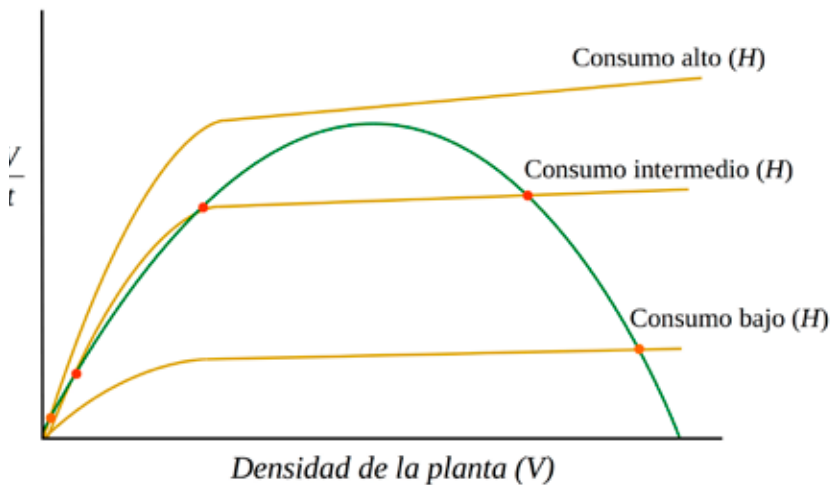


Figura 6.9. Relación entre la densidad de la población de plantas y el cambio con respecto al tiempo de esa densidad en el Modelo de May (1977). Dependiendo de la densidad de los consumidores (H) hay tres posibles interacciones que se definen por lo puntos en donde se intersectan las líneas y son puntos de equilibrio (en rojo), para intensidades de consumo intermedio se predicen dos estados estables (adaptado con permiso de Macmillan Publishers Ltd. [Nature], derechos reservados, 1977).

Si consideramos la relación entre V y H, o generalizando, entre el estado del ecosistema y una condición que determina a ese estado, encontramos tres posibles formas de la relación (Scheffer *et al.*, 2001). En la primera, hay un solo estado de equilibrio, y el estado del ecosistema varía en función de la condición de manera continua y suave. En la segunda, hay un cambio abrupto en el estado a partir de un valor de la condición. En la tercera, hay dos condiciones de equilibrio posible y el estado del ecosistema va a transitar hacia alguno de ellos dependiendo de dónde se encuentre (figura 6.10).

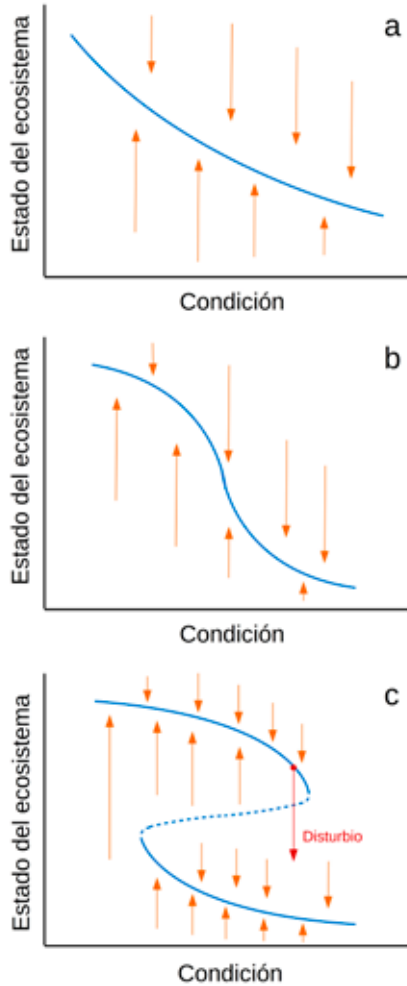


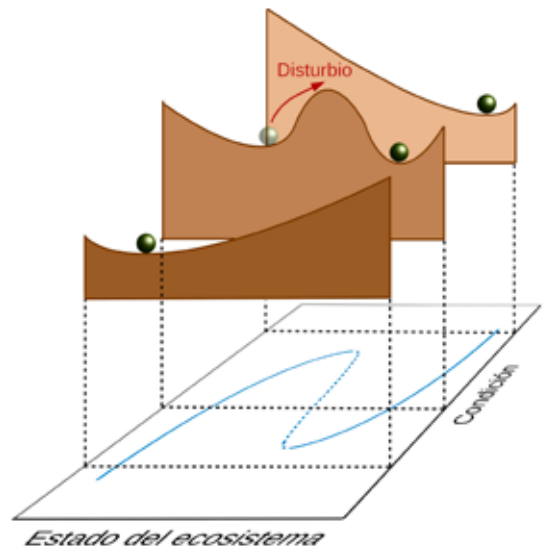
Figura 6.10. Relación entre una condición ambiental y el estado de ecosistema (Scheffer *et al.*, 2001). En **a**, la variación es continua y suave; en **b**, hay un punto en donde el estado cambió de manera abrupta con cambios pequeños en el valor de la condición; y en **c**, hay dos estados de equilibrio posible para un rango de valores de la condición; este último caso es el que corresponde a una situación de dinámica de estados y transiciones (adaptado con permiso de Macmillan Publishers Ltd. [Nature], derechos reservados, 2001).

La existencia de estados alternativos en algunos ecosistemas obliga a considerar los procesos que impiden, o permiten, que se transite entre ellos. En muchos casos, en los ecosistemas se van a dar procesos que impiden el tránsito entre estados, y a estos procesos se les conoce como resiliencia. C. S. Holling, en 1973, al discutir el comportamiento complejo de ecosistemas en términos de la dinámica poblacional definió dos términos de gran importancia, la estabilidad y la resiliencia; Holling escribió:

Es útil distinguir entre dos tipos de comportamiento. Uno puede ser llamado estabilidad, que representa la capacidad de un sistema de regresar a un estado de equilibrio después de un disturbio temporal; mientras más rápido retorna y menos fluctúa, es más estable. Pero hay otra propiedad, llamada resiliencia, que es la medida de la persistencia de un sistema y de su capacidad de absorber el cambio y el disturbio y aun así mantener las mismas relaciones entre poblaciones o variables de estado.¹⁰

De tal forma que un ecosistema que sufra cambios considerables como respuesta al disturbio pero que regrese a un estado similar al que tenía antes será un sistema con poca estabilidad pero mucha resiliencia (figura 6.11). Cuando consideramos los modelos de estados y transiciones se puede ilustrar la resiliencia en términos de paisajes de estabilidad, en los que se representa el estado de un ecosistema en términos de valles y crestas. Los valles representan los estados de equilibrio, o estados estables, y las crestas representan los límites de las cuencas de atracción. Si el tamaño de la cuenca de atracción es pequeña, la resiliencia es pequeña.

Figura 6.11. Paisajes de estabilidad y su relación con la curva de estado contra condición que establece la existencia de múltiples estados estables. Los valles representan los estados de equilibrio, o estados estables, y las crestas representan los límites de las cuencas de atracción. En esta representación el disturbio es una fuerza que aleja al ecosistema del equilibrio y que lo arroja por la pendiente, la resiliencia es la capacidad de regresar a la parte baja, si el disturbio es de intensidad suficiente se va a superar la cresta y el ecosistema se dirigirá a otra cuenca de atracción (de Scheffer *et al.*, 2001; adaptado con permiso de Macmillan Publishers Ltd. [Nature], derechos reservados, 2001).



¹⁰ Traducción del autor. La cita original en inglés dice: "It is useful to distinguish two kinds of behavior. One can be termed stability, which represents the ability of a system to return to an equilibrium state after a temporary disturbance; the more rapidly it returns and the less it fluctuates, the more stable it would be. But there is another property, termed resilience, that is a measure of the persistence of systems and of their ability to absorb change and disturbance and still maintain the same relationships between populations or state variables" (Holling, 1973).

Es interesante considerar que hasta cierto punto se dio un desarrollo paralelo en cuanto a los modelos de estados y transiciones. Una de las líneas de desarrollo fue derivada de la elaboración de modelos matemáticos de interacciones entre especies que se generalizó al estado de ecosistemas completos, y la otra línea de desarrollo fue derivada de la experiencia de manejo de pastizales en zonas semiáridas para el pastoreo.

La primera línea que es consecuencia de la investigación en ecología básica, ha establecido la necesidad de demostrar que la dinámica no lineal que da origen a la existencia de estados y transiciones en algunos ecosistemas realmente existe. Para esto, se requiere en primer lugar establecer que existen diferentes comunidades (estados) en el ecosistema que se pueden distinguir claramente, para lo que se pueden utilizar criterios estadísticos. En segundo lugar, que se den transiciones entre comunidades (estados) como respuesta al disturbio. Esto último a su vez implica que deben darse fenómenos como el de la histéresis (figura 6.12), que es el fenómeno mediante el cual se transita de y hacia un estado cuando se alcanzan valores críticos diferentes para una condición.

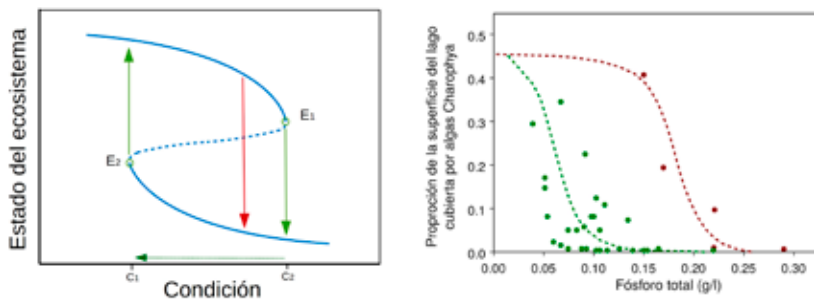


Figura 6.12. Histéresis, el proceso que ocurre cuando una vez alcanzada una condición (C2) el ecosistema transita a un nuevo estado (cambio desde el punto E1), pero para regresar es necesario regresar más allá del valor de la condición que generó el cambio (es decir, hasta C1) para permitirlo (desde el punto E2). Este tipo de comportamiento ocurre en sistemas naturales como lagos (de Scheffer *et al.*, 2001; adaptado con permiso de Macmillan Publishers Ltd. [Nature], derechos reservados, 2001).

Por lo tanto, en ecología se buscan pruebas muy rigurosas para demostrar que un ecosistema sigue la dinámica no lineal establecida por los modelos de estados y transiciones y no la dinámica más frecuente de cambios lineales establecida por los modelos sucesionales. Pero en la otra línea en la que se ha desarrollado este tipo de modelos, la del manejo, la perspectiva es diferente y así lo expresaron, claramente, Westoby *et al.* en su publicación de 1973:

Pero incluso cuando los estados están demarcados entre sí de forma menos clara o los cambios son más progresivos, los estados y transiciones aún proveen una manera práctica de hacer abstracciones y resumir el conocimiento sobre la diná-

mica de los pastizales sin distorsionarlo. La cantidad de los detalles que se pierdan dependerá del número de estados y transiciones que se reconozcan.

Nosotros proponemos el esquema de estados y transiciones porque es una manera práctica de organizar la información para el manejo, no porque se desprenda de modelos teóricos sobre la dinámica. Como consecuencia, consideramos que se deben usar criterios de manejo preferentemente sobre los teóricos para decidir qué estados se deben reconocer en una situación dada. Como regla general, uno debe distinguir dos estados solamente si la diferencia entre ambos representa un cambio importante en el paisaje desde el punto de vista del manejo.¹¹

La restauración ecológica se encuentra de algún modo entre estos dos extremos, pues se basa en la teoría ecológica para establecer las medidas que se deben tomar para recuperar un ecosistema, pero al ser una actividad de manejo, debe utilizar modelos que sean claros y útiles para todos aquellos involucrados en el proceso. En términos generales es deseable utilizar una representación que refleje la dinámica natural del sistema y por lo tanto los modelos teóricos que la explican.

Preguntas de Repaso

1. ¿Qué son los grupos funcionales y cuál es la importancia de este concepto para la restauración ecológica?
2. ¿En qué forma relacionarías los procesos sucesionales con el proceso de la restauración ecológica?
3. ¿Cuál puede ser el papel de la biomanipulación en la restauración ecológica?
4. ¿Por qué los modelos de estados y transiciones son una alternativa a los modelos sucesionales en el contexto de la restauración ecológica?

Lecturas recomendadas

Funk, J.L., E.E. Cleland, K.N. Suding y E.S. Zavaleta, 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 695-703.

Morin, P.J. 2011. *Community Ecology*. Wiley-Blackwell. UK.

¹¹ Traducción del autor.



Capítulo 7

Ecosistemas

Levin (1992) escribió: “Para poder pasar de la hoja al ecosistema, del ecosistema al paisaje y más allá, es necesario que entendamos en qué manera la información se transfiere de escalas finas a escalas mayores y viceversa. Debemos aprender a juntar y simplificar, manteniendo la información esencial sin abrumarnos con detalle innecesario”.¹²

Los ecólogos estudian sistemas complejos que históricamente se han agrupado en cinco niveles de organización: organismos, poblaciones, comunidades, ecosistemas y el paisaje. Algunos autores incluyen un nivel por debajo del de poblaciones, el de los genes. Como consecuencia, para entender los sistemas naturales nos enfrentamos con el problema de enlazar estos diferentes niveles de organización de tal forma que sean claros los procesos que ocurren dentro de cada nivel y los que ocurren entre niveles. Esto represen-

¹² Traducción del autor.

ta un reto porque para detectar los fenómenos que ocurren en cada nivel de organización se requiere seguir la metodología adecuada para las escalas espaciales y temporales propias de ese nivel, además de interpretar los resultados con las herramientas y criterios correctos que en muchas ocasiones son inadecuados para otras escalas.

Por ejemplo, observaciones hechas con baja resolución, a escalas grandes o a intervalos grandes de tiempo, necesariamente detectarán niveles altos de organización, y observaciones hechas con alta resolución, a escalas pequeñas de espacio y tiempo, detectarán fenómenos a niveles bajos de organización. En el primer caso detectaríamos lo que ocurre a nivel de los ecosistemas y el paisaje, en el segundo caso lo que ocurre al nivel de los individuos o incluso de su fisiología y bioquímica. Por lo tanto, la resolución y la escala son cruciales para organizar los diferentes niveles de percepción de la naturaleza.

Es frecuente que se tenga que abordar el problema de relacionar el nivel de organización en el cual se encuentran los objetos que se perciben con facilidad, como los árboles del bosque, con otros niveles en los que hay entidades válidas pero menos tangibles, como sería el bosque en su conjunto. Moverse hacia niveles inferiores en ocasiones requiere la observación de entidades (microorganismos) y procesos (como la apertura de estomas) que se encuentran fuera del rango de percepción normal de los humanos. Cuando se dirige la atención hacia niveles superiores de organización, las entidades son también difíciles de percibir y es necesario ligar diferentes conceptos antes de que la estructura sea evidente. Los sistemas superiores de organización son particularmente difíciles de abordar porque existen propiedades que son consecuencia de las jerarquías que existen en los sistemas complejos.

Para entender un sistema jerárquico se requiere distinguir entre los entes estructurales a cada nivel de organización (por ejemplo, la diferencia entre dos árboles) así como las diferencias entre niveles sucesivos (por ejemplo, entre los árboles y el bosque) y que ambas distinciones estén relacionadas. Al nivel de los árboles se distinguen los patrones que incluyen, por ejemplo, cuando interactúan entre sí. Al nivel del bosque, las diferencias entre los árboles se pierden pero se pueden reconocer fronteras tales como los bordes del bosque.

La vegetación y su correlación con el medio ambiente han sido estudiadas generalmente a una sola escala de observación y por lo tanto, si los procesos son específicos a una cierta escala espacial y temporal, los resultados obtenidos serán específicos a esa escala. El trabajo pionero de P. Greig-Smith y varios de sus colaboradores, entre 1952 y 1979, sugirió que las interacciones planta-planta son más importantes a escalas pequeñas, pero que el ambiente físico domina a escalas mayores. Ellos propusieron que para poblaciones de herbáceas los factores morfológicos son responsables de la composición de especies a escalas pequeñas (5-20 cm), las interacciones planta-planta dominan a escalas medias (0.25-1.5m) y los factores ambientales son más importantes a escalas mayores (>1.5m).

7.1. Historia del concepto de ecosistema

El concepto de ecosistema tiene una fecha de nacimiento precisa, que ocurrió cuando el ecólogo inglés Arthur Tansley, quien trabajaba ecología de plantas, creó el término y lo utilizó en una publicación del año de 1935 titulada *El uso y abuso de términos y conceptos de la vegetación* (*The use and abuse of vegetational concepts and terms*). En este artículo, Tansley escribió lo siguiente:

Pero el concepto fundamental es, desde mi punto de vista, el sistema completo (en el sentido de la física), incluyendo no solamente el complejo de organismos, sino también al complejo de factores físicos que forman lo que llamamos el ambiente del bioma, los factores del hábitat en el sentido más amplio.

Son los sistemas así formados los que, desde el punto de vista del ecólogo, son las unidades básicas de la naturaleza en la superficie de la tierra. Estos ecosistemas, como los llamamos, son muy variados en tipo y tamaño. Forman una categoría del sistema multitudinario del universo, que va desde el universo como un todo hasta los átomos.¹³

Siete años después, el término de ecosistema fue utilizado en uno de los estudios más influyentes en ecología, el estudio de la dinámica de las redes tróficas en el Lago Cedar Bog, en Minnesota, en los Estados Unidos de América, que realizó Raymond Lindeman (1942). Este trabajo fue la inspiración para que se iniciara un período de creciente interés en los estudios ecosistémicos. Eugene P. Odum fue el primero en utilizar el concepto de ecosistema como un principio organizador, en su libro de texto *Fundamentos de Ecología*, publicado por primera vez en 1953. En este texto, Odum fue capaz de transformar una idea técnica en un concepto con un gran significado teórico y aplicado, y como consecuencia el concepto se popularizó. El libro de Odum tenía varias peculiaridades: colocó la discusión del concepto de ecosistema y de los ciclos biogeoquímicos en los primeros capítulos y los organizó de una manera fácil de comprender. Después de la publicación de libro de Odum, el concepto de ecosistema se volvió un paradigma central de la ecología e incluso llegó a ser institucionalizado cuando se fundó el Programa Biológico Internacional (International Biological Program).

La ciencia de la ecología de ecosistemas en los Estados Unidos se benefició de la guerra fría; de hecho, una de sus fuentes de financiamiento fue la Comisión de Energía

13 Traducción del autor. En el original dice: "But the more fundamental concept is, as it seems to me, the whole system (in the sense of physics), including not only the organism-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome -the habitat factors in the widest sense. It is the system so formed which, from the point of view of the ecologist, are the basic units of nature on the face of the earth. These ecosystems, as we call them, are of the most various kinds and sizes. They form one category of the multitudinous physical system of the universe, which range from the universe as a whole to the atom".

Atómica, porque se financiaban estudios relacionados con el impacto ecológico de las plantas nucleares, de los efectos de la radiación en los organismos y del movimiento de las sustancias radiactivas a través de las redes tróficas. Al final de la década de los años 50, el estudio de los ecosistemas se benefició de una nueva crisis, en este caso, la crisis ambiental. Con el libro de Raquel Carson sobre el efecto negativo de los insecticidas se popularizó la idea de la protección del medio ambiente. Conforme se requirió que los ecólogos resolvieran problemas relacionados con ecosistemas cada vez más complejos, las limitaciones del conocimiento teórico se hicieron más evidentes, y la necesidad de más recursos para investigación se tornó urgente. Durante este período la complejidad de los ecosistemas reales por los ecólogos teóricos se redujo a una serie de relaciones energéticas simples, y durante varios años los estudios sobre los ecosistemas fueron dominados por esta visión reduccionista de los procesos ecosistémicos. Sin embargo, varios ecólogos interesados en estudiar los ecosistemas retomaron una idea que se originó en Europa a principios del siglo XX, que consistía en estudiar al ecosistema como un todo, y por lo tanto se le estudiaba como un objeto en sí mismo. Para poder definir los límites de los ecosistemas Borman y Likens precisaron que los mismos estaban fijados por la cuenca hidrológica, ya que los límites de las cuencas son precisos y particularmente fáciles de establecer en terrenos montañosos.

Cuando se considera la historia del concepto de ecosistema es importante reconocer los aportes de la limnología. Aun antes de que Tansley propusiera el término, los limnólogos ya estaban cerca de formular un concepto de sistemas que fuera funcional. Una de las primeras ideas en este contexto fue la de considerar a los lagos como microcosmos. Forbes describió a los lagos como sistemas cerrados aislados de sus alrededores, en donde los flujos de materia son cerrados, y en donde la dinámica no puede ser entendida al menos que se entienda el todo.

Uno de los primeros en intentar el estudio de un lago como un sistema completo fue Chancey Juday (1871-1944), profesor de la Universidad de Wisconsin en Madison, quien estudió el lago Mendota, cuya ribera es adyacente a los terrenos de ésta. Juday decidió presentar sus resultados como un balance de energía, soportados por una base de datos impresionante, que consistía en información sobre diversas variables, tanto físicas como biológicas, medidas en el lago de manera mensual por muchos años. Lindeman, a quién ya mencionamos, realizó un estudio muy detallado y llegó a la conclusión de que los lagos son ecosistemas. Fue además el primero en implementar el concepto de Tansley, de manera explícita, por medio de un estudio cuantitativo para definir el sistema y entender su dinámica.

En la época posterior a Lindeman, los estudios de ecosistemas siguieron dos caminos diferentes, algunos investigadores trataron de seguir los pasos de Lindeman y contemplaron el sistema como un todo. Estos estudios fueron escasos, probablemente como resultado del gran esfuerzo que había que mantener por períodos largos. Los estudios de la estructura o la función de los ecosistemas fueron los más comunes; se centraron en

unos pocos atributos de sistema, como pueden ser las redes tróficas, los niveles tróficos, la productividad, el metabolismo, los flujos de energía y la sucesión. En esta línea, uno de los estudios más importantes fue el de Hubbard Brook, iniciado por Bormann y Likens, que comenzó cuando Bormann visitó las instalaciones para estudios hidrológicos del Servicio Forestal de los Estados Unidos en el Bosque Experimental Hubbard Brook, en New Hampshire, Estados Unidos. Una vez que se formalizó la colaboración entre su Universidad y el Servicio Forestal, Hubbard Brook abrió varias líneas de investigación nuevas en el estudio de los ecosistemas; en particular, el reemplazo del estudio de los ciclos de energía por el estudio de los ciclos de nutrientes, e inició el estudio de los ecosistemas en el contexto de las cuencas hidrológicas.

7.2. El enfoque ecosistémico

Un ecosistema es una comunidad biológica sumada a los factores físicos y químicos en los que se encuentra. Existen muchos ejemplos de ecosistemas: un lago, un bosque, un estuario o un matorral. Aunque los límites no se pueden definir de una manera absoluta, en muchos casos lo pueden hacer de forma intuitiva. En este sentido, definir el límite de un ecosistema acuático como la orilla del cuerpo de agua, representa una decisión que refleja un límite natural que establece una frontera entre muchos procesos. En otras ocasiones el límite del ecosistema es más difuso y se debe establecer en función del fenómeno que se quiera estudiar. En el mismo sentido, el estudio de los ecosistemas consiste principalmente en considerar ciertos procesos que relacionan los componentes bióticos del sistema con los componentes abióticos. La transformación de la energía y los ciclos biogeoquímicos son los dos procesos principales que se tratan en el campo de la ecología de ecosistemas, consideremos un ejemplo.

Durante la década de los 70, la limnología estaba dominada por la idea de que los aportes de nutrientes, particularmente el fósforo, controlaba la productividad de los lagos; ésto porque la evidencia que apoyaba la suposición era muy convincente. Sin embargo, los limnólogos se dieron cuenta de que había una gran variabilidad en los lagos que no podía ser explicada por las diferencias en las concentraciones de nutrientes; por ejemplo, en algunos casos, lagos con niveles de nutrientes muy similares presentan una variación de dos órdenes de magnitud (100 veces más) en los niveles de productividad. Para el

inicio de la década siguiente, varios limnólogos comenzaron a especular sobre la naturaleza de los factores que podrían explicar estas diferencias. Uno de ellos, Joseph Shapiro, sugirió que la herbivoría podía ser el factor determinante de la productividad de los lagos. Este punto de vista era consistente con lo que se sabía sobre la naturaleza de la dinámica de las redes tróficas. Sin embargo era difícil conciliar la teoría de la dinámica de las redes tróficas con las ideas dominantes sobre el papel determinante de los nutrientes. De hecho, para muchos ecólogos las dos opciones eran mutuamente excluyentes. Como resultado se propuso una teoría conocida como la Teoría de Cascadas Tróficas, que explica cómo los nutrientes y las redes tróficas actúan en conjunción para determinar la productividad de los lagos, teoría que fue propuesta por el ecólogo Robert Paine en 1980. Lo que propone la Teoría de las Cascadas Tróficas es que tanto los nutrientes establecen la producción potencial de los lagos como la estructura de las redes tróficas establece la variabilidad alrededor de este potencial.

El reclutamiento de peces (el número de peces que sobreviven y alcanzan una cierta categoría de tamaño) es muy variable y depende de factores que son independientes de los niveles de nutrientes. El reclutamiento variable de las diversas especies de peces y las relaciones depredador-presa entre ellas tienen como consecuencia que se estructuren comunidades dominadas por especies piscívoras grandes o especies planctívoras pequeñas o una mezcla de estos extremos. En los lagos dominados por peces planctívoros, los consumidores de zooplancton son suprimidos y la biomasa del fitoplancton es relativamente alta. En los lagos dominados por peces piscívoros, los peces planctívoros son suprimidos, el zooplancton florece, el fitoplancton es consumido en grandes cantidades y su biomasa es muy reducida; este es el principio en el que se basa la biomanipulación que revisamos en el capítulo anterior.

En la mayoría de los ecosistemas la energía entra al sistema como luz solar, y es transformada en energía química por medio de la fotosíntesis, que a su vez es transformada por la respiración y finalmente se pierde como calor disipado. Por lo tanto, sin un abastecimiento continuo de energía en forma de luz solar, la mayoría de los sistemas biológicos se colapsarían, aunque hay ecosistemas que no dependen de la luz solar. Elementos como el carbono y el nitrógeno son incorporados por los seres vivos en una variedad de maneras. Las plantas obtienen estos elementos de su medio; los animales los obtienen consumiendo otros organismos. Los materiales que absorben los organismos son transformados por medio de reacciones químicas pero, tarde o temprano, estos retornan a un estado químico inorgánico a través del proceso que se conoce como mineralización.

Mientras que el planeta tierra es un sistema abierto en lo que respecta a la energía, se puede considerar como un sistema cerrado en cuanto a los elementos químicos que forman las moléculas de la vida, y estos se reciclan de manera continua entre sus formas bióticas y abióticas.

Cuando se estudian a los ecosistemas estamos interesados en los elementos químicos que son importantes para los organismos. Una manera de visualizar los ciclos biogeoquímicos es por medio de diagramas de flujo en donde tenemos fuentes; es decir, de dónde salen los elementos y sumideros; o sea, a donde llegan los elementos. Existen otras formas de estudiar los flujos de nutrientes; por ejemplo, podemos enfocar nuestro interés en el tiempo que tardan en pasar de un estado a otro.

Como ya mencionamos, el planeta Tierra es un sistema cerrado en cuanto a los ciclos biogeoquímicos, sin embargo, todos los demás sistemas que la conforman son abiertos; es decir, que puede haber un flujo de materia a través de sus bordes. Por ejemplo, el fósforo se recicla dentro de los lagos, pero algo de fósforo entra como precipitación y puede que algo se pierda si algún río drena el lago. Una forma de definir los límites de un ecosistema es cuando la cantidad de materia que se recicla dentro de sus bordes es mayor a la que entra a través de ellos.

Existen diferentes factores responsables de los ciclos biogeoquímicos: mientras que la fotosíntesis y las redes tróficas son responsables de los flujos de energía, la captura de nutrientes por las plantas y las redes tróficas son las responsables de integrar a los organismos vivos a los ciclos biogeoquímicos.

En este sentido los estudios de Bormann y Likens en el bosque experimental Hubbard Brook aportaron información fundamental para establecer la dinámica de muchos procesos ecosistémicos. Para determinar el papel del ecosistema del bosque en los flujos de nutrientes talaron una sección de la cuenca y utilizaron herbicida para impedir que creciera de nuevo la vegetación. Los resultados que obtuvieron fueron múltiples pero destacan los siguientes:

1. En una cuenca no perturbada la lluvia promedio fue de 123 cm al año, y el flujo de los ríos de 72 cm al año. La diferencia de 51 cm se considero que era consecuencia de la evapotranspiración.
2. Después de talar el bosque, el flujo de los ríos se incrementó considerablemente, particularmente en verano, cuando el incremento fue del 400%.
3. En el bosque no perturbado menos nutrientes fueron exportados del sistema que en el talado.

El proceso por el cual las plantas capturan la energía solar en forma de energía radiante para convertirla en biomasa es conocido como productividad primaria, y recibe este nombre para indicar que representa la entrada inicial de energía en los ecosistemas. Constituye el nivel básico de las cadenas tróficas y por lo tanto representa la energía que se encuentra potencialmente disponible para los heterótrofos. Debido a que las plantas requieren de energía para satisfacer sus demandas metabólicas, se distingue entre la productividad primaria bruta (la cantidad total de energía capturada por las plantas) y la productividad primaria neta (que es la energía total capturada menos la utilizada en la respiración para satisfacer las demandas metabólicas).

Para iniciar la discusión sobre el modelo de flujo de energía consideremos primero que la energía entra al ecosistema como radiación solar que es fijada en forma de energía química por medio de la fotosíntesis, o sea la productividad primaria bruta. Como consecuencia de que una gran cantidad de energía es liberada por la respiración para proporcionar energía a las plantas para sus actividades metabólicas, estamos en general más interesados en la productividad primaria neta, que es igual a la productividad primaria bruta menos lo que consumen las plantas para mantener su metabolismo. Debido a que la energía es almacenada en forma de enlaces carbono-carbono, la productividad primaria neta se puede expresar en unidades de energía, cantidad de carbono o biomasa, pero siempre como una tasa ajustada por el área; es decir, por unidad de área y además por el tiempo. La biomasa de las plantas en general se expresa en términos de peso seco del material vegetal. La biomasa existente es una medida cruda de la productividad primaria neta porque otros factores como son la herbivoría y la descomposición pueden afectar la cantidad de biomasa vegetal y, en consecuencia, se puede subestimar el valor real de la productividad primaria neta. De hecho, parte de la productividad primaria neta es la fuente de alimento de los herbívoros y de los descomponedores, lo que no es consumido es lo que se acumula en el ecosistema y que puede ser medido.

Es útil comparar la eficiencia con la que una especie o un ecosistema transmite energía de un estado físico a otro. Los valores de eficiencia son la relación entre los valores de entrada y salida de energía a lo largo de las rutas de flujo energético dentro de una planta o un ecosistema y estos valores pueden ser calculados para cualquier transferencia de energía. Es importante tener presente que incluso la planta o ecosistema más eficiente siempre tendrá valores de eficiencia menores que 100% como consecuencia de la segunda ley de la termodinámica. Existen tres medidas de eficiencia para entender las diferencias de productividad de los ecosistemas:

1. Eficiencia de explotación: relacionada con la capacidad de las plantas para interceptar la luz. Algunas características de los ecosistemas que son importantes a este respecto son la latitud, la posición topográfica, el índice de área foliar y la orientación de las hojas.

Eficiencia de explotación = (Productividad primaria bruta / radiación solar) X 100

2. Eficiencia de asimilación: también conocida como rendimiento cuántico, que es la capacidad de las plantas de transformar la radiación absorbida en fotosíntatos. Los factores que modifican la eficiencia de asimilación son aquellos que determinan la eficiencia de la fotosíntesis, tal como la resistencia para asimilar bióxido de carbono, la disponibilidad de luz y agua, la temperatura y las tasas de evapotranspiración:

Eficiencia de asimilación = (Productividad primaria bruta / radiación absorbida) X 100

3. Eficiencia de producción neta: es la medida de la capacidad de las plantas de convertir los fotosintatos en biomasa en lugar de utilizarla en mantenimiento y respiración. La cantidad de energía utilizada en mantenimiento depende de factores como la temperatura y la cantidad de biomasa no fotosintética que debe ser mantenida:

$$\text{Eficiencia de producción neta} = \left(\frac{\text{Productividad primaria neta}}{\text{Productividad primaria bruta}} \right) \times 100$$

7.3. Métodos para medir la productividad

El método más preciso para medir la productividad primaria neta sería medir las tasas de fotosíntesis de los tejidos fotosintéticos, restarle la tasa de respiración de los tejidos no fotosintéticos y finalmente extrapolarlo a nivel del ecosistema. Este método de estimar la productividad primaria neta no es viable a gran escala porque no contamos con mediciones de fotosíntesis y respiración para todas las especies que se encuentran en un ecosistema, ni estamos preparados para predecir los rangos de variación en las respuestas fisiológicas que se dan en función a la variabilidad ambiental natural. Como consecuencia de estas limitaciones, en general utilizamos métodos que dependen de la dinámica de la biomasa.

La producción primaria neta (PPN) es calculada frecuentemente como el cambio en la biomasa en el tiempo:

$$\text{PPN} = (M_{t+1} - M_t) - D - H$$

En donde $M_{t+1} - M_t$ es la diferencia entre la biomasa presente entre dos tiempos de colecta específicos, D es la biomasa que se pierde como consecuencia de la descomposición y H es la biomasa que se pierde como consecuencia de la herbivoría.

El análisis dimensional es un método alternativo para estimar la productividad en ecosistemas dominados por especies que son muy grandes o cuyo crecimiento es demasiado lento como para permitir una colecta de biomasa eficiente, esto sucede sobre todo en ecosistemas como los bosques. Esta técnica se basa en que algunos parámetros que se pueden medir con facilidad, por ejemplo la altura de las plantas o el diámetro a la altura del pecho, se relacionan de manera directa con la cantidad de biomasa. En la práctica

algunos individuos deben ser colectados, medidos y pesados para determinar la forma de relación, pero una vez obtenida, estimar la productividad es relativamente simple. Para muchos bosques, en particular si están dominados por especies con valor comercial, existen tablas que permiten estimar la cantidad de biomasa presente como madera, conocidas como tablas dasométricas.

Cuando la herbivoría es intensa se deben hacer estudios que excluyan a los herbívoros. Estos métodos son muy eficientes para herbívoros grandes, como son los rumiantes, mientras que los insectos herbívoros presentan un reto más difícil. Los estudios de productividad también deben considerar las pérdidas de biomasa a través de la hojarasca. Para tomar en cuenta este parámetro se han diseñado una serie de trampas de hojarasca que cuantifican la cantidad de biomasa producida por arbustos y árboles que se pierde de esta manera.

La producción de biomasa en forma de raíces es en muchos casos superior a la biomasa de las partes aéreas, sin embargo existen muchas limitaciones técnicas para cuantificarla. El método más usado consiste en aislar las raíces presentes en núcleos de suelo extraídos a intervalos regulares. Existen métodos alternativos para estimar la producción de biomasa de raíces que incluyen el utilizar bolsas con suelo para medir directamente el crecimiento de las raíces dentro de ellas y utilizar microrrizotrones, que son tubos transparentes de plástico que se insertan en el suelo con una cámara de video que toma imágenes a intervalos regulares del crecimiento de las raíces.

7.4. Patrones de la productividad y la distribución de la biomasa

La productividad relativa y la biomasa de las partes aéreas y las raíces de las plantas son de gran importancia adaptativa. Por ejemplo, las plantas colonizadoras con ciclos de vida anuales, en general, presentan mayor productividad en las partes aéreas porque producir grandes cantidades de semillas representa una ventaja adaptativa. Por otro lado, una planta perenne que crece en un medio que limita su crecimiento, ya sea por escasez de agua o nutrimentos, debe tener una mayor productividad de las partes subterráneas y mayor biomasa de raíces para poder asimilar con mayor eficiencia el agua y los nutrientes. Por lo tanto, las plantas que crecen en ecosistemas áridos deben tener sistemas

radiculares extensos y activos además de tener una tasa de recambio de la biomasa de las raíces más lenta que las especies que crecen en ambientes donde el agua no es un factor tan limitante. Sin embargo esto no quiere decir que las plantas de ambientes áridos tengan mayor productividad de las partes subterráneas que las plantas de ambientes más húmedos, porque estas últimas presentan tasas de recambio del tejido de las raíces muy rápidas; esta productividad puede representar hasta un 75% de la productividad total en algunos bosques lluviosos.

La biomasa de las plantas puede sufrir varias transformaciones: puede seguir como parte de los tejidos vivos de la planta, ser consumida por los herbívoros o convertirse en detritus. Lo último es más frecuente, de hecho, más de la mitad de la productividad neta anual es depositada como hojarasca. La hojarasca es el alimento de los descomponedores y la vía principal mediante la cual los nutrientes son reintegrados al ecosistema, por esto es importante considerar las tasas de acumulación de hojarasca y de descomposición. Olson, en 1963, calculó la relación entre la acumulación y la descomposición de tejidos muertos de las plantas. Esta relación es alta para ecosistemas tropicales, reflejo de las tasas altas de producción de hojas y rápida descomposición, esta relación decrece conforme nos acercamos a los polos. La formación de hojarasca está generalmente relacionada con el índice de área foliar. Cuando comparamos bosques, la producción de hojarasca decrece conforme aumenta la altura o la latitud, sin embargo no existe una relación similar que se pueda relacionar con gradientes de humedad. No existen diferencias en la producción de hojarasca cuando se comparan pastizales, bosques secundarios y bosques maduros en la misma latitud.

La vegetación terrestre ocupa aproximadamente el 30% de la superficie de la tierra y contribuye con 62% de la productividad primaria del planeta. De hecho, la mayoría de la biomasa de la tierra consiste en plantas terrestres. Vitousek y sus colaboradores (1986) calcularon que la PPN global es de alrededor de 224.5 Pg/año (Pg = petagramos = 10^{15} g = 10^9 toneladas). Del total, 132.2 Pg/año corresponden a los ecosistemas terrestres.

La relación entre biomasa y productividad se expresa generalmente como la tasa de acumulación de biomasa (TAB). La TAB es la relación entre la biomasa medida como peso seco y la productividad primaria neta anual y representa el tiempo de residencia promedio de la biomasa en el ecosistema. Los valores más comunes son 1 para los ecosistemas dominados por especies anuales, entre 2 y 10 para desiertos, 1.3 a 5 para pastizales, 3-12 para matorrales, 10-30 para bosques incipientes y 20 a 50 para bosques maduros.

La productividad secundaria se define como la medida de la acumulación de biomasa por los heterótrofos (herbívoros y carnívoros). Cuando se habla de la productividad secundaria el factor más importante que debe tomarse en cuenta es que existen muchas oportunidades para que se pierda energía; como ya vimos, los organismos autótrofos tienden a acumular bastante energía (PPN) pero en realidad muy poca de esta energía es transferida a otros organismos. Las pérdidas se dan sobre todo porque:

1. Una gran parte de lo que está disponible nunca es consumido
2. Mucho de lo que se consume no es digerido y lo que resta se desecha. La eficiencia de asimilación de los herbívoros es de alrededor del 20% y alrededor de 80% para los carnívoros.
3. Una gran parte de lo que se digiere es utilizado en el proceso de respiración. La eficiencia en la conversión del material digerido en biomasa es de alrededor del 30% para los invertebrados pero sólo del 1 o 2% para los endotermos.

Por lo anterior, la energía total que es acumulada como biomasa es una medida de la eficiencia en el consumo (la habilidad de encontrar y consumir productores primarios), de la eficiencia de asimilación (la habilidad para digerir) y la eficiencia de producción (la habilidad de convertir los nutrientes en biomasa).

Es posible desarrollar modelos que ilustran la organización de los ecosistemas que están basados en el flujo de energía, los modelos más simples son las redes tróficas que relacionan diferentes niveles tróficos entre sí. Sin embargo una buena parte de la energía que no es utilizada por los herbívoros no se pierde totalmente del ecosistema. Existe una red trófica paralela que está basada en los desechos y los organismos muertos de la parte de la red que incluye a la herbivoría; de hecho, ambas redes interactúan y algunos organismos pertenecen a ambas redes.

Dado que la red trófica de los descomponedores está basada en el material de desecho, los productores "primarios" de esta sub-red son aquellos que pueden obtener nutrientes y energía de la materia de desecho. En la mayoría de las redes de descomponedores los primeros organismos que empiezan a romper la materia de desecho son bacterias y hongos, esto se debe a dos razones principales: 1) las bacterias y los hongos se encuentran bien distribuidos en el medio, por lo que ya se encuentran presentes en la materia de desecho y 2) las bacterias y los hongos tienen enzimas que les permiten romper compuestos que la mayoría de los organismos no pueden aprovechar (como la celulosa). Los detritívoros, organismos de mayores dimensiones, se pueden alimentar de los desechos directamente o indirectamente alimentándose de las bacterias y los hongos. Estos detritívoros mayores son importantes porque sus propios materiales de desecho tienden a contener nutrientes en formas que las plantas pueden asimilar directamente; este es el caso de las lombrices. En Inglaterra, Darwin calculó que las lombrices pueden producir hasta 18 cm de suelo en 30 años, o alrededor de 5.1 kg/m² año. Es motivo de asombro que en las zonas tropicales de Nigeria esta producción puede ser de hasta 17.3 kg/m²año pero en 2 a 6 meses.

Existen algunas redes tróficas de detritívoros especializadas, tal como los sedimentos acuáticos, dado que las condiciones del medio acuático favorecen un ambiente en el sedimento que es rico en materia orgánica pero hipóxico o anóxico. En estos casos los sistemas de detritívoros están formados casi exclusivamente por bacterias desnitrificantes, metanogénicas y reductoras de sulfatos.

Otra red trófica importante es la que descompone las heces de los herbívoros que son ricas en materia orgánica y energía. Existen un gran número de bacterias y hongos que pueden descomponer esta materia de desecho, pero hay algunos organismos como los escarabajos peloteros que están especializados para utilizar esta fuente de alimento; finalmente, existen organismos especializados en consumir carroña, y en este grupo son particularmente abundantes las larvas de ciertos insectos.

7.5. Ciclos biogeoquímicos del C, N y P

Entre los ecosistemas los elementos químicos son transportados y cambian la forma química en la que se encuentran en respuesta a cambios en el medio físico y a la actividad biológica. Dentro de los ciclos de los elementos, son de particular importancia los ciclos de aquellos que juegan un papel importante para la biósfera, que incluye a los macronutrientes y los micronutrientes (tabla 2.3). De hecho, muchos de los problemas ambientales son consecuencia de carencia o exceso de alguno de estos elementos, y en este contexto son tres particularmente importantes para la restauración ecológica: el carbono, el nitrógeno y el fósforo.

El carbono (figura 7.1) es fundamental para la vida en el planeta tierra pues es este elemento la base de todas las moléculas orgánicas, además de que dos de sus compuestos, el bióxido de carbono y el metano, cuando se encuentran en la atmósfera, juegan un papel determinante en el clima planetario al actuar como reguladores del efecto invernadero. El carbono es un elemento que se puede encontrar en forma reducida, como en el metano (CH_4) con un estado de oxidación de +4, u oxidada, como en el bióxido de carbono (CO_2), cuyo estado de oxidación es de -4. Las moléculas orgánicas tienen estados de oxidación que se encuentran entre estos dos extremos. Las reacciones químicas que transforman el carbono de una forma reducida como el metano a una forma oxidada como el bióxido de carbono liberan energía, y las reacciones que van en sentido inverso requieren de energía. De tal forma que la respiración de los organismos vivos oxida moléculas orgánicas y generalmente el estado final de la oxidación del carbono es -4 (es decir, bióxido de carbono), en tanto que la fotosíntesis, que utiliza energía lumínica, crea formas reducidas de este elemento. Pero en el ciclo del carbono también están involucradas reacciones inorgánicas, entre las que destacan las reacciones del carbonato y el bicarbonato en los cuerpos de agua del planeta (Manahan, 2009). El ser humano ha causado alteraciones mayores al ciclo del carbono en los últimos dos siglos, contribuyendo al cambio climático global (sección 9.2.3).

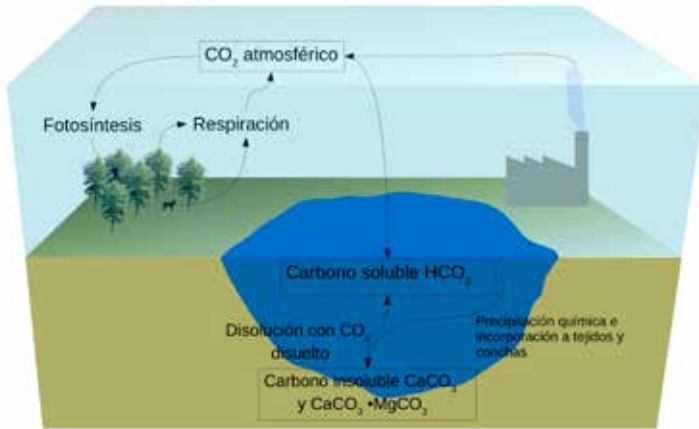


Figura 7.1. Componentes principales del ciclo del carbono.

La mayor parte del carbono en la atmósfera se encuentra como bióxido de carbono, el cual es reducido a través de la fotosíntesis e incorporado a las redes tróficas. Otras partes del ciclo dependen de procesos inorgánicos, como los procesos que ocurren con el bicarbonato y carbonatos insolubles en los cuerpos de agua. El ser humano ha alterado este ciclo al liberar grandes cantidades de bióxido de carbono a la atmósfera al quemar combustibles fósiles.

El ciclo del nitrógeno (figura 7.2) es importante porque este elemento puede limitar la producción primaria en muchos ecosistemas del planeta, a pesar de ser el elemento más abundante en la atmósfera (cerca del 79%). El nitrógeno molecular, N_2 , es muy estable, lo que limita su disponibilidad para los seres vivos. Hay pocas vías a través de las cuales el nitrógeno atmosférico puede incorporarse a los procesos que ocurren en la biósfera; una de ellas muy limitada es a través de reacciones de oxidación que requieren de mucha energía, como la que pueden proporcionar los rayos. La otra es la fijación biológica que pueden llevar a cabo algunos microorganismos, entre los que se encuentran cianobacterias en ambientes acuáticos, bacterias en nódulos de plantas simbiotas y líquenes (Alexander *et al.*, 1997). Debido a que la fijación de nitrógeno es el paso limitante en el ciclo de este elemento, y a que este paso limitante reduce la productividad de los sistemas agrícolas, grandes cantidades de nitrógeno son fijadas a través de procesos industriales que utilizan altas temperaturas y presiones para producir amoníaco a través del proceso conocido como de Haber-Bosch, en honor a sus inventores, los químicos alemanes Fritz Haber y Carl Bosch, quienes los desarrollaron a principios del siglo XX. Haber fue quien descubrió que el nitrógeno molecular y el hidrógeno reaccionan a altas temperaturas y presiones en presencia de un catalizador para producir amoníaco y Bosch escaló el proceso a nivel industrial (Appl, 2006). Esta fijación industrial de nitrógeno, sumada a la liberación de compuestos oxidados de nitrógeno a la atmósfera como consecuencia de los procesos de combustión de la industria y del transporte, ha causado que el ciclo del nitrógeno esté muy alterado.

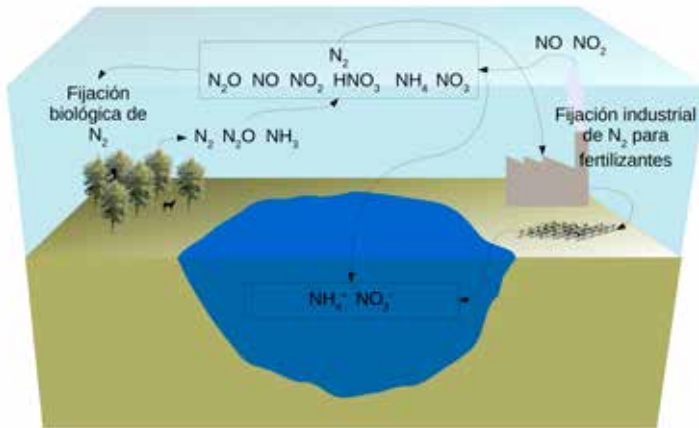


Figura 7.2. Principales componentes del ciclo del nitrógeno.

El nitrógeno, a pesar de ser el componente más abundante de la atmósfera, es el elemento más limitante en muchos ecosistemas. Esto se debe a que la molécula de nitrógeno es muy estable y su transformación química requiere de mucha energía. De manera natural este elemento se incorpora a la biósfera casi en su totalidad a través de la fijación biológica. A partir del siglo XX la producción industrial de fertilizantes industriales ha alterado considerablemente a este ciclo.

El ciclo del fósforo es de gran importancia porque este es el elemento más limitante en la mayoría de los ecosistemas terrestres. A diferencia del carbono y del nitrógeno, que cuentan con especies químicas en forma gaseosa en la atmósfera, no existen formas gaseosas comunes y estables de este elemento, de tal forma que el ciclo del fósforo ocurre en su totalidad entre la biósfera, la geósfera y la hidrósfera. El fósforo se encuentra en formas oxidadas, generalmente fosfatos (PO_4^{3-}), en la geósfera forma minerales insolubles como la hidroxiapatita ($Ca_5(PO_4)_3(OH)$). Al intemperizarse las rocas, formas solubles de fosfato se vuelven disponibles para las plantas y es de esta manera como se incorpora este elemento a las redes tróficas. Debido a su importancia para la productividad de las plantas, grandes cantidades de fosfatos son incorporados a los ecosistemas como fertilizantes agrícolas que se obtienen de minas en depósitos de minerales ricos en este elemento.

Las actividades humanas han alterado los ciclos del carbono, nitrógeno y fósforo de manera dramática, además de las consecuencias presentes y esperadas del cambio climático (como resultado de la liberación de bióxido de carbono derivado de las actividades humanas), anualmente incorporamos 80 millones de toneladas de fertilizantes nitrogenados en los ecosistemas del planeta (*Millennium Ecosystem Assessment, 2005b*), y la incorporación de fosfatos como fertilizantes es seis veces mayor a la incorporación natural de este elemento por la intemperización de rocas. Adicionalmente, otros ciclos, como el del azufre, han sido alterados y consecuentemente en algunas regiones del planeta la lluvia ácida ha destruido extensiones considerables de bosques.

7.6. Funciones y servicios ecosistémicos

Las funciones de un ecosistema son todos los procesos que ocurren en ellos como consecuencia de la actividad de los seres vivos y que tienen efectos en ellos mismos y en los componentes abióticos del ecosistema. El concepto es más claro si regresamos al trabajo de Bormann y Likens en el bosque experimental Hubbard Brook. En ese trabajo pionero se cuantificó la importancia de la vegetación en el comportamiento hidrológico del ecosistema, pues el caudal de los ríos se incrementó hasta en 400% cuando se deforestó la cuenca. De tal forma que influir en la forma en que el agua se desplaza en la cuenca es una función del estado del ecosistema, pues la vegetación reduce la velocidad a la que el agua se desplaza y aumenta la infiltración reduciendo la escorrentía. Siguiendo este ejemplo, podemos reconocer muchas funciones en los ecosistemas, como serían algunos de los procesos que revisamos en las secciones anteriores, tal como la productividad primaria, pero también procesos como la polinización si pensamos en interacciones entre organismos, o los flujos de nutrimentos dentro y entre los límites del ecosistema, si consideramos las consecuencias de procesos que involucran a los componentes bióticos y abióticos del ecosistema de forma muy compleja. Las funciones de los ecosistemas han cobrado importancia a partir de que la comunidad internacional reconoció el papel fundamental que tienen los ecosistemas para la supervivencia del ser humano, y que se reflejó en la elaboración y publicación en 2005, de la *Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (Millennium Ecosystem Assessment, 2005a)* por cientos de científicos del mundo, organizada por las Organización de las Naciones Unidas. La dependencia que tiene el ser humano en relación con los ecosistemas se expresa utilizando el término de “servicios ecosistémicos”, concepto que se comenzó a usar en la década de 1980 (Ehrlich y Mooney, 1983). Como lo señalan Daily y Dasgupta (2001), es interesante notar que el valor de los servicios ecosistémicos se ha reconocido sobre todo a partir de su pérdida; es decir, la destrucción de los bosques ha evidenciado su importancia para regular el ciclo hidrológico, prevenir inundaciones y reducir el impacto de otras catástrofes naturales.

De acuerdo al *Millennium Ecosystem Assesment*, los servicios ecosistémicos se clasifican en cuatro grupos (figura 7.3): de soporte, de provisión, de regulación y culturales. Los servicios de soporte son aquellos que son fundamentales para que el resto de los servicios puedan existir; entre ellos destacan la formación de suelos, la fotosíntesis y los ciclos biogeoquímicos. Los servicios de provisión son aquellos de los que obtenemos bienes de consumo como los alimentos, el agua, materiales diversos como madera y fibras. Los servicios de regulación son aquellos que se relacionan con el clima y sus interacciones con el paisaje como las inundaciones, control de enfermedades y la calidad del agua. Los servicios culturales son aquellos que obtenemos para fines espirituales, estéticos y de entretenimiento.

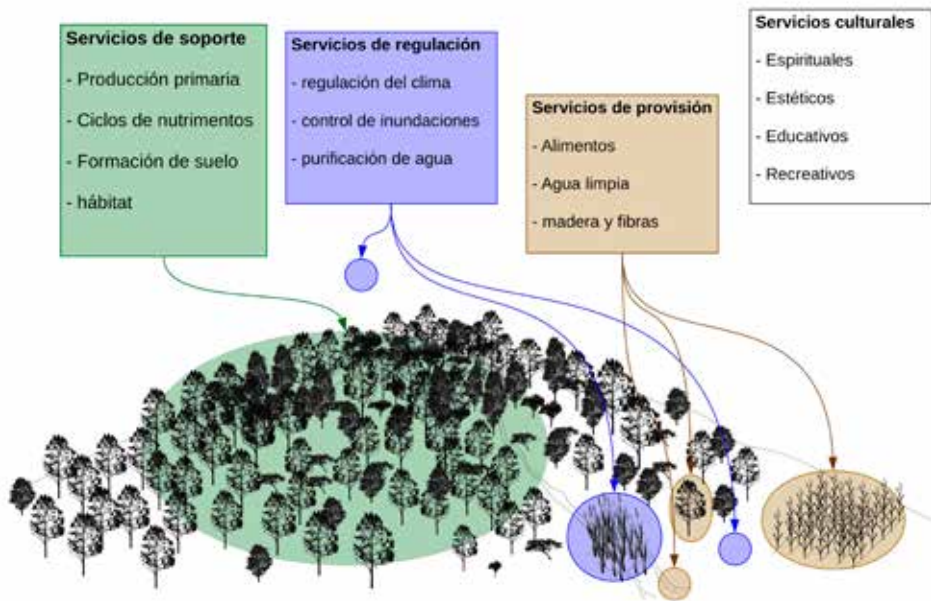


Figura 7.3. Los servicios ecosistémicos son funciones de los ecosistemas a los cuales les atribuimos un valor. Los servicios de soporte son aquellos que permiten la continuidad de los procesos que mantienen la diversidad y el funcionamiento de los ecosistemas. Los servicios de regulación son aquellos relacionados con procesos que intervienen en el clima, en mantener la calidad de agua y otros beneficios intangibles que proporcionan los ecosistemas. Los servicios de provisión son aquellos procesos que se relacionan con productos que podemos obtener de los ecosistemas. Finalmente, existen servicios que se relacionan con la cultura (elaborado a partir de *Millennium Ecosystem Assesment*, 2005a).

7.7. Ecología del paisaje

Otra forma de estudiar procesos ambientales es desde la perspectiva de la ecología del paisaje. Turner y Gardner (2015) definen el ámbito de la ecología del paisaje como aquel que estudia las interacciones entre los patrones espaciales y los procesos ecológicos. De tal manera que, en principio, la ecología del paisaje no estudia necesariamente fenómenos que ocurren a escalas grandes, es decir, de kilómetros cuadrados; pero en la práctica, la gran mayoría de las interacciones entre los patrones espaciales y los procesos ecológicos ocurren a escalas que son mayores a las de la mayoría de los ecosistemas. Concluyen que la ecología del paisaje combina la aproximación espacial del geógrafo con la aproximación funcional del ecólogo, y que lo que la diferencia de otras subdisciplinas de la ecología es que aborda de manera explícita la importancia de la relación de la configuración espacial con los procesos ecológicos. De tal forma que para la ecología del paisaje la cuestión de la escala (discutida al inicio del capítulo) es de gran importancia, pues se debe de elegir la escala apropiada que se relacione, o explique, los procesos ecológicos de interés. De hecho, algunas de las contribuciones más importantes de la ecología del paisaje al manejo ambiental están relacionadas con el estudio de los patrones espaciales, de los factores que los determinan y de la dinámica de cambio de estos patrones. A su vez, la dinámica de cambio esta relacionada con los patrones de disturbio (espaciales y temporales) incluyendo los derivados de las actividades humanas. Entre las consecuencias de las actividades humanas a la escala del paisaje destacan la fragmentación de continuos de vegetación y la alteración de regímenes de disturbio.

La fragmentación es la alteración del patrón espacial que presenta la vegetación en un área determinada. Las más de las veces crea un paisaje en donde la vegetación original cubre unidades de tamaño variable que se encuentran más o menos aisladas unas de otras por zonas con vegetación alterada o sin vegetación que habitualmente se conoce como matriz. La fragmentación y sus consecuencias en los procesos ecológicos, dependen del contexto en que se dé, el tipo de ecosistema, la dinámica temporal y los patrones espaciales que se generan. Los efectos de la fragmentación dependen de la distribución espacial de las áreas que conservan la vegetación natural, su tamaño y la distancia entre ellas. Uno de los casos más frecuentes de fragmentación es la que se da

como consecuencia de las actividades agrícolas, que J. T. Curtis describió en 1956 de la siguiente manera:

En lugar de una cubierta forestal esencialmente continua, con claros poco frecuentes similares a praderas a lo largo de los cursos de agua o pequeños pastizales en donde los incendios han sido particularmente severos, el paisaje ahora presenta el aspecto de una sabana, con árboles aislados o pequeños grupos de árboles o pequeñas arboledas esparcidas en una matriz de pastizales artificiales de granos y pastos para el ganado, inestables y frecuentemente sin cobertura vegetal como consecuencia del arado.¹⁴

La fragmentación afecta a los procesos ecológicos en función de varias características de los propios fragmentos, como la distribución de tamaños que presentan o la relación entre el área del fragmento y su perímetro. También es importante la distribución espacial de los fragmentos en el paisaje, pues de la distancia entre ellos depende la dinámica de muchos procesos relacionados con los movimientos de especies, materia y energía. De hecho, la relación de las distancias entre los fragmentos, conocida como conectividad, es tan importante para muchos procesos ecológicos que se han desarrollado múltiples maneras de calcularla.

Kindlmann y Burel (2008) reconocen cinco tipos de formas de medirla basadas en las características estructurales de la fragmentación: medidas basadas en la presencia o ausencia de diversos elementos como los corredores (que son áreas continuas y estrechas de hábitat que conectan los fragmentos); medidas basadas en el cálculo de distancias siendo las más simples las medidas euclidianas de distancia entre vecinos cercanos; medidas derivadas de la teoría de gráficas; las medidas derivadas del cálculo de la cantidad de hábitat en el paisaje y finalmente las medidas relacionadas con los conceptos de contagio y percolación, que se basan en considerar al paisaje como una rejilla bidimensional en donde las celdas se clasifican como de hábitat o matriz, de tal forma que un paisaje esta conectado si las celdas de hábitat son continuas. A su vez, reconocen cinco tipos de mediciones basadas en propiedades funcionales, es decir, las que dependen de fenómenos como el movimiento de los organismos entre fragmentos. Las primeras son las medidas que se derivan de considerar la probabilidad de que los organismos se muevan entre fragmentos, las segundas se derivan del tiempo que se invierte en encontrar un fragmento de hábitat adecuado, las terceras se derivan de las tasas de observación de individuos que fueron removidos y regresan al fragmento, las cuartas se basan en las tasas de inmigración y las últimas se basan en el concepto de permeabilidad de matrices. La permeabilidad de matrices se refiere a la dificultad que encuentran los organismos para moverse a través de la matriz. Cada una de estas aproximaciones al cálculo de la conectividad está basada en una serie de supuestos y se han desarrollado diversos modelos matemáticos

14 Traducción del autor.

para calcularlas; sin embargo, su discusión escapa a los objetivos de la presente obra y quien esté interesado puede consultar la literatura al respecto.

La conectividad (figura 7.4) tiene efectos importantes en diversos procesos ecológicos entre los que destacan los patrones de desplazamiento de los organismos y el flujo genético. La mayoría de los estudios sobre este tema se han llevado a cabo con animales, y la información disponible sugiere que la respuesta de los organismos depende de la cantidad de hábitat disponible y de su distribución espacial (With and King, 1999). Cuando se establecen corredores (figura 7.4) entre fragmentos se aumenta la conectividad y por lo tanto la capacidad de los organismos de desplazarse, sin embargo es importante distinguir que los corredores pueden tener diferentes funciones. Rosemberg y sus colaboradores (1997) distinguen entre corredores que tienen los recursos que necesitan los organismos para sobrevivir, reproducirse y desplazarse y que, por lo tanto, aumentan el hábitat; y corredores que solamente incrementan la conectividad al permitir el desplazamiento de los organismos. Esto tiene implicaciones para el manejo de áreas naturales y la restauración, pues la creación de corredores puede incrementar las posibilidades de persistencia de poblaciones de especies de interés.

Preguntas de Repaso

1. ¿Cuál es la importancia de la escala en ecología?
2. ¿Cómo se define al ecosistema y a sus límites?
3. ¿Qué factores son importantes para determinar la productividad primaria de los ecosistemas?
4. ¿Por qué los ciclos del nitrógeno y del fósforo son tan importantes para la restauración ecológica?
5. ¿Cuál es la diferencia entre una función y un servicio ecosistémico? ¿Cómo incorporamos estos dos conceptos en la restauración ecológica?

Lecturas recomendadas

- Daily, G. y S. Dasgupta, 2001. Concept of Ecosystem Services. Encyclopedia of Biodiversity, vol. 2. Academic Press. EUA.
- Weathers, K.C., D.L. Strayer y G.E. Likens, 2013. Fundamentals of Ecosystem Science. Academic Press. EUA.

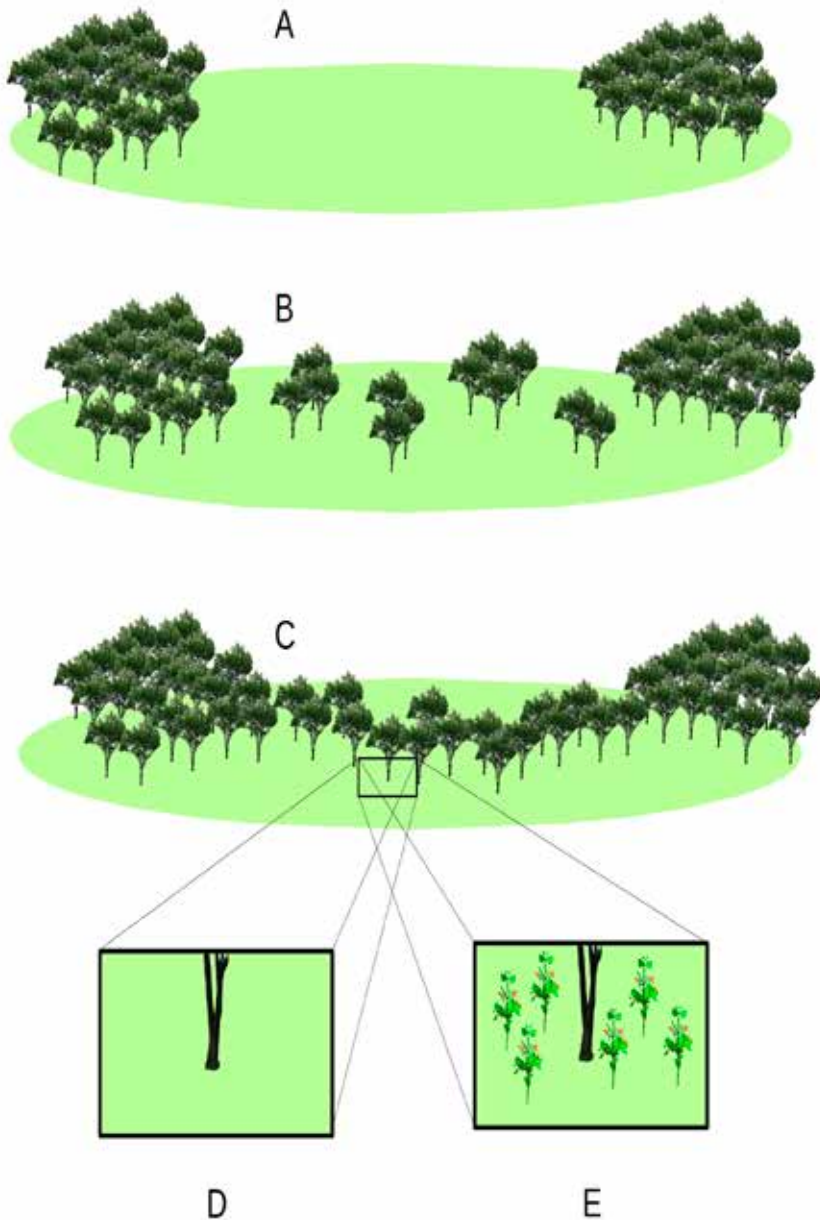


Figura 7.4. La conectividad entre fragmentos se puede incrementar de varias maneras: una es crear fragmentos que reduzcan la distancia entre los fragmentos remanentes (A), otra es establecer corredores (B). A su vez, los corredores dependiendo de las especies que estén presentes, pueden servir solamente para el desplazamiento de animales y diásporas de plantas (D) o si se encuentran especies que sirvan como fuentes de alimento y cubran otras necesidades pueden ser hábitat en sí mismos (E).





Sección 2

Restauración Ambiental

Capítulo 8

La restauración ambiental en el manejo de ecosistemas

Las consecuencias del deterioro ambiental están a la vista: altas tasas de deforestación, pérdida de suelos agrícolas, extinción masiva de especies, escasez de agua y pérdida de servicios ecosistémicos. El deterioro ambiental tiene a su vez consecuencias sociales y económicas que en muchos casos retroalimentan un ciclo de deterioro causando mayor degradación. En respuesta a la crisis ambiental se han hecho esfuerzos en muchas direcciones. Desde mediados del siglo XX se emprendieron en varias regiones estrategias para mejorar las prácticas agrícolas con el fin de lograr una mejor conservación de los suelos. En muchas naciones se han tomado medidas para reducir la pérdida de la biodiversidad al establecer reservas y áreas naturales protegidas. Se ha planteado la necesidad de desarrollar esquemas que tiendan a la sostenibilidad de los procesos productivos para reducir el impacto sobre los recursos naturales. También se han planteado estrategias para paliar los efectos del calentamiento global incluyendo la captura de carbono (Sheinbaum y Masera 2000, Parks *et al.*, 1997; Masera, 1995). Para muchas de estas medidas, la ecología como ciencia tiene mucho que aportar, lo que ha hecho que algunos consideren que se ha convertido en una “ciencia de salvamento” (Toledo y Castillo, 1999).

La relación de los seres humanos con la naturaleza es compleja y variada, y a lo largo de la historia los ecosistemas han sido utilizados de diversas maneras, originándose así las diferentes formas de manejo que reconocemos hoy en día. La agricultura y las actividades relacionadas con ella, así como la ganadería, son desde luego las formas de manejo de mayor importancia para la humanidad. De acuerdo con el Banco Mundial, en 2012, el 38% de la superficie continental (excluyendo a la Antártica) estaba dedicada a la agricultura, y eso excluyendo a las extensiones de tierra abandonadas como resultado de la agricultura de tumba, roza y quema (data.worldbank.org). Esto refleja el impacto que los seres humanos tenemos a nivel planetario, y que se puede apreciar si se calcula la cantidad de la productividad primaria neta de los ecosistemas que es utilizada por nuestra especie, ya sea de manera directa o indirecta. Estos cálculos los hicieron por primera vez en 1996 por Peter Vitousek, Paul R. Ehrlich, Anne Ehrlich y Pamela Matson. Sus cálculos arrojaron una cifra sorprendente, pues para esa fecha la humanidad se apropiaba de casi el 40% de la productividad primaria neta terrestre del planeta. Llegaron a este valor al calcular la biomasa utilizada por las actividades humanas y la que se pierde de manera indirecta por cambios en el uso del suelo. Esta biomasa representaba para el año de 1996 alrededor de 58.1 Pg de un total potencial de 149.6 Pg. Es una cantidad asombrosa, pues un Pg es 10^{15} gramos, o mil millones de toneladas. Estimaciones posteriores arrojaron valores diferentes; en 2001 se calculó que podía ser tan alta como 55% (Rojstaczer *et al.*, 2001), y para el año 2012 se calculó que la apropiación sólo para consumo humano, es decir, la que directamente es consumida por las personas y el ganado (que es a su vez consumido por las personas), así como la que se destruye en el proceso de cosecha, era de 28% (Ma *et al.*, 2012). Este valor contrasta con el que se puede calcular del estudio de Vitousek y sus colaboradores, que era de 9%. Estas notables diferencias reflejan, por un lado la dificultad de llevar a cabo estos cálculos, pero por otro que una proporción creciente de los recursos de la biósfera están siendo acaparados por una sola especie, la nuestra.

8.1. Hacia la restauración ambiental

La restauración ecológica se originó como un ejercicio de recrear comunidades naturales sobre todo con fines académicos. Este fue el caso de la restauración en el Arboretum de la Universidad de Wisconsin, así como de otros proyectos que se iniciaron en la misma época y que fueron identificados por Jordan y Lubick (2011) como pioneros en el campo,

entre ellos el del Laboratorio Botánico del Desierto, de la Carnegie Institution, en Tucson, Arizona; o el trabajo iniciado por Edith Roberts en Vassar College, Nueva York, en 1920. Pero ¿cómo transitó la restauración ecológica de ser una actividad principalmente académica a una forma aceptada de manejo de ecosistemas? Esta es una pregunta compleja que aun requiere de un análisis histórico detallado. Es interesante notar que, como indican Jordan y Lubick, al menos en las cuatro décadas posteriores a su aparición, la restauración ecológica tuvo poca influencia en el pensamiento y la práctica de la conservación ambiental y en otras prácticas de manejo. Es valioso rescatar los siguientes párrafos de su trabajo en donde se resume una parte importante del problema:

Desde la perspectiva de la conservación, la noción de la restauración ecocéntrica, con su preocupación con la autenticidad histórica y ecológica, y su insistencia en poner atención en especies que no tienen ningún valor como recursos, parecía muy poco práctica. No era trabajo serio. Era un juego caro e inmoderado.

Desde la perspectiva del ambientalismo orientado hacia la conservación que surgió una generación después, por otro lado, no solamente parecía presuntuosa sino incluso desatinada, en el mejor de los casos una ilusión, en el peor una premisa falsa que podía ser usada, y en algunos casos lo ha sido, para debilitar los argumentos a favor de la preservación de áreas naturales.

Además de todo esto, en un nivel meramente práctico, la tendencia hacia la especialización entre las disciplinas y profesiones en general, y hacia el análisis y el reduccionismo en ecología, en los años posteriores a la segunda guerra mundial, ciertamente desalentó el interés en una empresa que era nada menos que interdisciplinaria y aplicada. Esto la desacreditó para una generación de especialistas que la calificaron como una actividad de aficionados que no tenía ninguna relación con la investigación seria o la conservación.¹⁵

De tal forma que la restauración ecológica, en particular cuando se le abordaba desde una perspectiva ecocéntrica (en el sentido de Jordan y Lubick), se enfrentó a dos crisis de legitimidad. La primera ante quienes se dedicaban al manejo para la conservación y, la segunda, ante la comunidad académica y profesional, en particular entre los ecólogos. La crisis continuó por muchas décadas; a finales del siglo XX entre la comunidad académica aún se sentía la necesidad de analizar la falta de aceptación de la restauración ecológica como una forma de manejo, y de contrastarla con la conservación. Por ejemplo, Truman P. Young (2000), analizando las publicaciones más importantes de estos campos, llegó a varias conclusiones importantes que explican, al menos parcialmente, por qué el proceso de asimilación de la restauración ecológica al manejo de ecosistemas había sido lento (tabla 8.1). Uno de los aspectos más importantes de la falta de aceptación de una nueva

15 Traducción del autor.

disciplina, al menos en la comunidad científica, se debe a diferencias de aproximación al objeto de estudio y a diferencias metodológicas, lo que ocurrió entre la ecología de restauración y la conservación biológica.

Tabla 8.1. Análisis de cuatro revistas en las áreas de la biología de la conservación y restauración ecológica llevado a cabo por T. P. Young (BC, *Biological Conservation*; CB, *Conservation Biology*; RE, *Restoration Ecology*; RMN, *Restoration and Management Notes*). Las diferencias en el enfoque de ambas áreas del conocimiento pueden explicar, al menos parcialmente, la dificultad que tuvo la restauración ecológica para ser aceptada en el ámbito académico considerando que la conservación biológica, con sus métodos, era aceptada y era, en cierto sentido, el estándar de comparación (reproducido con cambios, con permiso de Elsevier).

Revista Área	BC Coservación	CB Biológica	Total	RE Restauración Ecológica	RMN	Total
Nivel de organización						
Genético/Molecular	19	63	82 (12%)	4	0	4 (2%)
Poblaciones	218	172	390 (57%)	37	34	71 (38%)
Comunidades	80	43	123 (18%)	44	35	79 (42%)
Ecosistemas/Paisaje	44	42	86 (13%)	31	4	35 (18%)
Taxón central						
Plantas	103	70	173 (26%)	74	72	146 (72%)
Animales	244	236	480 (72%)	24	8	31 (16%)
Otros reinos	3	2	5 (0.7%)	5	0	5 (2.5%)
Suelo y agua	9	2	11 (2%)	10	9	19 (9%)
Método de investigación						
Experimentos controlados	24	16	40 (6%)	44	22	66 (34%)
Experimentos no controlados	40	41	81 (12%)	29	37	66 (34%)
Descriptivo	227	194	421 (64%)	25	17	42 (22%)
Teórico/Modelación	32	52	84 (13%)	5	3	8 (4%)
Revisiones	22	14	36 (5%)	9	1	10 (5%)

En el ámbito del manejo de ecosistemas, la restauración ecológica también enfrentó dificultades para ser asimilada. En el capítulo introductorio se mencionó que, de acuerdo a varios autores expertos en temas forestales, la restauración ecológica no fue adoptada como un nuevo paradigma del manejo forestal en la práctica de la silvicultura. Esto porque las metas de la silvicultura son la producción de madera y sus derivados, mientras que la restauración ecológica plantea metas relacionadas, sobre todo, con la estructura y función de los ecosistemas. Sin embargo, también reconocieron que algunos aspectos de

la restauración ecológica sí son útiles para las ciencias forestales; el primero, que la restauración puede permitir comprender mejor el funcionamiento de los ecosistemas degradados; y el segundo, que como consecuencia de este entendimiento se puede contribuir a la recuperación de sitios en estados avanzados de degradación (Wagner *et al.*, 2000). Lo segundo se ha reflejado en múltiples casos en los que se han llevado a cabo prácticas de restauración ecológica para recuperar bosques dedicados a la producción.

Para muchos dedicados a la conservación y el manejo de áreas naturales protegidas hacia finales del siglo XX, el rechazo a la idea de la restauración ecológica se centraba en dos argumentos: el primero, que la restauración ecológica era costosa y que desviaba recursos que serían mejor aprovechados para la conservación de áreas naturales; y el segundo, que la restauración ecológica justificaba la destrucción de sitios bien conservados con la promesa de que su recuperación era posible en el futuro. Ambos argumentos son válidos, pero vale la pena analizar el segundo con más detalle, lo que haremos en la próxima sección de este capítulo.

Con el paso de los años la restauración ecológica, sobre todo una vez que se relajaron las limitaciones que se desprenden de una concepción en extremo ecocéntrica de la misma, se fue incorporando al conjunto de estrategias de manejo de ecosistemas, en ocasiones por sí misma y en otras como auxiliar de medidas de conservación biológica, de recuperación de servicios ecosistémicos, o de recuperación de biodiversidad en paisajes productivos.

En la práctica, son varios factores los que determinan si se utiliza la restauración ecológica o no como estrategia de manejo. Uno de los factores más importantes a tomar en cuenta es la intensidad y tipo del daño causado. Considerando un modelo sencillo en el que ubicamos el nivel de degradación (ver cuadro 1) a lo largo de un continuo, podemos ubicar el rango en el que la restauración es aplicable como medida principal de manejo o como herramienta auxiliar (figura 8.1). A mayor nivel de degradación, el valor para la conservación se reduce y la restauración ecológica es más útil, pero si la degradación es muy alta, las funciones y la complejidad estructural que se pierden es tal que incluso la restauración puede ser inviable y otras formas de manejo deben aplicarse.

Las formas de manejo también dependen de la presencia o no de actividades agrícolas o forestales, o cualquier actividad que implique el manejo activo de la flora y fauna para obtener productos diversos. Si esto es posible, la conservación y la restauración ecocéntrica son factibles y, además, al menos en principio, es posible encadenar las formas de manejo en sitios muy degradados para llegar a un punto en donde la conservación sea la última estrategia de manejo. Cuando los ecosistemas son utilizados activamente para tareas como la agricultura, la ganadería o la silvicultura, la gama de formas de manejo cambia; en ecosistemas poco degradados las formas de manejo que tiendan a la sustentabilidad son posibles, y cuando la degradación aumenta es posible implementar medidas de restauración para lograr sistemas productivos, e idealmente que tiendan a la sustentabilidad. En ecosistemas

dominados por actividades humanas como zonas urbanas, agricultura intensiva o actividades industriales, la restauración urbana para generar espacios verdes es cada vez más frecuente, y la recuperación de servicios ecosistémicos es posible para reducir el impacto en ecosistemas vecinos y mejorar la calidad ambiental para las personas.

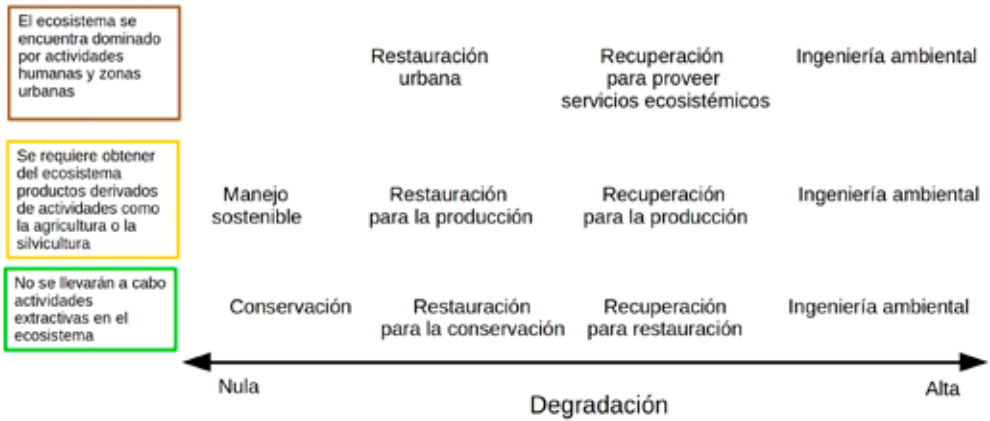


Figura 8.1. Diferentes posibilidades e manejo de ecosistemas en función del nivel de degradación y de la finalidad del proyecto.

En sistemas muy degradados, donde la pérdida de la estructura y función es severa o total, como sería el caso de minas a cielo abierto o sitios con suelos erosionados y contaminados con sustancias tóxicas, las estrategias que se sigan deben enfrentar los problemas causados por un sustrato inadecuado para el establecimiento de la vegetación o de individuos pertenecientes a otras taxa que definan la estructura del ecosistema (por ejemplo, los corales). En el caso de las minas a cielo abierto, en muchas ocasiones las medidas de manejo se centran en el restablecimiento de una topografía segura para los usos planeados para el sitio (por ejemplo, estabilizar pendientes o reducir taludes) y con la mejora de las condiciones de fertilidad para permitir eventualmente el establecimiento de una cobertura vegetal (Hansen, 1996). Cuando nos encontramos con suelos contaminados con sustancias tóxicas la estrategia consiste en la reducción de las concentraciones del tóxico a través de métodos fisicoquímicos o biológicos (Bonnieux, 1998; Ward *et al.*, 1997) que en algunos casos pueden incluir el uso de plantas como herramienta de descontaminación, es decir, la fitorremediación (Meagher, 2000; Pilon-Smits y Freeman, 2006). En la fitorremediación (figura 8.2), se utilizan plantas que ya sea porque poseen la capacidad o porque se favorece, absorben metales pesados que quedan incorporados a sus tejidos. Entre las primeras, se encuentran las que se conocen como plantas acumuladoras o hiperacumuladoras, que son especies que han evolucionado en suelos ricos en metales pesados y que, por selección natural, han

Cuadro 1. ¿Perturbación o degradación?

El término perturbación tiene en ecología un significado preciso y se refiere al efecto de uno o varios factores (como el fuego, las heladas, los huracanes, la herbivoría, etc.) sobre la trayectoria de un ecosistema, y es particularmente relevante para los modelos de sucesión ecológica. Las perturbaciones a los ecosistemas pueden ser parte de la dinámica natural del sistema o no, como algunas de las perturbaciones de tipo antropogénico. En general, cuando se habla de perturbación, se considera que el sistema tiene la capacidad de responder a través de procesos naturales como la resistencia o la resiliencia del sistema. La palabra degradación, como es usada en este texto, implica un juicio de valor sobre el estado del ecosistema, lo que no es el caso del término perturbación en el contexto de la ecología. Cuando se habla de degradación, el sistema ha perdido algo que se considera valioso y que por tanto es legítimo tratar de recuperarlo a través de la intervención, es decir, a través de la restauración ecológica u otras estrategias de manejo. La importancia de considerar los diferentes niveles de degradación radica en que permite incluir los valores sociales y aspectos económicos tanto para definir las pérdidas como para establecer las prioridades de manejo para la recuperación de los valores que se perdieron.



desarrollado características que les permiten sobrevivir en condiciones que para otras especies serían tóxicas. Se han identificado más de 400 especies con estas características que pertenecen a 45 familias (Marrero-Coto *et al.*, 2012). De todas estas especies, las acumuladoras de níquel son más comunes y muchas pertenecen a la familia Brasi-

caceae (Kidd *et al.*, 2007). Aunque otras especies logran actuar como acumuladoras, como *Acacia farnesiana* que puede acumular plomo (Landeros-Márquez *et al.*, 2011), o especies cultivadas como el girasol (*Helianthus annuus*) o el maíz (*Zea mays*). Cuando se consideran plantas cultivadas, es posible utilizar especies que de manera natural no acumulan altas concentraciones de metales pesados, pero que favorecen la acumulación al agregar al suelo compuestos que solubilizan y hacen biodisponibles a estos elementos, como el EDTA (ácido etilen-diamino-tetra-acético). La ventaja de usar especies domesticadas es que se pueden aplicar las técnicas que se han desarrollado para su cultivo, e incluso en ocasiones la maquinaria, para hacer más eficiente su cosecha. La cosecha de la biomasa de las plantas que se utilizan para la fitorremediación y su manejo posterior son de gran importancia, pues hay que considerar que la biomasa generada es un residuo tóxico que debe manejarse con todas las precauciones necesarias.

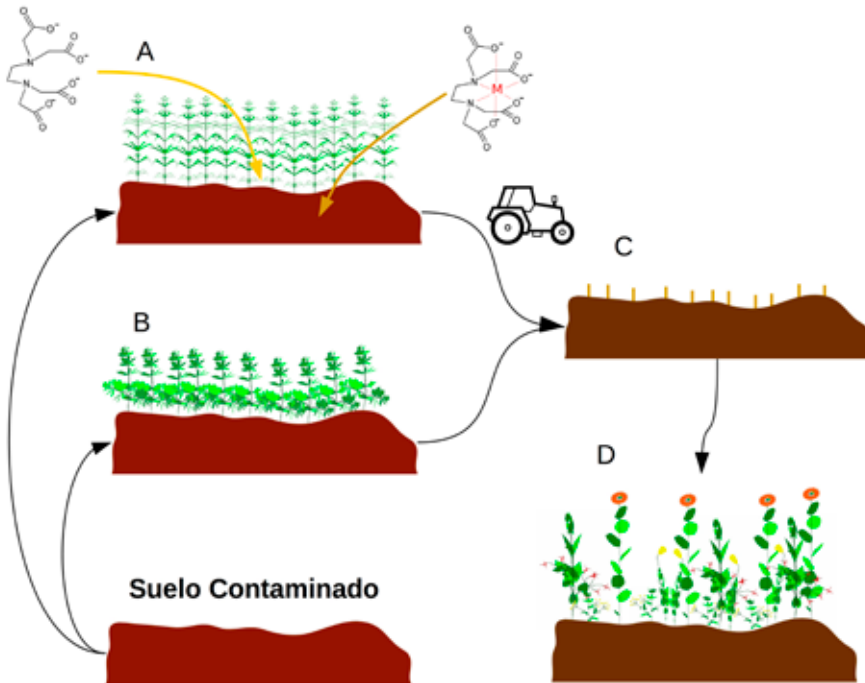


Figura 8.2. La fitorremediación de un suelo contaminado con metales pesados puede proceder de dos maneras generales. Una (en A) es utilizar especies que de manera natural no acumulan altas concentraciones de estos elementos, pero facilitan la absorción al agregar al suelo compuestos químicos que los solubilizan y los hacen biodisponibles para las plantas. Otra (en B), es utilizar especies que de manera natural son capaces de acumular metales pesados. Una vez que las plantas han llegado a la etapa de desarrollo en la que la concentración del metal en sus tejidos es la máxima que se puede alcanzar, la biomasa se cosecha y se maneja como un desecho tóxico. El suelo de esta manera descontaminado puede entonces utilizarse para diversos fines según la concentración final del contaminante y otras consideraciones.

Cuando los niveles de degradación son intermedios la restauración ecológica puede ser la estrategia principal de manejo, por ejemplo, para incrementar la diversidad de especies de un ecosistema (Keenan *et al.*, 1997), para reiniciar o aumentar la eficiencia de procesos ecosistémicos que proporcionan servicios (Strange *et al.*, 1999), para la creación de hábitat para especies en peligro (Falk *et al.*, 1996), para la creación de corredores entre áreas naturales (Smallwood, 2001) o la creación de sistemas agrosilvopastoriles (Bhojvaid y Timmer, 1998). En sistemas poco degradados, se puede implementar una gran variedad de estrategias. Entre las estrategias que destacan por su impacto social se encuentran el manejo sostenible con diversos fines productivos (Grese, 1999) o la conservación (Smallwood *et al.*, 1998; Pioiani *et al.*, 1998; Thom *et al.*, 2005).

Cuando consideramos la escala temporal, es posible que un sitio transite entre estados de alta degradación hacia estados paulatinamente menos degradados. La transición de estados más degradados a estados menos degradados se puede favorecer a través de un esquema de manejo adaptable de la restauración (Christensen *et al.*, 1996; Zedler y Callaway, 2003; Zedler, 2003), al cambiar las estrategias de manejo a lo largo del tiempo. Por ejemplo, en un sitio severamente degradado se puede inicialmente implementar una estrategia de ingeniería para reducir las concentraciones de una sustancia tóxica en el suelo, después seguir una estrategia de restauración para incrementar la diversidad vegetal del área, y finalmente implementar una estrategia de conservación.

Al tomar en cuenta la complejidad de los sistemas reales, tanto desde el punto de vista temporal como espacial, podemos explorar el papel de la restauración ecológica desde otra perspectiva. Las variables naturales y sociales establecen dinámicas complejas a lo largo del tiempo y del espacio, y entre sí, que en algunas ocasiones entran en conflicto cuando se trata de cambiar el esquema de manejo ambiental. La restauración ecológica puede ser una estrategia para compatibilizar necesidades sociales, como podrían ser las de tipo económico y cultural, con la realidad ambiental que se pretende cambiar, a través de la creación de sistemas que recuperen estructura y funciones ecosistémicas que cumplan con las expectativas de la población.

8.2. La ética de la restauración ambiental

En la sección anterior se planteó que, según el nivel de degradación del ecosistema, es el tipo de medidas de manejo que es más razonable aplicar o, visto de otra manera, que son viables. Una alternativa que no se consideró es que se pueden llevar a cabo

actividades que degradarán más aún el ecosistema, lo que en muchos casos ocurre. Es frecuente que una zona dedicada a la agricultura se urbanice, y desde luego en muchas partes del mundo la frontera agrícola se sigue expandiendo a expensas de ecosistemas bien conservados. Incluso es frecuente que actividades aun más destructivas como la minería a cielo abierto continúen fomentándose sin considerar las consecuencias para el medio ambiente, los servicios ecosistémicos de los que dependemos y la sociedad en su conjunto. Esto es relevante por dos razones, la primera porque el nivel de degradación determina en buena medida qué tan lejos se pueda llevar al ecosistema hacia la recuperación, y si la degradación es severa debemos reconocer que hay pérdidas permanentes, y que por lo tanto la restauración ecológica no podrá cumplir con la promesa de recuperar ecosistemas históricos, en algunos casos ni siquiera sistemas simples. La segunda se desprende de la primera, y es que la restauración ecológica no debe ser utilizada como un argumento para justificar la destrucción de la naturaleza, con promesas de una recuperación posterior al daño. Sin embargo, la restauración ecológica sí ha sido usada con este fin prácticamente desde sus inicios, y eso ha causado críticas severas y bien fundamentadas. Estas críticas giran en torno a dos argumentos, el primero está relacionado con la autenticidad de lo que resulta de un proceso de restauración ecológica. Esta línea de argumentación establece que la restauración ecológica es una falsificación y ha sido desarrollada principalmente por Robert Elliot (1997). Se fundamenta en consideraciones sobre el valor intrínseco de la naturaleza por un lado, que implica que cualquier alteración humana de los ecosistemas hace que pierdan su valor “natural y, por el otro, de establecer que la diferencia entre las acciones humanas (que son mediadas por la cultura y la capacidad tecnológica) y las acciones de otros seres vivos y objetos inanimados es tan profunda que, como lo indica Elliot, es “grotesco” considerar al ser humano como una especie más embebida en la naturaleza (Elliot, 1994). Tomando en cuenta estos dos argumentos, la restauración ecológica genera un producto que no es natural y por eso a veces se argumenta que la restauración ecológica es una falsificación. En una versión menos radical de este argumento establece que un ecosistema restaurado tiene menos valor que un ecosistema natural (Cowell, 1993).

La segunda línea de argumentación, desarrollada por Eric Katz (1992; 1993) gira en torno a la idea de que el producto de la restauración ecológica es un artefacto, en el sentido de que es un producto tecnológico como lo es un automóvil, y que por lo tanto no representa un ente natural. Lo anterior partiendo del supuesto de que lo natural es aquello que no se encuentra bajo la influencia, o es afectado, por las actividades humanas y que además es capaz de persistir de forma independiente. Desde luego los artefactos humanos, como los automóviles, no pueden persistir sin la intervención continua para su mantenimiento, lo que puede atestiguar cualquier persona que intente poner en marcha un automóvil que ha sido abandonado por un período largo. Katz escribió en su ensayo “La gran mentira: la restauración humana de la naturaleza”:

En este ensayo cuestiono el interés conservacionista por la restauración de la naturaleza y argumento en contra del punto de vista optimista de que la humanidad tiene la obligación y la habilidad para reparar o reconstruir sistemas naturales dañados. Esta concepción de política y ética ambiental se basa en una percepción errónea de la realidad natural y en un entendimiento equivocado del lugar del ser humano en el ambiente natural

Katz elabora sobre su propia línea de argumentación y también la de Elliot, y de ello podemos destacar los siguientes puntos:

1. El valor de la naturaleza es diferente al valor que poseen los artefactos elaborados por los seres humanos.
2. El valor de la naturaleza depende de su continuidad con el pasado.
3. El resultado de un proceso de restauración ecológica es un artefacto.
4. El resultado es una falsificación porque el valor de los objetos se explica en términos de sus orígenes y de los tipos de procesos que les dieron origen, y éstos difieren entre un ecosistema natural y uno restaurado.

Estos puntos, derivados de un análisis filosófico, son muy valiosos para discutir sobre los alcances de la restauración ecológica y sobre su papel en la política ambiental. Por un lado, le da un fundamento filosófico al considerar a la restauración ecológica como una forma de manejo alternativa o complementaria, a otras formas de manejo, pero que ocurre en lo que se ha llamado socio-ecosistemas o sistemas socioecológicos, que consisten en un ecosistema y los actores sociales e instituciones que se interrelacionan (Glaser *et al.*, 2008).

Ahora bien, los argumentos de Elliot y Katz han recibido críticas desde un punto de vista postestructuralista, que argumenta que el concepto de naturaleza es una construcción social, y que por lo tanto la sociedad puede reinventar un significado para la naturaleza que no excluya al ser humano y sus actividades (McQuillan, 1998). Independientemente de la posición filosófica que se sostenga, se debe reconocer que es difícil que un sistema restaurado logre la equivalencia estructural y funcional con un sistema no perturbado (Zedler y Lindig-Cisneros, 2000), y por lo tanto cabe repetir que, la posibilidad de llevar a cabo la restauración de ecosistemas en el futuro, no debe ser un argumento a favor de la destrucción del medio ambiente, pues en cualquier caso la restauración sólo logrará una recuperación parcial del ecosistema, por muy cercana que esta se encuentre de poseer las características estructurales y funcionales de un ecosistema natural, y porque efectivamente se pierde una continuidad histórica rota por la intervención humana. De hecho Katz no rechaza completamente la idea de la restauración ecológica cuando sostiene:

Como una nota para concluir, permítaseme dejar el ámbito de la especulación filosófica y regresar al mundo de la política ambiental práctica. Nada de lo que he dicho en este ensayo debe de ser utilizado para apoyar acciones que desarrollen,

exploten o perjudiquen áreas del ambiente natural y las dejen en un estado dañado... El punto de mi argumento aquí es que no debemos confundir lo que los humanos hacemos cuando intentamos restaurar o reparar áreas naturales. No estamos restaurando la naturaleza, no la estamos haciendo completa y sana de nuevo. La restauración de la naturaleza es un compromiso, no debe de ser una meta básica de la política ambiental. Es una política que saca el mejor provecho de una mala situación, que subsana el desastre.

Desde la perspectiva de quien practica la restauración ecológica, John Cairns (2003), identifica siete problemas éticos:

- 1) Si el manejo de ecosistemas es la solución o el problema.
- 2) Destrucción de ecosistemas a través de la mitigación.
- 3) La trampa de los recursos y bienes.
- 4) La incertidumbre de los resultados.
- 5) Desplazamiento de especies mejor adaptadas al estrés antropogénico.
- 6) ¿Los procesos sucesionales controlados por el hombre deben convertirse en la norma?
- 7) La obtención de individuos de especies nativas para la recolonización sin dañar ecosistemas bien conservados.

El primer problema ético cuestiona el hecho de que si ha sido el manejo de ecosistemas el que nos ha llevado al estado actual de deterioro, debemos de considerar cuidadosamente si más manejo puede alterar el rumbo de degradación que sigue el ecosistema y dirigirlo hacia una trayectoria diferente, pues en ocasiones basta con renunciar a las prácticas que están causando el daño. Respecto a esto, la restauración es una estrategia ética si toda la evidencia disponible indica que es la mejor forma de revertir el daño. Esto nos lleva a considerar el segundo problema ético que es de gran importancia, y es que la restauración ecológica, cuando se usa como estrategia de mitigación de daños ambientales, puede convertirse en la justificación de una mayor destrucción de ecosistemas para obtener beneficios a corto plazo. Consideremos el caso de un proyecto de infraestructura cualquiera, como una carretera o una presa. Estas obras, cuando son bien planeadas benefician a la sociedad; sin embargo, inevitablemente generarán un impacto ambiental negativo al alterar o destruir ecosistemas. La mitigación a través de la restauración busca reducir este tipo de impacto negativo recreando un ecosistema como el destruido en otro lado. Sin embargo, si al crear este nuevo ecosistema destruimos otro que se encuentra en buen estado de conservación, como sería el caso de crear un humedal en un bosque, estamos generando una situación en donde hay una mayor destrucción de la naturaleza, pues al daño causado por la obra que se implementó hay que sumar el daño causado por el proceso de mitigación. Incluso cuando el ecosistema destruido se encontraba bien conservado y se restaura en un sitio degradado, lo más probable es que la restauración

sea de menor calidad que lo que se destruyó, en cuyo caso solamente se estará reduciendo el daño en forma parcial. Esto último es inevitable, el problema ético radica en no reconocerlo, y plantear el hecho para que se puedan tomar decisiones informadas y ponderar cuidadosamente los beneficios y daños derivados tanto de las actividades de la obra de infraestructura como de las de mitigación.

El tercer problema ético se relaciona con la tendencia que se ha dado de valorar los servicios ecosistémicos. Algunos de ellos han sido valuados desde hace siglos, como es el caso de la madera que se obtiene de los bosques, y este tipo de bienes han formado parte de la economía de las naciones. Otros, como la captura de carbono, sólo han sido valuados recientemente. El problema ético relacionado con esta valuación gira en torno a diferentes escalas de valores. Para algunos, la naturaleza es un bien y como tal puede estar sujeta a las leyes del mercado, pero para otros la naturaleza tiene valor más allá de la utilidad que tiene para las personas. En esta disyuntiva, la restauración ecológica se mueve entre los dos extremos reconocidos por Jordan y Lubick que hemos revisado en otros capítulos, entre la restauración utilitaria y la restauración ecocéntrica, ambas son posibles; sin embargo, reconocer el porqué se lleva a cabo un proyecto de restauración es un imperativo ético que afecta métodos, objetivos y estrategias de manejo a largo plazo. El siguiente punto se relaciona con lo que acabamos de mencionar, pues es importante reconocer que por la naturaleza misma de los procesos ecosistémicos, siempre habrá un margen de incertidumbre en los resultados de un proceso de restauración.

Es importante considerar que es posible que a través de proyectos de restauración ecológica bien intencionada se causen daños que no puedan ser detectados sino al mediano y largo plazo. Por ejemplo al introducir ciertas especies nativas al sitio que se está interviniendo, es posible que por interacciones competitivas se eliminen especies que son capaces de tolerar los regímenes de disturbio impuestos por las prácticas de manejo del ser humano en ese ecosistema en particular a escalas mayores, y que por lo tanto el resultado del esfuerzo sea una comunidad empobrecida. Este es un problema ético difícil de resolver porque, por un lado, la restauración busca ayudar al establecimiento de comunidades similares a comunidades naturales que estén compuestas por especies nativas, que sean resilientes y se sostengan solas al largo plazo. Sin embargo, dada la cada vez mayor dominación de los ecosistemas del planeta por el ser humano, y por lo tanto de ecosistemas sujetos a regímenes de disturbio impuestos por las formas de manejo, la eliminación de especies resistentes puede causar problemas serios que limiten los servicios que proporciona el ecosistema.

En función de lo anterior, surge otro problema ético: si cada vez más ecosistemas están dominados por las actividades humanas, entonces también lo estarán los procesos sucesionales. Si este es el caso, la restauración ecológica puede ser un instrumento que cause mayor dominación de la naturaleza por el ser humano. Otra perspectiva de este problema es que es cada vez más frecuente que ecosistemas restaurados no cumplan

con el principio de autosostenibilidad, pues requieren de manejo continuo por diversas razones. A veces, por cubrir áreas de extensión pequeña en comparación con el área que el tipo de ecosistema cubre de manera natural, muchos de los procesos que ocurren de manera natural no se dan en el sitio restaurado porque dependen de factores que se manifiestan a mayores escalas. En estas circunstancias la única alternativa es el manejo continuo que debe suplir a los procesos que no se pueden dar. Otro caso sería cuando es necesario el manejo continuo para evitar la recolonización de especies invasoras.

Finalmente, es un problema ético la obtención de material para la restauración de un sitio, particularmente de material biológico, ya sean semillas, plantas o animales. En general, éste se obtiene de ecosistemas bien conservados (aunque para la restauración de sitios severamente degradados, en ocasiones, se pueden obtener semillas de especies tolerantes al estrés y pioneras de sitios perturbados, como el derecho de paso de carreteras), y por lo tanto es necesario tomar medidas para no dañar ni poner en riesgo la viabilidad de las poblaciones de las especies que se colecten.

Preguntas de Repaso

1. ¿Con qué dificultades se enfrentó la restauración ecológica para que fuera incorporada a las formas de manejo de los ecosistemas?
2. ¿Cuál es la relación entre el nivel de degradación y las diferentes alternativas de manejo incluyendo la restauración?
3. ¿En qué se basan las críticas desde una perspectiva ética a la restauración ecológica?

Lecturas recomendadas

- Jordan, W.R., 2003. The Sunflower Forest: Ecological Restoration and the New Communion with Nature. University of California Press, EUA.
- Wagner, M.R., W.M. Block, B.W. Geils y K.F. Wegner, 2000. Restoration Ecology: a new paradigm, or another merit badge for foresters. *Journal of Forestry* 98: 22-27.

Capítulo 9

Barreras como un marco para la restauración ambiental

El proceso de degradación de los ecosistemas es complejo y por lo tanto puede seguir múltiples trayectorias que dependen no solamente del tipo de cambios que sufrieron sino del orden cronológico de los mismos y de la forma en que interaccionaron. Además, los factores responsables de la degradación de los ecosistemas tienen efectos diversos dependiendo del tipo de ecosistema, de su magnitud, frecuencia y extensión. Por lo anterior, es difícil generalizar sobre los procesos de degradación de los ecosistemas y por lo tanto, sobre las medidas que hay que tomar para revertir el daño. Pero los efectos de la degradación se manifiestan claramente en pérdidas de diversidad y de funciones ecosistémicas, de tal manera que el proceso de restauración debe buscar facilitar la recuperación de estos dos atributos que se encuentran relacionados (lo que se ilustra en el modelo de A. Bradshaw que revisamos en la sección 1.2). A pesar de las dificultades, es posible hacer algunas generalizaciones sobre el proceso de degradación que son útiles para organizar el trabajo de restauración ecológica. Pero antes de considerarlas comencemos recordando que el término degradación implica un juicio de valor como lo establecieron

Hochstrasser *et al.* (2014) en un libro dedicado al estudio de los patrones de degradación en tierras áridas:

“Degradación” es un juicio de valor; la tierra sólo puede ser considerada como degradada con respecto a algún uso que se le puede dar, ya sea en el pasado o potencialmente en el futuro... sin embargo, para caracterizar qué tan degradada se encuentra la tierra, son las propiedades físicas y biológicas del paisaje las que típicamente se miden, en lugar de la utilidad inherente o potencial.

Siguiendo esta línea de razonamiento, es necesario establecer las condiciones del sitio y la utilidad o finalidad que se espera del mismo. Para la restauración ecocéntrica, dado que busca recuperar los ecosistemas por su valor intrínseco y por ello maximizar tanto la estructura como la capacidad funcional del ecosistema, la finalidad no es tan difícil de establecer siempre y cuando se cuente con un sistema de referencia adecuado. Para otros fines, establecer la finalidad puede ser un proceso más complejo.

Aunque en cualquier ecosistema la degradación tiende a ser muy rápida y severa, por ejemplo cuando se destruye la vegetación y se remueve el suelo con maquinaria pesada, en general los procesos de degradación son más graduales. En ecosistemas terrestres los procesos de degradación pueden afectar a una o pocas especies, por ejemplo cuando se colectan o cazan especies útiles y se pone en riesgo la viabilidad de sus poblaciones. A veces se elimina la cobertura vegetal para utilizar el terreno para agricultura o ganadería, sin necesariamente alterar las propiedades de suelo de manera severa, y se le puede mantener adecuadamente para los fines agrícolas si se llevan a cabo prácticas para su conservación. Si el manejo agrícola o pecuario no es adecuado, las propiedades del suelo se pueden ver alteradas, e incluso el suelo se puede perder por completo, lo que lleva a condiciones extremas de degradación.

En ecosistemas acuáticos y humedales, las rutas que los llevan a la degradación también pueden depender de factores de impacto directos sobre elementos muy específicos, como la pesca o colecta de plantas, que actúan de manera gradual; o súbitos, como el dragado o rellenado. Pero en muchas ocasiones el impacto es una consecuencia indirecta del manejo que se da en las cuencas en las que se encuentran los cuerpos de agua y los humedales, por ejemplo, la erosión que ocurre en campos agrícolas; la que en términos del ecosistema terrestre de la cuenca puede no ser muy severa, en términos de ecosistema acuático o del humedal puede tener consecuencias catastróficas. Esto se debe a que los cuerpos de agua y los humedales en general se encuentran en las partes bajas y por lo tanto concentran los efectos de lo que ocurre al nivel de toda la cuenca.

Si consideramos al proceso de degradación como una secuencia de eventos que va destruyendo diferentes componentes del ecosistema, podemos de la misma manera considerar al proceso de restauración como un proceso secuencial que genera las condiciones para que los componentes del ecosistema se restituyan, pero en sentido inverso del que

siguió el proceso de degradación. De tal forma que si la pérdida del suelo es el último paso en el proceso de degradación de un ecosistema terrestre, el primer paso para su restauración debe ser tomar medidas para mejorar las condiciones del suelo; o del sustrato, si el suelo fue totalmente destruido. Esta idea sugiere que el proceso de restauración puede ser visto como un proceso para superar barreras sucesivas que impiden que se den los procesos ecológicos que llevan a la recuperación de la estructura y función de los ecosistemas.

Diversos autores han reconocido la utilidad de esta aproximación. Por ejemplo, Margaret Palmer y sus colaboradores (1997) analizaron el papel de los principios que se han desarrollado alrededor de la ecología de comunidades y su utilidad para la restauración ecológica (figura 9.1). Una de sus conclusiones importantes es que la restauración de un ecosistema degradado depende de factores locales y regionales, a ambas escalas algunos estarán relacionados con el ambiente físico y otros con los elementos biológicos que se encuentren presentes. A escala local, las condiciones del microclima, las características del hábitat (en particular las condiciones del suelo y el régimen de disturbio) y las especies que se encuentran presentes, que van a interactuar con las especies que se introduzcan al sitio como parte del proceso de restauración son los factores más importantes. A nivel regional el clima destaca por su importancia para determinar el tipo de ecosistema que se puede desarrollar en el sitio, y también destacan las especies que se encuentran formando el conjunto de especies regionales ya que son las colonizadoras potenciales del sitio de restauración.



Figura 9.1. Limitaciones o barreras generales para la restauración ecológica. Estas limitaciones van a depender de la escala, algunas son consecuencia de las características de la región en donde se encuentra el sitio a restaurar y otras de las condiciones del sitio en sí mismo (modificado de Palmer *et al.*, 1997, con permiso de John Wiley and Sons).

Antes del establecimiento de la vegetación, en muchas ocasiones será necesario modificar las condiciones topográficas del sitio y, como paso subsecuente, a mejorar las condiciones del sustrato para que la vegetación (o al menos algunas especies tolerantes a condiciones de estrés) puedan establecerse y favorecer que se reinicien procesos ecológicos en el sitio (figura 9.2).

En sistemas acuáticos y humedales las condiciones físicas que en muchas ocasiones hay que mejorar en una primera etapa están relacionadas, además de con el sustrato, con el régimen hidrológico, que es fundamental para definir muchas de las características de este tipo de ecosistemas. Las barreras bióticas son de naturaleza muy diversa y por lo tanto es posible clasificarlas siguiendo criterios diferentes. El primero está relacionado con las limitaciones detectadas por Palmer y sus colaboradores, que giran en torno a la capacidad de crear una comunidad diversa y representativa del ecosistema que se pretende restaurar, de tal forma que las barreras bióticas más importantes se relacionan con el tipo y número de especies presentes en el sitio. Las especies presentes pueden facilitar, impedir o no tener un efecto sobre las que se introduzcan, lo que se debe de tomar en cuenta. Por ejemplo, la presencia de una o varias especies invasoras puede ser una barrera muy difícil de superar en el proceso de restauración, debido a su capacidad competitiva que evitará el establecimiento de especies nativas.

Las especies presentes en el paisaje circundante son también importantes para el proceso de restauración en función de la capacidad que tengan de colonizar el sitio; es decir, son los procesos de dispersión los que determinarán el tipo de barreras relacionadas con ellas. Otras barreras estarán relacionadas con las interacciones como la competencia, la depredación y la herbivoría. Todas son interacciones que pueden actuar como barreras a la restauración, que pueden facilitarla o que pueden ser utilizadas para superar otras barreras. Cómo actúe cada uno de estos tipos de interacciones dependerá de su interacción con otros factores tales como las características del microclima y del sustrato, la disponibilidad de recursos y la forma de las redes de interacciones. Por ejemplo, la herbivoría puede representar una barrera en etapas iniciales de la restauración si afecta de manera desproporcionada a los individuos de las especies que se introducen al sitio (Allen *et al.*, 2005), pero en etapas posteriores puede ser un factor determinante para mantener la diversidad.

Otra forma de clasificar las barreras se centra en los procesos que limitan la recuperación de la vegetación, en particular las limitaciones para el establecimiento de las especies nativas que se introducen como parte del proceso de restauración. Consideremos los siguientes ejemplos. En un estudio llevado a cabo por Bonfil y Soberón (1999) los autores colocaron bellotas en el interior de bosque, en el borde y en un sitio degradado, con el objetivo de establecer cuales son las características del nicho de regeneración de *Quercus rugosa*, para restaurar encinares. Lo que encontraron fue: 1) que la remoción de las bellotas por depredadores de semillas fue mayor cuando éstas se encontraban

formando grupos mayores; 2) la remoción de bellotas fue mayor en el borde que en las otras dos condiciones; 3) la germinación y el establecimiento de plántulas fue mayor en el bosque y en el borde que en el sitio degradado debido a la desecación de las bellotas; 4) la supervivencia fue afectada considerablemente por las condiciones del sitio, fue mayor en el borde y menor en el sitio degradado; 5) la temporada de sequía, que fue severa, causó alta mortalidad en el borde y en el sitio degradado, en áreas parcialmente sombreadas se vio favorecida la supervivencia, fue cercana al 95%, comparada con 50% en los otros sitios. En otro estudio esta vez con *Quercus insignis* las barreras fueron la herbivoría por mamíferos pequeños y la desecación (Montes-Hernández y López-Barrera, 2013).

De los ejemplos anteriores podemos reconocer que las barreras se dan en diferentes momentos del proceso de establecimiento y desarrollo de las plantas y que implican las interacciones entre factores físicos del medio y procesos bióticos, y se pueden agrupar en tres categorías (Vargas, 2007): las relacionadas con la fase de dispersión (que en el ejemplo no fueron estudiadas), las relacionadas con la fase de establecimiento (que en este caso se relacionaron con la depredación de semillas y las condiciones que impidieron la germinación y supervivencia temprana de las plántulas), y las relacionadas con la fase de persistencia (que en este caso se relacionaron con la sequía severa posterior al establecimiento de plántulas).



Figura 9.2. En el proceso de restauración hay que superar diferentes barreras bióticas y abióticas, pero la importancia relativa de las barreras de estos dos tipos, sobre todo en las etapas iniciales del proceso de restauración, depende de qué tan degradado se encuentre el sitio.

Hasta ahora hemos discutido solamente las barreras relacionadas con el ecosistema en sí mismo, pero la restauración ecológica es un tipo de manejo, y por lo tanto debe

incluir las necesidades y expectativas de las personas involucradas y en ocasiones las de la sociedad en su conjunto. Estas barreras sociales son otra dimensión que hay que considerar y que en muchas ocasiones son las verdaderas determinantes del resultado de un proceso de restauración. Una forma efectiva de evitar que las barreras sociales impidan que se lleve a cabo un esfuerzo de restauración y de superarlas es incorporar a todas aquellas personas que estarán involucradas directamente en el proyecto, o que se verán afectadas por él, para que participen en la elaboración de la metas.

9.1 Metas de la restauración ecológica

La capacidad que se tenga de remontar las diferentes barreras que presenta un sitio degradado para su restauración es la base para establecer las metas que se pueden alcanzar. A su vez, las barreras están dadas por el nivel de degradación del sitio, pero también por la disponibilidad de técnicas, la capacidad financiera y la capacidad de diálogo con los diferentes grupos involucrados durante y después del proceso de restauración. No tomar en cuenta todos estos elementos puede llevar a generar expectativas que no son realistas, e incluso causar mayor daño ambiental. Esto nos enfrenta a la difícil situación de tener que ser lo más específicos posibles en cuanto a lo que se puede hacer, pero a la vez reconociendo la realidad de que cualquier proceso de restauración va a estar sujeto a un rango considerable de incertidumbre, pues los factores que influyen en el desarrollo de un ecosistema son múltiples y muchos de ellos impredecibles.

Para resolver este problema se han hecho diferentes propuestas, por ejemplo Margaret Palmer (1997) propone, basándose en su análisis de las barreras locales y regionales,

que debemos considerar por un lado el tipo de dinámica natural de la comunidad que se pretende restaurar; es decir, si son comunidades estables con composición y abundancia relativa de especies más o menos constante (como muchos bosques), o si son comunidades muy variables (también llamadas comunidades estocásticas o fuera de equilibrio) en cuanto a la composición y abundancia relativa de especies (como algunos pastizales y sabanas). Por otro lado, también se debe de considerar la intensidad del intercambio de especies entre el sitio de restauración y el paisaje circundante, el cual puede ser limitado o no en función de los mecanismos de dispersión de las especies presentes. Estos dos factores establecen un plano en el cual podemos ubicar diferentes metas para la restauración. En un extremo, tendremos un área en donde de manera natural lo que predominan son comunidades muy variables (y por lo tanto el tipo de comunidades deseables para ser restauradas) en donde además hay una gran capacidad de intercambio de especies; en estas circunstancias, predecir la composición final de la comunidad restaurada es prácticamente imposible, y por lo tanto es más razonable plantear las metas en función de características funcionales del ecosistema, como la presencia de ciertos grupos funcionales, o la capacidad de retener el suelo. En el otro extremo, cuando en la región predominan de manera natural comunidades estables y el nivel de intercambio entre el sitio de restauración y sus alrededores es bajo, las metas se pueden plantear sobre todo en función de características estructurales del ecosistema, como la composición relativa de especies o la presencia de especies raras (figura 9.3).



Figura 9.3. Selección de metas en función de las características de la comunidad natural característica de la zona en la que se encuentra el sitio a restaurar y de la capacidad de las especies de migrar hacia el sitio de restauración (modificada de Palmer *et al.*, 1997, con permiso de John Wiley and Sons).

Las metas de la restauración también se pueden establecer en función de otras consideraciones. Por ejemplo, Packard y Mutel (2005) revisan las metas que se pueden elegir para la restauración de praderas, sabanas y bosques en la región del medio oeste de los Estados Unidos de América (región en la que se encuentra la Pradera de Curtis del Arboretum de la Universidad de Wisconsin). Entre las opciones se encuentra restaurar la comunidad original del sitio, entendida como la comunidad natural que se encontraba antes de la colonización europea de la zona, y por lo tanto de la transformación radical del paisaje que pasó, de estar dominado por comunidades formadas por especies nativas a ser un paisaje agrícola. Se ha dado un debate sobre qué tan naturales eran las comunidades a la llegada de los europeos, debido a que ahora se reconoce que el impacto de los grupos humanos que se asentaron en la región a partir de finales de la última glaciación, y que utilizaban el fuego como medida de manejo del paisaje, alteraron el paisaje para favorecer a cierto tipo de comunidades naturales. Sin embargo, utilizar como punto de referencia el estado inmediato anterior a la colonización europea tiene sentido si consideramos que las transformaciones causadas por el desarrollo industrializado del campo degradaron considerablemente el paisaje, a tal grado que para varios tipos de ecosistemas (influidos o no por los grupos humanos originales) implicó su destrucción casi total.

Pero Packard y Mutel contemplan otras opciones como, por ejemplo, elegir restaurar la comunidad mejor representada por la vegetación remanente presente en el sitio. Esta opción puede ser la mejor si se encuentran especies amenazadas, o si se cuenta con pocos recursos para llevar a cabo el proyecto de restauración. Pensando en especies amenazadas, es posible que en el sitio, por sus características físicas, sea posible elegir entre diferentes tipos de comunidades, pero en un paisaje en particular, algunas de estas comunidades se encontrarán más amenazadas que otras porque su extensión es muy limitada. Si este es el caso, elegir el tipo de comunidad más amenazada como meta puede contribuir a reducir riesgos de extinción a nivel regional.

A veces, en particular si el sitio se encuentra muy degradado, restaurar una muestra lo más representativa de una comunidad natural puede ser la meta más razonable, al igual que si se cuenta con pocos recursos o si el área a restaurar es pequeña. Aunque hay que considerar que diferentes especies requieren de hábitats de diferentes tamaños para poder establecer poblaciones viables, y por lo tanto las especies que requieren de extensiones grandes no podrán establecerse en sitios pequeños. Finalmente, la meta puede ser establecer la comunidad que se radique más fácilmente, lo que en muchas ocasiones se reduce a controlar los factores de disturbio que evitan el establecimiento de especies nativas, o controlar especies exóticas que se han establecido en el sitio.

Los criterios de selección de metas descritos anteriormente son para proyectos de restauración en los que se busca lograr comunidades dominadas por especies nativas, y en donde el fin después de la intervención es un tipo de manejo que privilegie la conservación. Pero como ya vimos, la restauración también puede ser utilizada como estrategia de

manejo en sitios o paisajes utilizados con fines productivos. En estos casos las metas van a depender también del estado de degradación del sitio, pero es necesario hacer algunas precisiones para no confundir entre la restauración y otras estrategias de manejo, lo que se ilustra claramente si pensamos en ecosistemas boscosos.

El manejo forestal tiene un origen que se pierde en el pasado. Existen registros históricos que indican que en la India se establecieron criterios de manejo forestal en el período Gupta, entre los años 320 y 800 de nuestra era (para una excelente revisión de la historia de la silvicultura ver Baker *et al.*, 2003). Con el paso del tiempo, la silvicultura se centró más en el manejo de plantaciones forestales, en donde maximizar la producción de madera y reducir el tiempo de rotación, es decir el número de años que hay que esperar entre que se plantan los árboles y se cortan, eran objetivos prioritarios. A pesar de que con el paso del tiempo la silvicultura comenzó a incorporar otras prioridades; en particular, establecer formas de manejo que permitieran conservar algo de la diversidad y los servicios ecosistémicos de los bosques, la producción sigue siendo la meta principal. De tal forma que cuando comparamos las metas de la silvicultura y de la restauración ecológica (particularmente en su vertiente ecocéntrica), las diferencias son muy claras. Pero no es así cuando la restauración se incorpora en paisajes en donde se obtienen productos forestales y otros beneficios del bosque.

Para distinguir las diferencias e identificar los puntos de encuentro podemos comenzar por lo obvio, que tanto en un esquema de manejo silvícola como en uno de restauración ecológica de bosques, plantar árboles es casi invariablemente una de las actividades que se llevan a cabo. Pero las plantaciones forestales y las plantaciones para restauración difieren en varios puntos fundamentales. Para empezar, en el caso de las plantaciones forestales es aceptable el uso de especies exóticas. Incluso ya existe una especie forestal genéticamente modificada, *Populus nigra*, a la cual se le introdujo el gen *cry1Ac* de *Bacillus thuringensis* para que sea resistente al ataque de insectos que comen sus hojas. Este organismo genéticamente modificado (OGM) ya se utiliza comercialmente en China (FAO, 2004). En cambio, en restauración ecológica el uso de especies exóticas prácticamente nunca ocurre.

Otras diferencias las podemos encontrar en la disposición espacial de los árboles y de la estructura de edades, en particular si consideramos las plantaciones forestales más tradicionales (figura 9.4). En las plantaciones forestales lo habitual es plantar los árboles siguiendo patrones regulares, tanto por cuestiones de eficiencia a la hora de llevar a cabo la plantación como para facilitar el mantenimiento. En restauración los patrones regulares deben ser evitados porque se sabe que cuando los árboles forman hileras, se generan patrones espaciales que hacen que las presas sean más visibles para los depredadores, y por lo tanto se crea un hábitat de poca calidad. De tal forma que una plantación planeada siguiendo los estándares silvícolas tradicionales no necesariamente contribuye a la restauración de un sitio degradado, y una plantación que sigue criterios de restauración ambiental puede ser pobre en términos silvícolas.

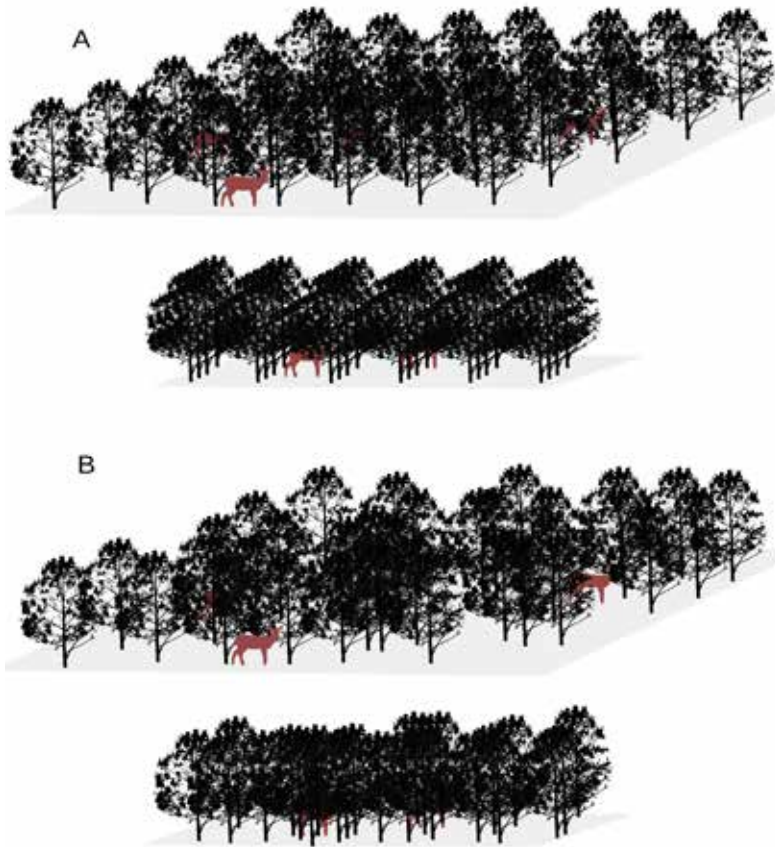


Figura 9.4. La disposición espacial de los árboles en una plantación es muy importante para la calidad del hábitat: los patrones regulares (en A) no permiten que las presas puedan encontrar refugio de los depredadores, porque en ningún punto la vegetación es lo suficientemente densa como para que no sean vistos. Cuando el patrón es irregular, se forman manchones de vegetación muy densa que sirven como refugio (en B).

De lo anterior se desprende que la restauración para fines productivos debe de ser un compromiso entre las metas de producción y las metas de la restauración tendiendo más a las segundas, dado que en el caso particular del ejemplo de las plantaciones ya existe la disciplina de la silvicultura ecológica que busca mejorar las condiciones para la biodiversidad y a la vez maximizar la productividad. Para compatibilizar las metas se pueden intentar varias aproximaciones, pero lo que se busca es llegar a un compromiso; por ejemplo, sacrificar parte de la eficiencia de una plantación forestal para permitir un patrón más natural de la distribución de los árboles, o establecer plantaciones mixtas en donde algunos de los árboles serán subóptimos en términos de producción de madera (o incluso inútiles para fines silvícolas), pero proporcionarán recursos para la fauna. También

estableciendo mosaicos en donde algunos rodales serán utilizados para la producción silvícola con métodos tradicionales de alta productividad, otros rodales se establecerán con fines múltiples y otros que serán restaurados para fines de conservación, o para proporcionar servicios ecosistémicos como la recarga de acuíferos y la conservación del suelo en laderas muy pronunciadas. Para esto la planeación a escala de la cuenca es muy importante, pues diferentes zonas dentro de la misma son mejores para algunos fines que otros; por ejemplo, cañadas y el área cercana a los cursos de agua (permanentes o estacionales) son muy importantes para garantizar la disponibilidad de este recurso, por lo que su restauración para conservación y provisión de servicios ecosistémicos es una buena opción y dejar zonas más planas y alejadas de los cursos de agua para producción. Los métodos de manejo sustentable de bosques se basan en este tipo de planeación.

La crisis ambiental nos obliga a considerar otros factores al plantear metas para la restauración que sean compatibles con los procesos de cambio a nivel planetario. El cambio global, y en particular el cambio climático, tiene implicaciones de gran importancia cuando se consideran las opciones de restauración. Las consecuencias esperadas del cambio climático varían mucho entre regiones del planeta, en algunos casos los modelos predicen condiciones más favorables para el desarrollo de la vegetación, por ejemplo en las regiones circumpolares del hemisferio norte, pero en otras se esperan condiciones de sequía más severas. Independientemente de la dirección del cambio, es el cambio mismo lo que representa un reto, pues en muchos casos es obvio que las comunidades de plantas que actualmente se desarrollan en un sitio, o que se desarrollaban en el pasado reciente, no puedan hacerlo en el futuro cuando las condiciones cambien. Esto se ilustra claramente cuando consideramos las predicciones de hábitat potencial que se pueden hacer a través de diversos modelos. Este es el caso del oyamel (*Abies religiosa*) en México, que sufrirá una reducción en su hábitat potencial en lo que resta del siglo XXI (figura 9.5), lo que evidentemente limita las posibilidades para la restauración de bosques de oyamel en el futuro. Cómo incorporar las consecuencias esperadas del cambio climático para la restauración lo veremos más adelante.

De todo lo anterior podemos resumir una serie de criterios para establecer metas para la restauración ecológica:

- 1) El tipo de ecosistema o comunidad que se puede establecer en el sitio considerando las condiciones regionales y los cambios esperados en el futuro.
- 2) El nivel de degradación del sitio que se pretende restaurar, y por lo tanto el tipo de barreras que hay que superar.
- 3) El uso esperado del sitio una vez concluido el proceso de restauración, lo que ubicará al proyecto entre la restauración ecocéntrica más estricta, la restauración productiva o la recuperación parcial de estructura y función del ecosistema.
- 4) Los recursos y el tiempo disponible para el proyecto.
- 5) Otros factores de tipo social.

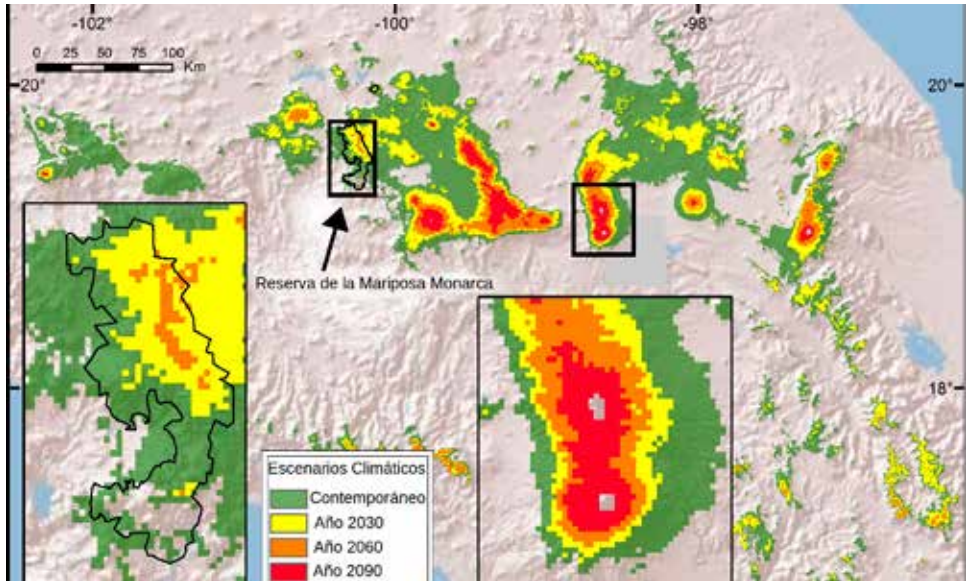


Figura 9.5. Hábitat potencial para el oyamel (*Abies religiosa*) en relación a los cambios esperados por el cambio climático. El hábitat potencial para esta especie se reduce considerablemente y en el futuro el clima no será adecuado en muchos lugares en donde hoy domina (Sáenz-Romero *et al.*, 2012, con permiso de Elsevier).

9.2. Barreras físicas

Para fines de una exposición ordenada de las ideas, en esta y en las próximas secciones del capítulo revisaremos los diferentes tipos de barreras que habitualmente se presentan en un sitio degradado que se pretenda restaurar, comenzando por las barreras de carácter físico. Mientras más degradado se encuentre un sitio mayor será el número de barreras con las que se tendrá que trabajar. Esto no implica que en todos los casos será necesario intervenir directamente para superarlas todas, pues muchos procesos están interrelacionados y es frecuente que al intervenir para superar una barrera, se creen condiciones que permitan la superación de otras. En otras palabras, hay medidas de restauración que tienen efectos en más de un componente del sistema.

El caso extremo de degradación (figura 9.6) es cuando se ha perdido el ecosistema por completo, la vegetación, la fauna e incluso el suelo. Esto se ilustra muy claramente en las minas a cielo abierto. En estas condiciones extremas de degradación, las primeras barreras que hay que considerar están relacionadas con la topografía.



Figura 9.6. Mina a cielo abierto en donde se pueden apreciar las capas de la vegetación y del suelo en el corte causado por la explotación minera y las condiciones de degradación como consecuencia de ella.

9.2.1. Características topográficas

Las características topográficas del terreno definen propiedades importantes del sitio, incluyendo las relacionadas con el escurrimiento del agua o su acumulación, las que dependen de la exposición a la insolación, y las que dependen de la estabilidad de los materiales, incluyendo desde luego al suelo remanente o el sustrato. Uno de los problemas más frecuentes es el de pendientes muy pronunciadas que son inestables y causan desprendimientos. Este tipo de situación impide un adecuado establecimiento de la vegetación y es a la vez un riesgo para las personas. La solución más frecuente es modificar el ángulo de la pendiente para que ésta sea estable y permita un establecimiento eficiente de la vegetación (figura 9.7).



Figura 9.7. Cuando las condiciones topográficas son una barrera para la restauración es necesario modificarlas, una de las medidas más frecuentes es modificar la pendiente para estabilizar el sustrato y facilitar el desarrollo de la vegetación.

El ángulo que permite la estabilidad del material del terreno depende de sus propiedades; en particular, del tamaño de las partículas y su nivel de cohesión. Se conoce como ángulo de reposo, y es el ángulo máximo en el que una pila de un material granular es estable. Además del ángulo de reposo, hay otras consideraciones que se deben hacer al momento de modificar una ladera con fines de restauración, pero en general se debe procurar que la relación entre la longitud y la altura de la ladera sea lo más grande posible, en el orden de 20:1. Sin embargo, esto evidentemente no es posible en muchas ocasiones, particularmente en zonas montañosas o que de manera natural poseen una topografía accidentada, de tal forma que otras consideraciones pueden ayudar a tomar decisiones para el diseño de las pendientes. Por ejemplo, la relación entre la longitud y la altura de una ladera que permite el trabajo de tipo agrícola con maquinaria común varía entre 2.5:1 a 3:1 y en general la vegetación se puede desarrollar de forma muy adecuada con pendientes de 4:1. Pendientes mayores a esta última relación en muchos tipos de suelo favorecen la erosión severa y la formación de cárcavas. Cuando sea necesario llevar a cabo la rectificación de taludes, se debe considerar la topografía general de la zona y planear para evitar problemas derivados de la escorrentía. La escorrentía puede causar problemas severos y debe ser controlada. Cuando es posible en términos técnicos y económicos, el diseño adecuado de taludes y otras modificaciones del terreno puede resolver el problema. Pero en muchas ocasiones los costos asociados al uso de maquinaria pesada pueden impedir que se lleve a cabo la modificación de la topografía. Si este es el caso, existen diversas estructuras que pueden ayudar a controlar la escorrentía, algunas permanentes y otras temporales. Entre las estructuras permanentes una de las más frecuentes son las presas de gaviones (figura 9.8). Las presas de gaviones se construyen con rocas que son apiladas y consolidadas con malla metálica, y son muy útiles para controlar la erosión en cárcavas.



Figura 9.8. Presa de gaviones para controlar la escorrentía.

Las presas de gaviones reducen la velocidad del flujo de agua y por lo tanto su poder erosivo, además de que retienen los azolves. Otra ventaja de estas estructuras es que toleran cierta deformación. Como se mencionó, los gaviones son cajas de alambre que se pueden adquirir ya fabricadas o se pueden elaborar con malla metálica (figura 9.9). Es importante considerar varios factores cuando se diseñan presas de gaviones,

y quien esté interesado puede consultar la bibliografía especializada al respecto. Sin embargo podemos mencionar los más importantes (de acuerdo a López Martínez y Oropeza Mota, 2009):

- 1) Determinar la sección transversal de la cárcava.
- 2) Calcular las cantidades de agua y sedimento que se acumularán aguas arriba de la presa.
- 3) Estimar el escurrimiento máximo que se puede dar en la cuenca de la cárcava para diseñar adecuadamente la capacidad máxima del vertedor.
- 4) Calcular los empotramientos requeridos en ambas márgenes de la cárcava para evitar filtraciones que debiliten la integridad de la presa.
- 5) Diseñar un colchón amortiguador debajo del vertedor para evitar socavones de lecho por la fuerza de la caída del agua.

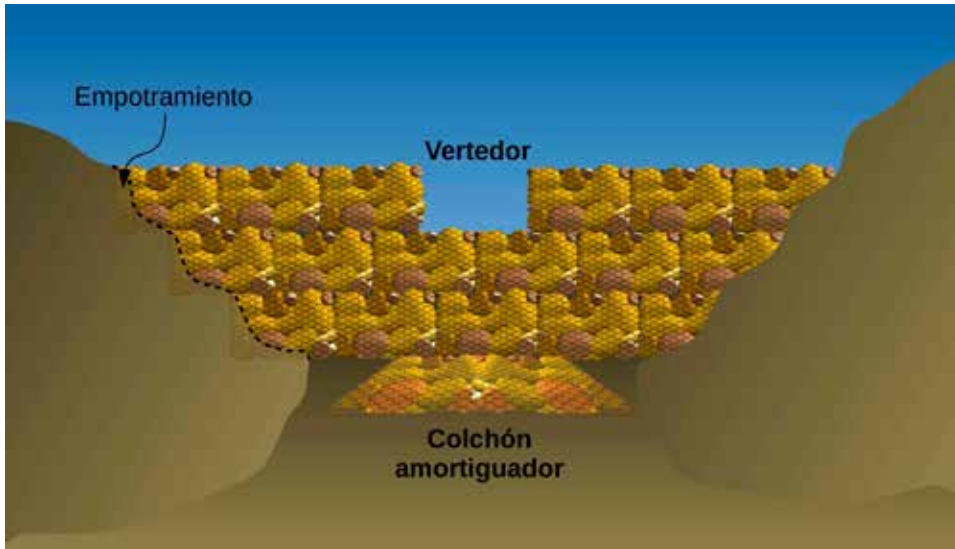


Figura 9.9. Esquema de una presa de gaviones en donde se indican los principales elementos estructurales.

El número de presas de gaviones que se construyan dependerá de la pendiente de la cárcava, pero una regla general es que la distancia entre cárcavas debe ser tal que el nivel de agua retenido por la cárcava inferior debe llegar a la base de la cárcava inmediata superior. Las presas de gaviones se llenan de sedimento con el paso del tiempo, lo que permite que se establezca el terreno y se facilite el establecimiento de la vegetación.

Existen otros tipos de estructuras que se pueden fabricar para reducir la velocidad de flujo y retener azolves cuando las obras que se requieren son pequeñas. Estas estructuras se pueden fabricar de diferentes materiales incluyendo muchos que se encuentran dispo-

nibles localmente (figura 9.10). Las barreras de piedra acomodada, de troncos, de ramas o de ramas en manojos (para más detalle ver FAO, 2000).



Figura 9.10. Estructuras de piedra acomodada para reducir la fuerza del agua que escurre en un sitio severamente erosionado.

Otra de las medidas que se pueden tomar para controlar la erosión en sitios severamente degradados es el terraceo, sin embargo, la construcción de terrazas genera un contorno poco natural y por lo tanto no es muy deseable cuando otras alternativas de control de la erosión y la escorrentía son posibles. Cuando se determina que es la mejor alternativa, el terraceo altera el contorno del terreno para que el agua circule con menor velocidad a lo largo de la pendiente y se retenga el suelo. Esto se logra por medio de movimientos de tierra en donde se hace un corte en la parte superior de lo que será la terraza y el material se acumula en la parte inferior. Las terrazas son recomendables para suelos con pendientes que no sean mayores a 50% (es decir pendientes con una relación de 2:1 o 26.5°).¹⁶ Las terrazas van a interceptar el agua y se pueden diseñar en función de su comportamiento esperado, pueden ser terrazas de absorción, que son recomendables para zonas con baja precipitación pluvial o terrazas de drenaje, propias para sitios con lluvias intensas. Los sistemas de terrazas deben complementarse con un sistema de canales de drenaje, y su diseño debe contemplar las características naturales del terreno, para aprovechar los drenajes naturales y evitar las zonas susceptibles a sufrir erosión severa.

Existen varias tipos de obras que se pueden realizar para controlar los escurrimientos y permitir un drenaje adecuado del agua, muchas derivadas del manejo de suelos con fines agrícolas. Entre las más frecuentes se encuentran las zanjas trinchera, que se utilizan para establecer plantaciones forestales en sitios con pendientes pronunciadas y

¹⁶ Existen varias maneras de expresar la pendiente, una es a través de la relación entre la distancia horizontal y la distancia vertical; por ejemplo, si por cada dos metros que avanzamos en la horizontal subimos 1 m en la vertical, la pendiente es de 2:1. Otra manera de expresarlo es en forma porcentual, para nuestro ejemplo la pendiente es del 50% (distancia vertical / distancia horizontal X 100). También se puede expresar la pendiente en grados, que es el ángulo entre la horizontal y la línea de la pendiente. La relación entre la pendiente en % y en grados es: $\text{Pend\%} = \tan(\text{pend.grad}) \times 100$.

en suelos propensos a sufrir erosión severa. Se construyen siguiendo las curvas de nivel del terreno y en general no tienen longitudes mayores a 3 metros, las medidas exactas y el espaciamiento depende de la precipitación pluvial y de la pendiente. Sin embargo, las zanjas trincheras como práctica de conservación de suelos deben ser consideradas muy cuidadosamente, porque pueden tener efectos muy negativos que superen por mucho los beneficios que su utilización podría tener. Las consecuencias negativas incluyen la movilización del suelo, que puede superar las 120 ton/ha, y la exposición de más de 6 toneladas de carbón orgánico en la superficie (Cotler *et al.*, 2015). La exposición del carbón orgánico en la superficie favorece la mineralización de la materia orgánica, con los consecuentes daños a los procesos del suelo, y la liberación del bióxido de carbono a la atmósfera.

Debido a las consecuencias negativas que pueden tener las zanjas trincheras, su uso es más recomendable para facilitar el almacenamiento de agua en zonas áridas y semiáridas, para reducir el flujo de agua superficial, para conservar agua y para promover el establecimiento de árboles en sitios degradados. Más concretamente, pueden ser útiles en sitios con precipitación pluvial aproximada de 300 mm, con pendientes menores a 40% en suelos poco profundos que no tengan un horizonte arcilloso y que se encuentren cubiertos por vegetación rala o discontinua (Cotler *et al.*, 2015).

Con excepción de las zanjas trincheras y las presas de piedra acomodada u otros materiales, las otras estructuras y técnicas descritas para controlar la erosión y la escorrentía se utilizan solamente en sitios severamente degradados, en donde los proyectos de restauración no son frecuentes. Sí son de uso común cuando se lleva a cabo la recuperación de minas a cielo abierto, o la mitigación del daño causado por obras de infraestructura como carreteras. Sin embargo, aunque es recomendable que el restaurador este familiarizado con las generalidades de estas técnicas, generalmente cuando trabaja en proyectos de recuperación o mitigación lo hace en colaboración con ingenieros y otros profesionales que son los responsables de llevar a cabo las obras necesarias, pero es recomendable su participación para lograr configuraciones que faciliten la recuperación del mayor número de elementos estructurales y funcionales del ecosistema.

9.2.2. Régimen hidrológico

Las características topográficas de un sitio, en interacción con las de los materiales que lo forman, es decir el suelo y su estructura, el tipo de roca madre y otras características geológicas, son fundamentales para determinar el régimen hidrológico. En ecosistemas terrestres la precipitación pluvial es de gran importancia para determinar el tipo de comunidades que se pueden establecer, pero es en los humedales en donde la importancia del régimen hidrológico para establecer la estructura y la función del ecosistema es más evidente. Los humedales se pueden encontrar en diferentes partes de una cuenca, pue-

den estar asociados a ríos o lagos, pueden estar presentes en donde hay manantiales o también en donde se acumula el agua por la características del terreno.

La posición del humedal en la cuenca, y la forma en que le llega el agua, son factores determinantes para definir el carácter del humedal. Los humedales que se alimentan de manantiales, que en general son fuentes de agua pobres en nutrientes y con flujos constantes, son conocidos como marjales, y son más biodiversos que humedales en la misma región cuya fuente de agua es un río, porque el agua de los ríos posee mayores concentraciones de nutrientes y presenta mayores variaciones en el flujo a lo largo del año, lo que favorece a especies resistentes y que además sean buenas competidoras.

Las alteraciones en el régimen hidrológico que afectan a los humedales pueden ser consecuencia de cambios en la cuenca o de modificaciones directamente en el humedal. En el primer caso, cuando se altera a la cuenca, factores como la deforestación pueden incrementar la escorrentía y disminuir la infiltración; si esto ocurre, un marjal puede convertirse en una ciénaga, que es un humedal alimentado por agua superficial, y perder casi por completo su biodiversidad. Lo anterior se ilustra con el diagrama elaborado originalmente por Mark Brinson (1993), en donde diferentes tipos de humedal se ubican según el tipo de agua dominante que los alimenta, ya sea agua de lluvia, agua de escorrentía o agua del subsuelo (figura 9.11).

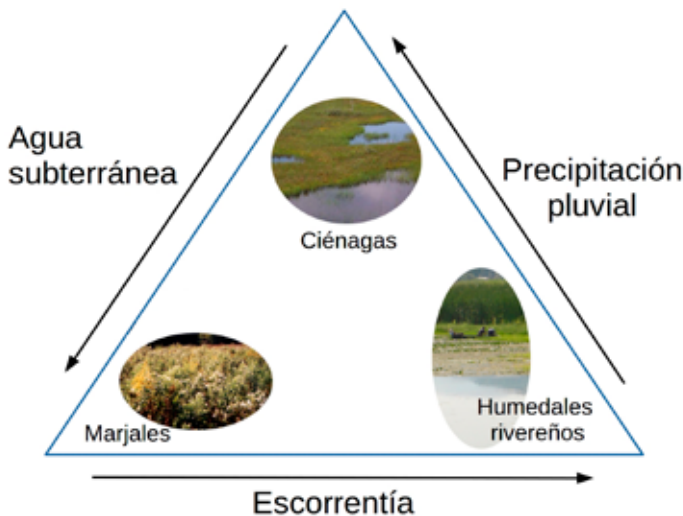


Figura 9.11. Tipos de humedales en función de la fuente dominante de agua, las flechas indican el aumento en la aportación relativa de cada una de las fuentes posibles (modificado de Brinson, 1993).

Cuando las condiciones de la cuenca en la que se encuentran los humedales han sido alteradas radicalmente, restablecer el régimen hidrológico puede no ser posible, lo que se ilustra claramente cuando se secan los manantiales. En otras ocasiones las alteraciones se deben a la construcción de estructuras para mantener el agua fuera del área en donde

se encontraba el humedal; por ejemplo, los diques en zonas costeras, o de obras para drenar el humedal, como cuando se construyen canales de drenaje. Cuando estas son las causas de un régimen hidrológico alterado que impide la presencia de un humedal, es posible restablecerlo de manera satisfactoria eliminando las barreras al flujo del agua o rellenando canales para permitir que el suelo sea inundado de nuevo.

Pero la fuente de agua interacciona con la topografía para crear las condiciones que diferentes especies requieren para establecerse. Uno de los mejores ejemplos de esta interacción se da en las marismas de la costas de Baja California, en México y California, en los Estados Unidos de América. En particular, en la costa de California se han perdido cerca del 90% de este tipo de humedales costeros (Zedler *et al.*, 2001), por lo que su restauración es importante tanto para contar con este tipo de ecosistemas en esa parte de los Estados Unidos, como para proporcionar hábitat para especies amenazadas.

Las marismas mejor conservadas se encuentran en Baja California, en México, por lo que han servido como modelo. En particular, la Bahía de San Quintín fue explorada por Joy Zedler y varios de sus colaboradores (1999) para entender la relación entre la heterogeneidad espacial y la distribución de las diferentes especies de plantas que se encuentran en la marisma. En toda la marisma la mayoría de las especies se encuentran en una banda de elevación de tan sólo 30 centímetros de ancho. Aunque las diferentes especies responden también a otros factores. Por ejemplo, *Spartina foliosa* que es un pasto, se encuentra solamente en las zonas abiertas hacia la bahía, aunque en lugares más al interior de la marisma haya sitios con la elevación adecuada. En contraste, otras especies responden tanto a la elevación como a la presencia de canales intermareales (figura 9.12).

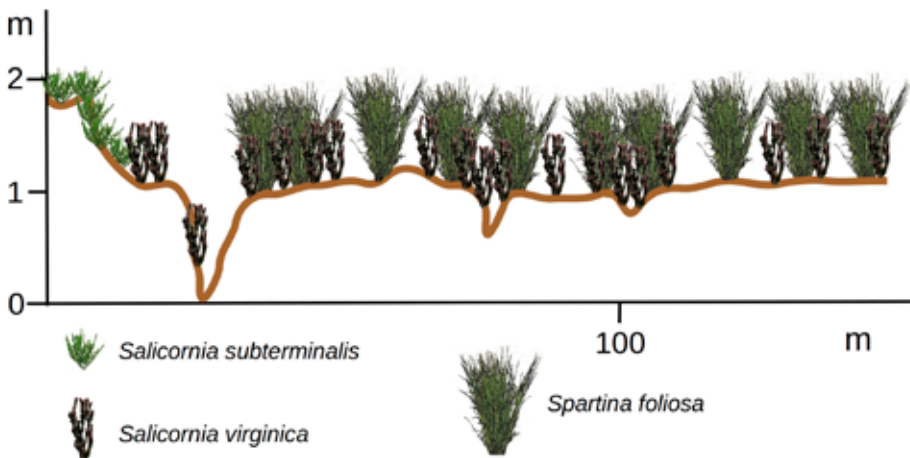


Figura 9.12. Posición de tres especies características de marismas del Pacífico en la región de Baja California y California en relación a la altura mínima a la que se encuentra *Spartina foliosa* en el ecosistema y de la presencia de canales intermareales, las plantas no se encuentran representadas a escala (a partir de Zedler *et al.*, 1999).

De tal forma que la topografía, a la escala de unos cuantos decímetros, y la forma en que el agua se mueve a través de la marisma crean un paisaje heterogéneo que en buena medida determina la diversidad de este tipo de ecosistema. Las marismas de Baja California muestran claramente la necesidad de restablecer la heterogeneidad topográfica no solamente a escalas mayores; es decir, de las decenas de metros o más, sino de considerar escalas mucho menores, lo que resulta un reto técnico y económico (figura 9.13).



Figura 9.13. Trabajo en el estuario del Río Tijuana para crear condiciones que permiten alterar la microtopografía para favorecer el establecimiento de la vegetación de la marisma.

Pero en algunas ocasiones es posible lograr la restauración de un humedal al aplicar técnicas sencillas y económicas que permiten restablecer el régimen hidrológico. Bashan *et al.* (2013) aplicaron una de estas técnicas para restaurar un manglar que fue severamente dañado por un huracán que en el año 2001 bloqueó la boca del manglar que permitía el flujo del agua con la Bahía de la Paz, en Baja California Sur. Al interrumpirse el flujo del agua causado por las mareas, las dos lagunas del manglar se secaron causando mortalidad masiva entre los árboles. El trabajo de restauración se inició en el año 2004 al reabrir la boca del manglar en un trecho de 5 metros de longitud y excavar un metro por debajo de la marea alta promedio. La anchura de la excavación era aproximadamente de la mitad del ancho de la boca original, lo que causaba un aumento de la velocidad del agua cuando se retiraba la marea, además, la diferencia en altura de un metro permitió que por el mismo efecto de las mareas se excavaran de nuevo canales de manera natural. Como el sedimento de las lagunas llenaba el canal principal, la excavación se repitió tres veces. Después de la última, la entrada del canal se estabilizó

con rocas. Cinco años después de realizado el trabajo, las tres especies de mangle se recuperaron, *Rhizophora mangle* pasó de cubrir un área de 1428 m² a cubrir 5746 m², *Avicennia germinans* de 661 m² a 2870 m² y *Languncularia racemosa* de 801 m² a 3214 m². En total el área cubierta por mangle se cuadruplicó.

9.2.3. Cambio climático

El cambio climático, en el que las consecuencias de las actividades humanas son un factor importante, es un hecho aceptado actualmente por casi la totalidad de la comunidad científica, debido a las evidencias que se han acumulado en las últimas décadas. El aumento en la temperatura es la consecuencia más citada del cambio climático, pues desde inicios del siglo XX, la temperatura promedio del planeta se ha incrementado en alrededor de 0.7°C, pero más indicativo es que en los últimos 50 años la tasa de incremento ha sido de 0.13°C por década, es decir casi el doble de lo observado en los 100 años anteriores.

Para las plantas son muy importantes varios factores del clima, entre los que destacan la temperatura mínima, que se relaciona con la capacidad de llevar a cabo fotosíntesis y crecer. Como ya vimos en la sección 2.3.2, si las temperaturas son menores a 5°C se detiene la fotosíntesis porque las reacciones químicas involucradas en este proceso se vuelven muy lentas. En el otro extremo, afectan las temperaturas máximas, que en combinación con la disponibilidad de agua determinan las condiciones de sequía. Por lo anterior, si queremos saber cuáles serán las consecuencias del cambio climático en los ecosistemas, es necesario tener una idea de cuáles van a ser las condiciones del clima en el futuro (figura 9.14). Para saberlo es necesario llevar a cabo trabajos de modelado que nos permitan hacernos una idea de qué podemos esperar en el futuro en términos de temperaturas máximas, mínimas y precipitación pluvial, basados en el conocimiento que tenemos sobre el funcionamiento del clima en el planeta y las proyecciones para el futuro de factores clave que lo afectan, en particular de la cantidad de bióxido de carbono que se está acumulando en la atmósfera por las actividades humanas. Los modelos se alimentan de tres tipos de información: en primer lugar la información recabada en miles de estaciones meteorológicas que permiten conocer cómo varía el clima entre regiones; en segundo lugar, de Modelos de Circulación General, que son modelos matemáticos complejos que representan los procesos físicos que ocurren en la superficie terrestre, la atmósfera, los océanos y sus interacciones; y en tercer y último lugar, de información sobre lo que se conoce como escenarios de cambio climático; es decir, un posible resultado en el futuro de las actividades humanas, en particular la emisión de gases de efecto invernadero.

Cambio observado en la temperatura en superficie, 1901-2012

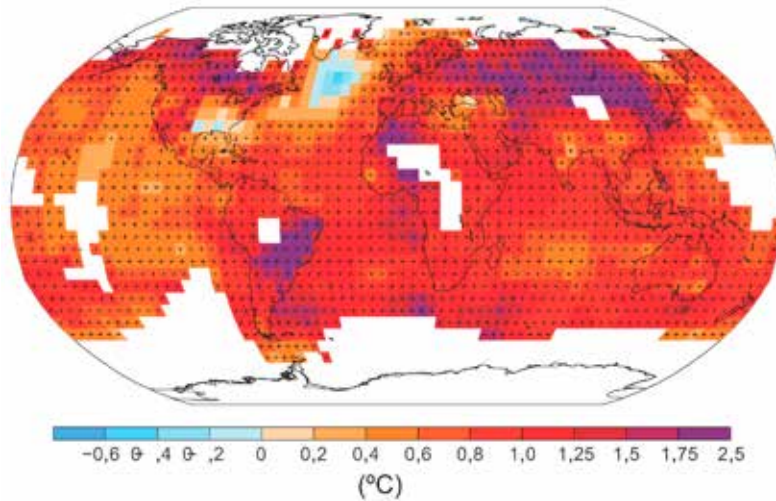


Figura 9.14. Mapa de los cambios observados en la temperatura en superficie entre 1901 y 2012, derivado de las tendencias en la temperatura determinadas por regresión lineal de un conjunto de datos (línea naranja en la imagen). Se han calculado las tendencias en los casos en que la disponibilidad de datos ha permitido efectuar una estimación fiable (es decir, solo para cuadrículas con más del 70% de registros completos y más del 20% de disponibilidad de datos en el primer y último 10% del período de tiempo). Las demás áreas se muestran en color blanco. Las cuadrículas que muestran que la tendencia es significativa al nivel del 10% se indican con un signo + (de IPCC 2013, incluyendo el pie de figura).

Para México, se han elaborado diversos modelos de cambio climático, incluyendo algunos que exploran los posibles efectos en la vegetación del país. Estos trabajos coinciden en que las condiciones en la mayor parte del territorio de México van a ser más áridas, ya sea porque aumenta la temperatura, disminuye la precipitación, o ambos. En un estudio (Sáenz-Romero *et al.*, 2010), se predice que en promedio la temperatura en el país va a aumentar, con respecto a las condiciones que se dieron entre 1961 y 1990, en 1.5°C para el año 2030, 2.3°C para el año 2060 y 3.7°C para 2090. La precipitación pluvial va a decrecer 6.7% para el año 2030, 9.0% para el año 2060 y 18.2% para 2090. De esta forma, para la mayoría de los ecosistemas del país las condiciones se van a volver más áridas, lo que impactará considerablemente a los ecosistemas.

Desde la perspectiva del manejo de los ecosistemas y en particular para la restauración ecológica, tomar en cuenta los cambios esperados por el cambio climático es un gran reto, en primer lugar porque las predicciones varían en cuanto a la magnitud de los cambios, lo que puede tener efectos muy diferentes en las plantas, y por otro lado, porque las plantas en su ambiente natural responden a una gran variedad de estímulos que interaccionan, por lo que tratar de predecir su comportamiento sin llevar a cabo ensayos en condiciones de campo es muy arriesgado. Desde que se reconocieron las primeras

señales del cambio climático, en particular el incremento veloz de las concentraciones de bióxido de carbono, se llevaron a cabo experimentos en campo alterando las concentraciones de este gas por medio de instalaciones complejas y costosas (figura 9.15).



Figura 9.15. Instalaciones en el desierto de Nevada para estudiar el efecto de concentraciones elevadas de bióxido de carbono en la atmósfera. En el recuadro la instalación completa, y uno de los cuadrantes experimentales (Nevada Desert Research Center FACE Facility. Fotografía del recuadro de Stephen Zitzer, la fotografía principal de Lynn Fenstermaker, cortesía de Stanley Smith).

Estos experimentos revelaron información muy importante; por ejemplo, que en algunos casos la productividad de las plantas podría aumentar si otros factores no eran alterados, y que la acumulación de carbono en los ecosistemas aumenta en la medida que aumenta la concentración de bióxido de carbono atmosférico (Evans *et al.*, 2014). Sin embargo, a pesar de la importancia de este tipo de experimentos, su costo y falta de realismo limitaron su utilidad. Si quisiéramos estudiar el efecto del aumento en la temperatura en condiciones de campo, que es una de las predicciones de los modelos de cambio climático más comunes para nuestro país, en particular un aumento sensible de la temperatura pero sin cambios radicales en la precipitación pluvial, nos enfrentaríamos con un problema considerable. Sin embargo, existe un fenómeno que permite lograr esto sin necesidad de complejos sistemas experimentales.

El fenómeno se conoce como la isla de calor urbano, y consiste en que en las ciudades y sus alrededores aumenta la temperatura del aire por el efecto de las superficies expuestas al sol de las construcciones, como son calles, azoteas y estacionamientos. Estas superficies son en general de colores oscuros, cuando no francamente negras, que al incidir en ellas los rayos solares se calientan, a veces alcanzando muy altas temperaturas. Por ejemplo un área pavimentada grande, como un estacionamiento de un centro

comercial, puede superar los 80°C en un día soleado. El efecto acumulado de todas las superficies expuestas de una ciudad sobre el aire que la rodea puede hacer que la temperatura aumente entre 2 y 8 grados centígrados, rango que corresponde a las predicciones de cambio climático para finales de este siglo.

Cuando en una zona urbana o su periferia inmediata se encuentra un área con vegetación natural, contamos con un laboratorio natural para experimentar los efectos de un incremento en la temperatura, manteniendo otros factores como la precipitación pluvial más o menos constantes. Si además el área con vegetación se encuentra en la ladera de una montaña, entonces se cuenta con las condiciones para explorar la capacidad de las plantas de migrar hacia elevaciones más altas, y por lo tanto más frías, en respuesta al cambio climático. Ensayos realizados en laderas que sufren el efecto de isla de calor urbano indican que al menos algunas especies se desarrollan mejor a altitudes mayores a las de su distribución natural (Valle-Díaz *et al.*, 2009); es decir, que la isla de calor urbano genera un desplazamiento altitudinal (figura 9.16), y se puede suponer que un desfaseamiento similar causará el calentamiento global.

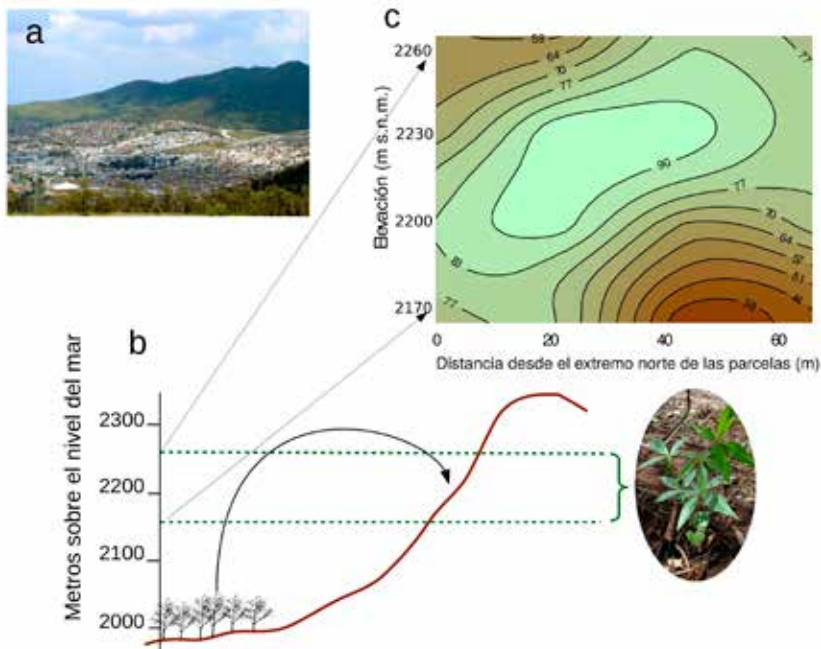


Figura 9.16. Evidencia experimental del desplazamiento altitudinal por cambios en el clima. La ladera de la montaña, que es una zona natural protegida, sufre el efecto de la isla de calor urbano de la ciudad (a). La población de la que se obtuvieron las semillas se encuentra en la cercanía de los 2000 m s.n.m. (b), y las plantas se establecen mejor casi 200 metros por arriba de esa cota altitudinal, lo que se muestra en la gráfica de contornos (c), en donde cada área está definida por un porcentaje de supervivencia (elaborado con datos de Valle-Díaz *et al.*, 2009, con permiso de Elsevier).

Particularmente en el contexto forestal, para evitar los problemas relacionados con este desfase, se ha propuesto hacer uso del manejo de poblaciones para que se establezcan en sitios en donde se dará el clima en el futuro al cual está adaptada la especie. A este manejo se le ha llamado migración asistida (Rehfeldt *et al.*, 2002; Tchekvakova *et al.*, 2006), colonización asistida (Ledig *et al.*, 2010), o reubicación manejada (Richardson *et al.*, 2009). Cuando es necesario mover una población a un sitio en la que no se encuentra esa especie, probablemente el término más adecuado es colonización asistida (Ledig *et al.* 2010). Sin embargo, el término migración asistida tiene un sentido más amplio y se ha hecho más popular (McLachlan *et al.*, 2007; Hewitt *et al.*, 2011). La migración asistida es una medida que causa muchas controversias porque hay quienes han propuesto que puede ser una vía para la introducción de especies potencialmente invasoras, aunque esto se evitaría migrando especies que se encuentran en el ecosistema o la cuenca, y que por lo tanto tendrían la capacidad de migrar por sí solas si sus mecanismos de dispersión fueran lo suficientemente eficientes como para que ocurra el movimiento de las poblaciones con la velocidad impuesta por el cambio climático.

En este sentido, el cambio climático es una barrera a la persistencia muy importante, y es un problema difícil de resolver. El cambio climático global causará un desplazamiento de las condiciones apropiadas para las especies vegetales (y animales) a lo largo de gradientes ambientales, que están estructurados en toda la extensión de gradientes altitudinales y latitudinales. Esto significa que el ecosistema que estamos restaurando hoy en día en el futuro no encontrará las condiciones apropiadas para persistir en el sitio en donde se encontraba originalmente, ya que el clima que le es propicio y para el cual han evolucionado las especies, ocurrirá en otro sitio, y en algunos casos simplemente no ocurrirá. Esto nos obliga a pensar en cómo seleccionar las metas de los proyectos de restauración de tal forma que sean viables a largo plazo (como se mencionó en la sección 3.3.1). Una forma de tratar de adaptarse al cambio climático como barrera a la persistencia es hacer uso de la migración asistida, pensando en un desplazamiento de los ecosistemas restaurados para acoplarlos a las condiciones climáticas que enfrentarán en el futuro (figura 9.17).

Sin embargo, este desplazamiento de ecosistemas encara retos considerables, pues mientras que en el contexto forestal se piensa en manejar poblaciones de una especie, o cuando mucho unas pocas porque son de interés económico, en restauración se tendría que pensar en comunidades completas de plantas, animales y otros organismos. Una forma de abordar el problema es reintroducir grupos de especies que cumplan objetivos concretos, como podrían ser especies útiles, pero en particular especies clave para interacciones bióticas. En el primer grupo se incluyen las especies de valor económico desde luego, pero también las especies que se sabe proveen o facilitan la provisión de otros servicios ecosistémicos. En el segundo grupo se encuentran especies que son hasta donde sabemos, indispensables para que se puedan desarrollar ecosistemas diversos; por

ejemplo, plantas que actúan como nodrizas, hongos capaces de establecer relaciones simbióticas con las plantas (micorrizas), polinizadores y, en general, lo que en ecología se conoce como especies clave.

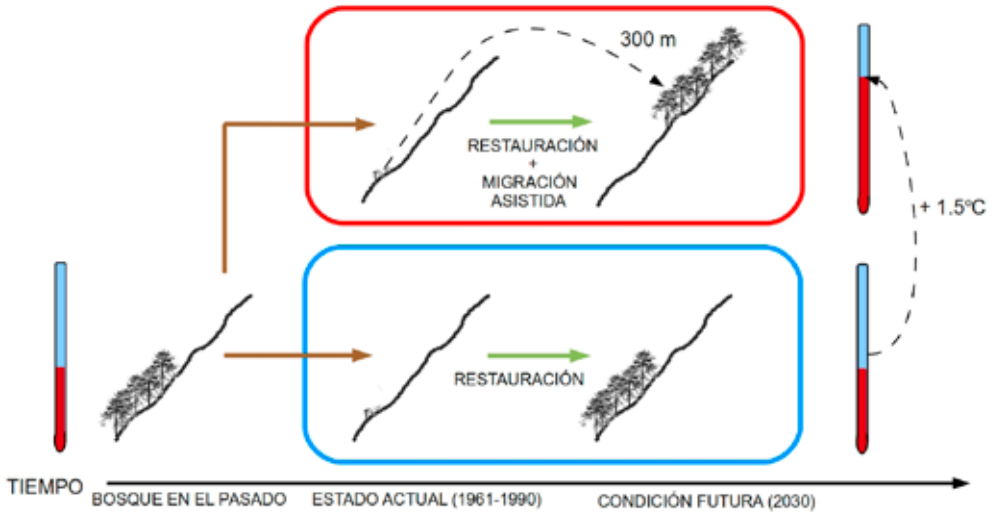


Figura 9.17. Una estrategia para enfrentar la barrera que representa el cambio climático para la persistencia es migrar comunidades para que en el futuro enfrenten el clima al que están adaptadas las especies que las forman, en el caso inferior se ilustra la estrategia habitual de restaurar un ecosistema en el sitio que ocupaba antes de la degradación, en la parte superior la migración de las comunidades del ecosistema.

Preguntas de repaso

1. ¿Por qué es útil el concepto de barreras para la restauración ecológica?
2. ¿Qué tipos de barreras hay y cómo se relacionan con el nivel de degradación?
3. ¿Cuáles son las dificultades de incluir las consecuencias esperadas del calentamiento global en el contexto de la restauración ecológica?

Lecturas recomendadas

Sáenz-Romero C., 2014. Guía técnica para la planeación de la reforestación adaptada al cambio climático. Comisión Nacional Forestal, Coordinación General de Conservación y Restauración, Zapopan, Jalisco, México.

Capítulo 10

Barreras ecológicas

Las barreras ecológicas que se pueden encontrar en un sitio degradado son múltiples y se relacionan entre sí, por lo que revisarlas puede ser complicado puesto que no existe una manera única de organizarlas. En la mayoría de los proyectos de restauración ecológica se establece vegetación, la más de las veces por la intervención directa a través de siembra o plantado de especies nativas, o al crear condiciones que permiten que éstas se establezcan por sí mismas una vez que se han eliminado los factores que lo impedían. Las barreras que restringen que se forme una cubierta vegetal apropiada son de tal importancia que comenzaremos revisando las barreras a la dispersión, el establecimiento y la persistencia de las plantas (Vargas *et al.*, 2008). Algunos factores, como la presencia de especies invasoras, afectan estos tres procesos pero además pueden afectar a otros, como la dinámica de disturbio y los ciclos biogeoquímicos del ecosistema, por lo que varios aspectos de la invasión de ecosistemas serán tratados en su propia sección.

10.1. Barreras a la dispersión

Las barreras a la dispersión están relacionadas con todos aquellos factores que impiden que las diásporas de las plantas, en la mayoría de los casos las semillas, lleguen al sitio de restauración. La dispersión es de gran importancia en sitios degradados porque en condiciones naturales y después de un disturbio, la vegetación es capaz de recuperarse porque existe un banco de semillas y muchos ecosistemas de plántulas; estos bancos son la fuente a partir de la cual se desarrollan nuevos individuos adultos y se recupera la cobertura vegetal. En sitios degradados, los bancos se encuentran empobrecidos o incluso completamente ausentes. En un sitio bien conservado los individuos adultos de las diferentes especies que lo habitan pueden ser productores de semillas y por lo tanto regeneran al banco de semillas, lo que no ocurre en un sitio degradado.

Cuando hay sitios bien conservados adyacentes a una zona degradada, las semillas de estas plantas podrán llegar al sitio si se pueden dar los procesos que permiten su dispersión. Esta dispersión es muy importante porque aun cuando en un sitio degradado queden individuos adultos que producen semillas, es frecuente que estas semillas posean muy baja viabilidad, debido al estrés al que están sometidas las plantas madre. De tal forma que la primera barrera a la disponibilidad de semillas es que haya suficiente producción de semillas, y la segunda es que si las hay, éstas puedan ser dispersadas.

En condiciones naturales, las semillas se dispersan a través de varios procesos (figura 10.1), algunos de los cuales les permiten recorrer distancias cortas y otros, al menos para las semillas de algunas especies, distancias largas. El primer factor que influye en la dispersión de las semillas es la forma y tamaño que tengan. En particular la forma, pues hay semillas que poseen estructuras que facilitan su dispersión por diferentes medios. Hay semillas que se dispersan por gravedad, mecanismo conocido como barocoria, y en general no se alejan distancias grandes de la planta madre. Otras semillas se dispersan por el aire, y este mecanismo de dispersión se conoce como anemocoria, que permite dispersión a distancias mayores, en ocasiones hasta varios kilómetros de la planta madre. Hay semillas que se dispersan flotando en el agua y, finalmente, hay semillas que se dispersan por animales, este último mecanismo se conoce como zoocoria. Hay dos tipos de

zoocoria: la ectozoocoria y la endozoocoria. La ectozoocoria consiste en que las semillas se adhieren a los animales, ya sea al plumaje, la piel o el pelo, lo que ocurre por medio de sustancias adhesivas o estructuras como ganchos. La endozoocoria ocurre cuando las semillas son ingeridas por los animales, ya sea porque se encuentran en frutos atractivos o porque son consumidas directamente. En ambos casos, es necesario que al menos algunas semillas sobrevivan el paso por el tracto digestivo del animal.



Figura 10.1. Síndromes de dispersión, a la izquierda frutos dispersados por zoocoria (*Arbutus xalapensis*, fotografía de Guillermo Ibarra); al centro anemocoria (*Brickellia pedunculosa*, fotografía de Guadalupe Cornejo); y, a la derecha, autocoria (*Quercus castanea*, fotografía de Guadalupe Cornejo).

La endozoocoria puede contribuir significativamente a romper la latencia de las semillas que se dispersan de esta manera, pues el paso por el tracto digestivo del animal que las dispersa puede debilitar la testa y permitir el paso del agua a la semilla, iniciando así el proceso de germinación. Otra característica importante de la zoocoria es que depende en buena medida del comportamiento de los animales; en particular, de sus hábitos de desplazamiento. Muchos animales, particularmente las aves de bosques, evitan los sitios abiertos porque en ellos son más susceptibles al ataque por depredadores, principalmente porque no hay sitios en donde refugiarse y encontrar alimento. Esta es una de las principales barreras de la fase de dispersión en muchos sitios degradados cuando se encuentran lejos de remanentes de bosques.

Un ejemplo interesante es el de las especies arbóreas cuyas semillas son dispersadas por monos aulladores en la selvas del sureste de México (Anzures-Dadda *et al.*, 2011). Los monos aulladores (*Alouatta palliata*) consumen los frutos de muchas especies de árboles de los bosques tropicales y dispersan sus semillas a través de sus heces. Debido a su comportamiento, la deposición de semillas se da sobre todo debajo de los sitios en donde pasan la noche y esto causa que la densidad de plántulas sea alta debajo de estos sitios, de tal forma que el establecimiento de varias especies de árboles del bosque depende de que los monos puedan consumir sus frutos y desplazarse para dispersar las semillas, lo que es muy claro para *Brosimum alicastrum*, *Dialium guianense*, *Manilkara zapota* y *Nectandra ambigens*. Cuando el bosque se encuentra bien conservado, el desplazamiento de

los monos no se ve limitado, pero cuando está fragmentado sí. En la región en donde se llevó a cabo este estudio, la fragmentación ha reducido el bosque a solamente el 5% de su cobertura original, y como consecuencia solamente en el 19% de los remanentes de bosque hay poblaciones de monos aulladores. Por lo tanto, en los remanentes en donde no hay monos aulladores su ausencia es una barrera a la dispersión importante con consecuencias para la regeneración y diversidad del bosque.

Otro aspecto importante de la dispersión de semillas por animales es que algunas especies, entre ellas los monos aulladores, usan también sistemas manejados (figura 10.2). En un estudio que compara la actividad de esta especie entre bosques y sistemas agroforestales de producción de cacao (Zárate *et al.*, 2014), se encontró a lo largo del trabajo que los monos dispersaron 51 369 semillas de las cuales 4% eran grandes ($\geq 3\text{mm}$ de ancho) de 16 especies de plantas; en el bosque dispersaron menos semillas, 6536 de 13 especies de plantas, de las cuales el 78% eran grandes. Estos resultados indican que la continuidad de la cobertura forestal es importante para los dispersores de semillas pero que al menos algunas especies son capaces de utilizar paisajes que son un mosaico de diversos tipos de uso.

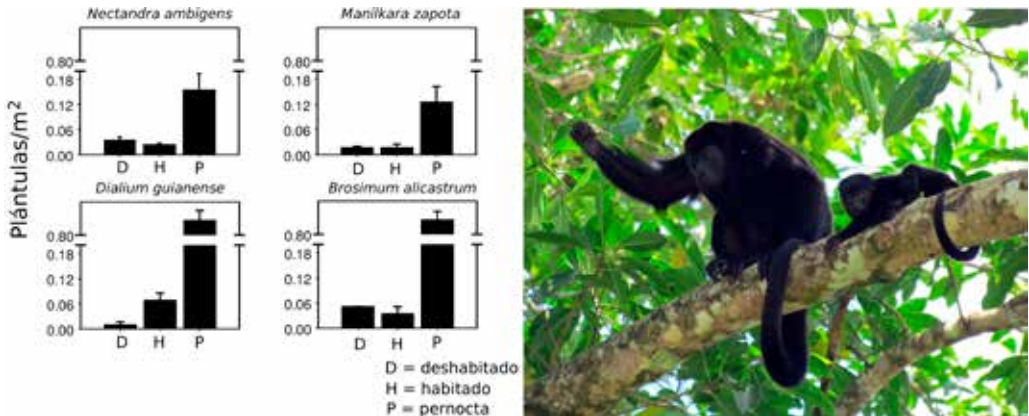


Figura 10.2. Densidad de las plántulas de cuatro especies de árboles de la selva en sitios control en remanentes deshabitados (D) y habitados (H) por monos aulladores (*Alouatta palliata*), y en sitios de pernocta de estos animales. Su papel como dispersores de las semillas de estas especies arbóreas es de gran importancia para la regeneración y diversidad del bosque (elaborada a partir de datos de Anzures-Dadda *et al.*, 2011; fotografía cortesía de Diego A. Zárate Caicedo).

Como diferentes semillas se dispersan por diferentes medios, y algunos de estos medios requieren de interacciones complejas, como la zoocoria, una consecuencia frecuente de la degradación de un ecosistema es que solamente puedan dispersarse semillas que dependen de mecanismos simples, como el viento, de tal forma que las comunidades de plantas resultantes están dominadas por especies cuyas semillas se dispersan de este modo. Este es el caso de parcelas abandonadas en sitios donde dominaba el bosque

tropical seco. Doce años después de la exclusión del ganado y de evitar la extracción de leña, de 23 especies establecidas, 48% tenían semillas dispersadas por barocoria, 39% por anemocoria y solamente 13% por zoocoria (Ceccon y Hernández, 2009).

Cuando los claros son grandes, es necesario recurrir a estrategias que permitan el arribo de semillas para facilitar la recuperación del sitio, e idealmente crear una comunidad rica en especies nativas, tanto cerca como lejos del borde. Se ha demostrado que en bosques de coníferas la densidad de la regeneración natural en áreas perturbadas está directamente relacionado con la distancia de la fuente de semillas (Asselin *et al.*, 2001), y lo mismo ocurre en otros ecosistemas. El efecto de la distancia al borde del bosque en la regeneración de los claros se manifiesta de diversas maneras, una de ellas es que la composición de especies varía en función de la distancia. En bosques mesófilos, por ejemplo, en claros en los que la vegetación se ha recuperado a través de sucesión secundaria por un período de tiempo de 40 a 50 años, la estructura es muy similar independientemente de la distancia al bosque bien conservado. Sin embargo, la composición de las especies sí cambia. Para el conjunto de las especies características del bosque primario, su área basal, altura, abundancia y riqueza de especies fue menor lejos del borde que cerca. Las especies características de bosques secundarios no mostraron diferencias en estos parámetros en relación con la distancia del bosque (Muñiz-Castro *et al.*, 2006).

Una estrategia para facilitar la sucesión y superar el problema de la distancia de fuentes de propágulos es plantar árboles aislados o grupos de árboles dentro del área degradada (Toh *et al.*, 1999), o colocar perchas artificiales. Establecer sitios de perchado es particularmente importante en regiones tropicales, en donde la dispersión de semillas depende principalmente de los animales, en particular las aves, que son responsables de la dispersión de alrededor del 66% de las especies de árboles en los bosques tropicales de América y hasta del 46% en otras regiones como Asia y África. Aunque hay estudios que sugieren que la dispersión por murciélagos, al menos en bosques tropicales, puede ser tanto o más importante que la de las aves (Medellín y Gaona, 1999).

En regiones templadas en donde menos del 33% de las especies son dispersadas por animales estas diferencias no son tan relevantes para las especies del sotobosque: tanto en regiones tropicales como templadas hasta un 90% de las especies de este estrato pueden ser dispersadas por animales (Wunderle, 1997). Las aves también son importantes para la dispersión de semillas en bosques con distribución geográfica muy limitada, como los bosques mesófilos de montaña. En bosques de este tipo en el estado de Veracruz, las aves que utilizan todos los estratos del bosque (es decir, el sotobosque y el dosel) son muy importantes para la dispersión de 17 especies vegetales, entre las que se encuentran especies como el arbusto *Conostegia xalapensis* (Melastomataceae) que es importante porque puede actuar como planta nodriza y es capaz de establecerse en pastizales, reduciendo la cobertura de los pastos y favoreciendo a especies nativas (Hernández-Ladrón de Guevara *et al.*, 2012).

El principio en el que se basan las perchas como mecanismo para facilitar el reclutamiento de plantas es el hecho de que las aves evitan espacios abiertos en donde no encuentran sitios para posarse (figura 10.3). Este es el caso de los claros que se forman en los bosques como consecuencia de muchas actividades humanas. Los claros pueden ser desde pequeños potreros hasta áreas de varios cientos de hectáreas. En estas circunstancias, y siempre y cuando no nos encontremos a distancias muy lejanas de los remanentes de bosques, se puede atraer a las aves proporcionándoles perchas adecuadas para que se posen. Varias características son importantes para atraer animales a perchas o árboles aislados en espacios abiertos. Estas características son básicamente tres: la primera es que la percha o el árbol proporcione superficies adecuadas para posarse, por lo que debe proyectarse sobre la vegetación herbácea; la segunda es que estas superficies tengan altura suficiente como para permitir avistar posibles depredadores; y la tercera es que si se usan árboles vivos, es deseable que produzcan frutas consumibles para los dispersores de semillas.

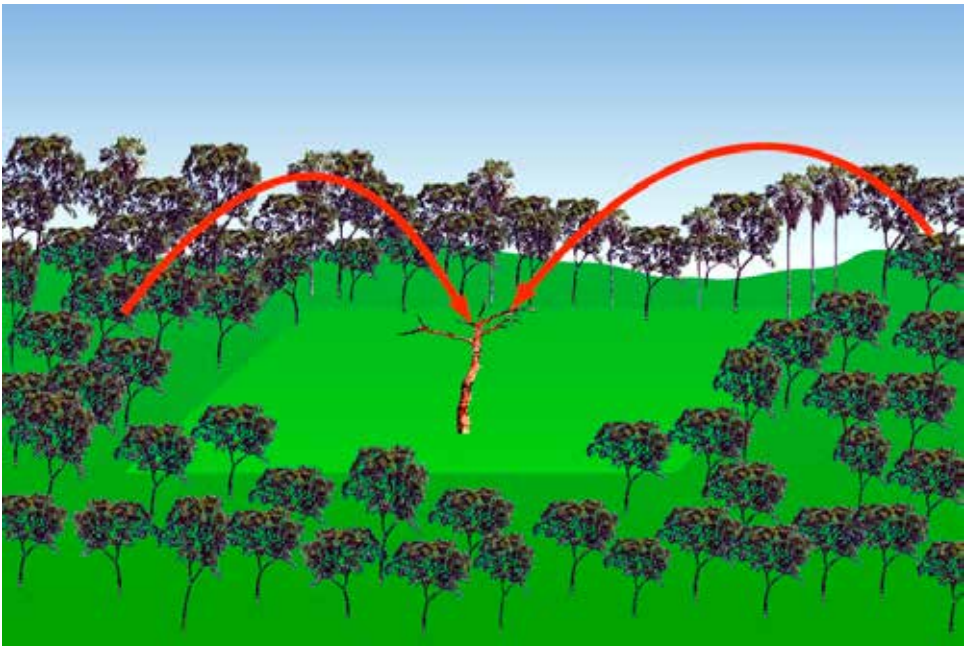


Figura 10.3. Las perchas permiten que los dispersores de semillas, en particular aves y murciélagos, se aventuren a sitios abiertos que de otra manera evitarían. Las perchas más eficientes son las que tienen una apariencia más natural.

Un efecto similar al de las perchas que se colocan en un sitio abierto lo pueden tener las plantaciones. Este efecto fue estudiado con detalle por Parrota y sus colaboradores (Parrota *et al.*, 1999). En plantaciones con especies nativas en la región de los Tuxtlas en

Veracruz, México, se encontró mucho mayor reclutamiento de especies dispersadas por animales en las parcelas en donde se habían hecho las plantaciones que en las parcelas control. Las plántulas de especies sucesionales tardías se acumularon 10 veces más rápido en las primeras que en las segundas y la velocidad fue mayor después de que los individuos plantados de *Cecropia obtusifolia* y *Ficus yoponensis* produjeron frutos carnosos, que atraen a los dispersores (de la Peña-Domené *et al.*, 2013).

El ganado, en particular las vacas y los caballos, pueden ser dispersores de semillas eficientes si se dan las condiciones adecuadas porque, entre otras cosas, de acuerdo a la revisión de Miceli-Hernández *et al.* (2008) sobre el tema:

- a) El ganado cruza con facilidad entre bosques secundarios, sitios en regeneración y pastizales.
- b) Comen los frutos de una gran variedad de árboles y arbustos.
- c) Sus procesos digestivos son lo suficientemente suaves como para permitir el paso de muchas semillas intactas.
- d) El ramoneo ligero de los pastos puede beneficiar el establecimiento de especies nativas.

Estos autores encontraron evidencia en la literatura de 24 especies de los neotrópicos que son dispersadas por el ganado, entre ellas 16 pertenecientes a la familia Fabaceae, dos a la Rosaceae, y el resto a otras 6 familias. La dispersión por ganado se da sobre todo en sabanas tropicales y templadas, y en menor medida en bosques tropicales secos y semidecíduos.

10.1.1. **Colecta de semillas y propagación**

Cuando no es posible lograr que mecanismos naturales nos ayuden a que las semillas de las plantas nativas lleguen a nuestro sitio de restauración, la opción que nos queda es introducir las semillas nosotros mismos, o propagar plantas a partir de semillas y llevarlas al sitio posteriormente. Esto nos obliga a llevar a cabo la colecta de semillas de las especies nativas. Cuando se colectan las semillas se deben considerar dos aspectos de gran importancia: el primero está relacionado con la forma en que se colectarán las semillas, el número de poblaciones y de individuos en cada población de los que se colectarán las semillas, y cuántas semillas por individuo; el segundo aspecto a considerar es el impacto en las poblaciones naturales de las que se toman las semillas, para evitar causarles daños y poner en riesgo su viabilidad.

Para saber cuántas poblaciones, individuos y semillas por individuo debemos coleccionar, hay que tomar en cuenta la diversidad genética de la especie y cómo se distribuye esta diversidad genética entre individuos y entre poblaciones (sección 2.4.2). También hay que considerar si se trata de una especie común con un amplio rango de distribución, o si por el contrario se trata de una especie endémica restringida a unas pocas localidades. También es importante tomar en cuenta la estrategia de introducción que se utilizará, que puede variar entre dos extremos: cuando se pueden tolerar altas tasas de mortalidad se realizará la introducción de un gran número de individuos (ya sean semillas o plantas jóvenes), o cuando no es deseable que haya altas tasas de mortalidad y por lo tanto se hará la introducción de pocos individuos con la expectativa de que sobreviva la mayoría de ellos. Una vez que hemos tomado en cuenta todo lo anterior se procede a coleccionar las semillas de forma adecuada para que la mayoría sean semillas maduras, cuidando que se transporten, procesen y almacenen de tal forma que se altere lo menos posible su viabilidad.

El mayor problema al que nos enfrentamos cuando queremos considerar la genética de la especie de la que deseamos coleccionar semillas es que, en la mayoría de los casos, simplemente no vamos a contar con este tipo de información, por lo que los criterios que se usan para hacer la colecta son pragmáticos y basados en generalizaciones. En un proyecto de restauración podemos plantear diferentes metas en cuanto a la diversidad genética de las poblaciones que buscamos establecer, por ejemplo, una meta sería lograr la mayor fidelidad posible en cuanto a la estructura genética de la población que fue extirpada, o de poblaciones presentes en sitios similares al que se busca restaurar. En general, la fidelidad genética es más importante cuando se trabaja con especies que presentan una alta diferenciación genética entre poblaciones o que presentan ecotipos muy marcados. En estos casos la fidelidad genética es importante, porque es de esperarse que haya un nivel destacado de adaptación a las condiciones locales, y por lo tanto introducir genotipos de diversas localidades en un mismo sitio puede llevar a altas tasas de mortalidad. Ensayos de procedencias (sección 2.4.2.1) ya sean previos a la restauración o como parte de ella, pueden ayudar a establecer el nivel de adaptación de las poblaciones a las condiciones ambientales y permitir mejores estrategias de colecta antes de la restauración, si se hicieron ensayos previos; o posteriormente, para etapas subsiguientes.

Cuando el sitio se encuentra muy degradado o presenta condiciones espacio-temporales muy variables, un meta razonable es establecer una población con una alta diversidad genética para que de esta manera tenga más posibilidades de persistir, pues el supuesto es que en una población genéticamente diversa el conjunto de genes sobre el que opera la selección es mayor y en consecuencia al menos algunos genotipos serán capaces de subsistir y dejar descendencia. Sin embargo, este es un supuesto poco fun-

damentado, pues se sabe más de los efectos negativos de introducir genotipos que no se encuentran presentes en un sitio, que del efecto de crear poblaciones genéticamente diversas de forma controlada. De hecho Kristine Vander Mijnsbrugge y sus colaboradores (2010) mencionan cuatro mecanismos a través de los cuales los genotipos que no son locales pueden tener efectos negativos en el proceso de restauración:

1. Los genotipos que no son locales al sitio de restauración pueden no estar bien adaptados lo que se traduce en una baja adecuación. Para especies de corta vida, este efecto es evidente a los pocos años pero para plantas de vida larga el efecto puede ser evidente sólo muchos años después de realizada la restauración.
2. La cruce de los individuos presentes en el sitio de restauración con los introducidos como parte del esfuerzo de restauración puede causar depresión exogámica, que es una reducción en la adecuación en la descendencia causada por genes que confieren a los individuos características que no son favorecidas por las condiciones del sitio.
3. En ocasiones los individuos introducidos poseen genotipos que los hacen superiores en su desempeño (adquisición de recursos, crecimiento, reproducción) que los individuos presentes en el sitio y se vuelven invasores. Este tipo de invasión se conoce como invasión críptica y es más difícil de detectar que la invasión por especies exóticas.
4. La introducción de individuos con genotipos distintos a los locales puede tener efectos negativos en las interacciones interespecíficas, ya sea porque responden al ambiente de manera diferente y por lo tanto poseen una fenología distinta (florecen antes o después que los genotipos locales por ejemplo). También puede ocurrir que los individuos introducidos posean genotipos que los hacen más resistentes a la herbivoría.

Pero aunque logremos establecer metas claras en cuanto a la diversidad genética, aun tenemos el problema de cómo hacer la colecta. Ha sido práctica general, a falta de contar con conocimiento sobre la estructura genética de las especies, substituir este conocimiento con criterios de distribución geográfica, lo que en la práctica se reduce a establecer una distancia y rango altitudinal en función del sitio que se desea restaurar, en el cual se debe llevar a cabo la colecta de las semillas (Govindaraju, 1990). El supuesto es que las poblaciones cercanas estarán adaptadas a condiciones similares a las del sitio a restaurar y que, de haber individuos de la especie en el sitio, serán genéticamente más similares. Por ejemplo, para el oeste de los Estados Unidos se han propuesto zonas semilleras para varias especies de coníferas nativas (Johnson *et al.*, 2004), que en el rango altitudinal forman bandas desde 200 metros para *Pseudotsuga menziesii* hasta 600 metros para *Pinus monticola*. Se ha desarrollado este mismo tipo de

criterios altitudinales para otras especies. Por ejemplo, partiendo de estudios genéticos y de ensayos de procedencias se ha logrado determinar que para *Pinus pseudostrobus*, en México, tres bandas altitudinales, cada una de 300 metros de ancho, iniciando a 2100 m s.n.m., permitirían conservar la diversidad genética de esta especie (Viveros-Viveros *et al.*, 2014). Para *Abies religiosa*, el oyamel, las zonas altitudinales tienen un ancho de 250 metros, iniciando en 2800 m s.n.m. (Castellanos-Acuña *et al.*, 2014) y para *Pinus patula* las bandas son de 450 metros de anchura iniciando a los 2150 m s.n.m. (Viveros-Viveros *et al.*, 2013).

La determinación de la distancia geográfica de colecta depende de considerar efectos ambientales que varían a diferentes escalas. El clima es el factor más importante a estas escalas, pero hay otros factores, como las características geológicas, que pueden causar divergencia genética entre las poblaciones. Aunque para algunas especies arbóreas se han delimitado zonas geográficas de colecta utilizando ensayos de procedencias, la información para especies herbáceas y arbustivas es prácticamente inexistente, por lo que la aplicación de la regla de colectar lo más cercanamente posible al sitio de restauración es lo más prudente.

Una vez que se sabe de cuál o cuáles poblaciones se van a colectar las semillas, debemos decidir de cuántos individuos y cuántas semillas (o frutos) de cada individuo se van a cosechar. Esto es de gran importancia, porque colectar semillas de pocos individuos puede causar varios problemas serios, entre los que destacan dos: el primero es que la población que se establezca en el sitio de restauración, cuando se forma a partir de semillas de pocos individuos, puede resultar con una baja diversidad genética, lo que a su vez puede causar una alta tasa de mortalidad y que los individuos sobrevivientes posean una baja adecuación; el segundo es que puede ocurrir que se generen condiciones propicias para la depresión endogámica y la deriva génica, con consecuencias negativas para la población establecida. Si consideramos estos dos problemas potenciales, en conjunto con la evidencia creciente de que una alta diversidad genética está asociada con efectos positivos en la adecuación, podemos llegar a la conclusión de que a mayor número de individuos colectados habrá más posibilidades de establecer una población persistente.

El número correcto de individuos de los cuales se debe colectar semillas debería establecerse conociendo la estructura genética de las poblaciones de la especie de interés. Como en la mayoría de los casos no se cuenta con esta información, la regla empírica es colectar del mayor número de individuos posible, tomando en consideración las características de la especie, la dificultad de llevar a cabo la colecta y los recursos técnicos y financieros con los que se cuenta. A pesar de que es necesario llevar a cabo mucho trabajo para poder llegar a elaborar criterios de colecta generales basados en la genética de las especies nativas, Vander Mijnsbrugge y sus colaboradores (2010) hacen una buena síntesis de criterios a partir de los conocimientos actuales (tabla 10.1).

Tabla 10.1. Recomendaciones para la colecta y uso de semillas de especies nativas (de Vander Mijnsbrugge *et al.*, 2010; reproducido con permiso de Elsevier).

	Dónde colectar	Cómo colectar	Método de transporte y propagación
Reglas generales	Colectar localmente.	Colectar al menos de 50 individuos de la población, registrar el número y localidad.	Considerar un método de transporte que tome en cuenta el valor para la conservación de la especie colectada y la cantidad de semillas.
	Tratar de que el hábitat sea lo más parecido posible.	Colectar de preferencia de una sola población; mezclar solamente si hay evidencias de endogamia o si las poblaciones son muy pequeñas.	
Primera aproximación: áreas de alto valor para la conservación, reintroducción de especies raras	Colectar de las poblaciones más cercanas.	Registrar el tamaño de la población colectada o determinar la heterocigocidad para decidir si es necesario mezclar poblaciones.	Llevar directamente al sitio de restauración sin propagar previamente.
Segunda aproximación: áreas de poco valor para la conservación, sitios de restauración o sitios agrícola-industriales, pasturas, reforestaciones que requieran de grandes cantidades de semillas	Colectar del mismo tipo de hábitat. Colectar semillas de la misma zona basándose en el clima y la geomorfología y si es posible afinar las zonas considerando la historia de vida y la estructura genética de las poblaciones.	Colectar de varias poblaciones es en muchas ocasiones inevitable debido al gran número de semillas que se requieren, pero hay que mantenerlas separadas por población respetando en la medida de lo posible las reglas generales.	Propagar las semillas colectadas y colectar semillas con frecuencia para evitar deriva génica. Evitar la selección de semillas o plántulas durante las fases de propagación y plantado en campo.

Para lo que se han propuesto reglas más claras es para el número de semillas o frutos que se deben colectar para cada individuo, aunque estos criterios también son regionales. Por ejemplo en Australia, en la región conocida como Riverina, en el sureste del continente, se considera adecuado colectar hasta el 10% de los frutos o semillas de un individuo (Bull, 2002). Pero es importante mencionar el factor de la selección ejercida tanto por el colector

de las semillas como de los procesos de propagación. Erick Knapp y Kevin Rice (1994) lo exponen claramente, puede darse un proceso de selección consciente e inconsciente porque los colectores tienden a tomar semillas de las plantas más robustas suponiendo que las semillas producirán plantas igualmente robustas. Sin embargo, la apariencia de una planta depende de muchos factores, e incluso puede variar bastante entre años, dependiendo de la variabilidad ambiental del sitio e incluso de eventos fortuitos. Además, las plantas que se desarrollan en sitios desfavorables, y que por lo tanto se ven menos robustas, pueden poseer características deseables que mejoren sus posibilidades de sobrevivir y crecer bajo las condiciones estresantes de un sitio en restauración. Otra forma de selección por parte del colector se da cuando se colecta intensamente de pocos individuos que presentan un gran número de semillas o frutos; aunque esto puede ser deseable desde el punto de vista del esfuerzo requerido, puede tener como resultado el que no se obtenga una muestra adecuada de la diversidad genética de la población que se está colectando. Por todo lo anterior, es mejor coleccionar las semillas tratando de evitar sesgos y de la forma más aleatoria posible.

La colecta de semillas en campo presenta desafíos que son consecuencia de la forma en que se reproducen las plantas silvestres, a diferencia de las plantas cultivadas, que han sido seleccionadas para que muestren una alta sincronización en la maduración de las semillas y frutos, además de que para muchos cultivares las semillas se mantienen adheridas, lo que impide que se pierdan. En contraste, las plantas silvestres en general producen semillas por períodos de tiempo largos, y muchas presentan mecanismos de dehiscencia que hacen que las semillas se desprendan rápidamente de la planta madre una vez que han madurado. Adicionalmente, como consecuencia de los períodos reproductivos relativamente largos de las especies silvestres, es frecuente que en la misma estructura reproductiva se encuentren flores y frutos en distintas etapas de maduración, por lo que en muchas ocasiones es prácticamente imposible evitar la colecta de semillas inmaduras junto con las semillas maduras. Los problemas asociados a coleccionar semillas inmaduras, entre los cuales destaca que haya baja viabilidad de los lotes de semillas, se pueden reducir si se observan una serie de lineamientos al momento de planear y realizar la colecta (Young *et al.*, 1981; Young y Young, 2009). Para ello es importante elegir el tiempo en que se llevará a cabo. En muchos casos, el colector desconoce con la precisión suficiente la temporada en que la especie de interés produce semillas. Si este es el caso, una fuente de información con la que se puede comenzar son las floras regionales, que en general proporcionan información sobre la temporada de floración, y en algunos casos de fructificación de las especies en términos de los meses del año en que éstas ocurren. Esta información no es lo suficientemente precisa como para planear un calendario de colecta eficiente, por lo que cuando no se conoce la fenología de la especie con precisión es necesario hacer viajes de colecta frecuentes a lo largo de las temporadas de floración y fructificación reportadas. Cuando se coleccionan especies en zonas montañosas que se distribuyen a diferentes alturas en las laderas, es frecuente que las plantas que se en-

cuentren más abajo o en lugares más secos fructifiquen antes que las de zonas más altas o húmedas, lo que obliga a planear la colecta también en términos geográficos.

Considerando el gran número de especies de la mayoría de los ecosistemas terrestres, lo mejor sería contar con estudios sobre la fenología de la fructificación de diversos ecosistemas que permitieran conocer con mayor precisión cuándo se producirán las semillas de una especie en función de su síndrome de dispersión. En un estudio de esta naturaleza para un bosque templado en el neotrópico ubicado en el estado de Michoacán, en México (Cortés Flores *et al.*, 2013), se estudió la fenología de la fructificación de 133 especies y se clasificaron en función del síndrome de dispersión. La vegetación está formada por dos subtipos, bosque de encinos dominado por *Quercus castanea* y *Quercus deserticola*; y bosque de pino encino, dominado por *Pinus leiophylla*, *Pinus pseudostrobus*, *Quercus candicans*, *Quercus laurina* y *Quercus rugosa*. Los resultados, además de proporcionar un listado de las especies que indica los meses en los que producen frutos, suministra información sobre los patrones generales que se observan en este tipo de bosque. Entre ellos destaca que la autocoria es el síndrome más frecuente, seguido de la zoocoria y finalmente la anemocoria, y que el máximo de fructificación para cada uno de estos síndromes es diferente. Aunque la mayoría de las especies mostraron frutos maduros durante la época seca del año (111 especies), las especies autocoras (45) y zoocoras (28) produjeron más frutos al inicio de la época fría (diciembre y enero), y más que las especies anemocoras (38) en febrero y marzo, cuando las temperaturas comienzan a subir (figura 10.4).

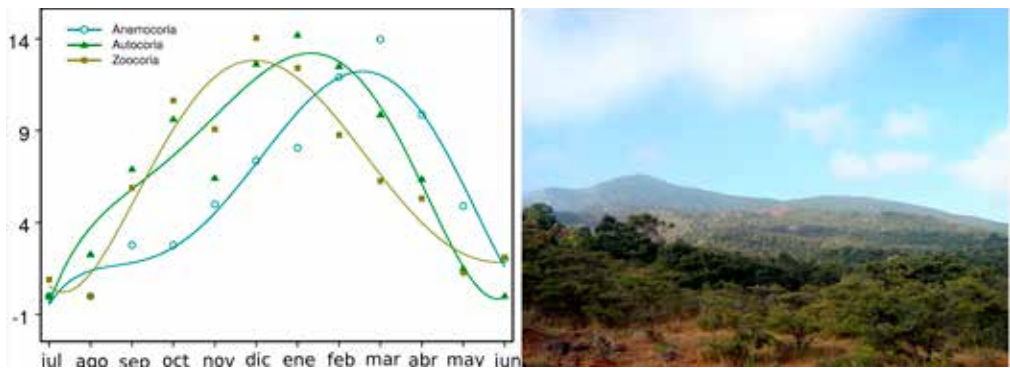


Figura 10.4. Fenología de la producción de frutos de especies de un bosque templado en la región neotropical de México (elaborado con datos de Cortés Flores *et al.*, 2013; fotografía de Jorge Cortés).

La colecta de las semillas se puede llevar a cabo de diferentes maneras, dependiendo de la estructura de los frutos. En algunos casos, manualmente, cuando los frutos son de tamaño medio o grande y poseen un número considerable de semillas. En otros casos, como los pastos, es más eficiente si se colecta el tallo completo manualmente, o se pueden usar cosechadoras manuales o mecánicas.

Una vez colectadas las infrutescencias o las semillas, es necesario secarlas. Lo más recomendable es dejarlas secar en un lugar seco, bien ventilado y con una temperatura cálida o templada. En esta etapa es recomendable revisar el material para detectar plagas que pudieran consumir las semillas; esto es particularmente importante para leguminosas cuyas semillas son consumidas desde la vaina. Una vez secas, se deben separar las semillas del resto del material; esto se puede hacer manualmente, o por medio de trilladoras, de las cuales existen muchos diseños. Las semillas se limpian usando tamices, aventadoras (que son máquinas que separan las semillas del resto del material en una columna de aire en función del peso) y una vez limpias se pueden almacenar (figura 10.5).

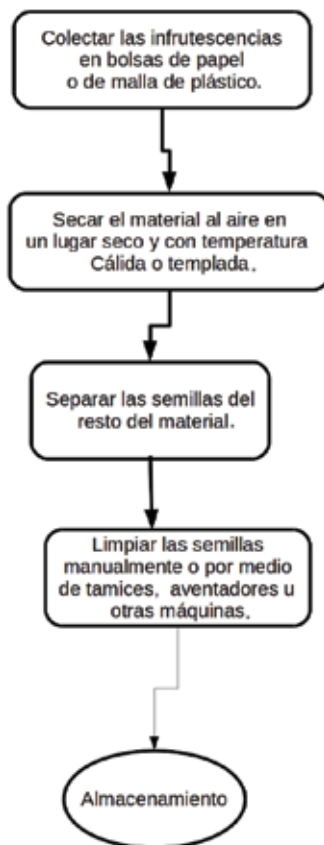


Figura 10.5. Desarrollo de la colecta y procesamiento de semillas.

Las condiciones de almacenamiento de las semillas son fundamentales para evitar su deterioro. Lo ideal sería contar con instalaciones que permitan controlar la temperatura y la humedad, pero en muchas ocasiones esto no es económicamente viable, sobre todo si las semillas se van a almacenar por un período corto de tiempo o si las cantidades de

semillas son limitadas. En estos casos, es suficiente contar con un cuarto en donde la temperatura no sea muy elevada o utilizar un refrigerador comercial. Si las semillas se van a almacenar en un cuarto a temperatura ambiente se deben tomar las siguientes precauciones (Bewley y Black, 1985):

1. La zona de almacenamiento se debe proteger del agua; el techo y las paredes deben estar impermeabilizados, si el piso es de madera debe estar elevado y si es de concreto también debe estar impermeabilizado.
2. Se debe contar con estantería que permita almacenar las semillas de cada lote separadas para evitar contaminación entre ellos.
3. La zona de almacenamiento debe contar con ventilación adecuada, lo que se puede lograr con ventiladores, cuando no se cuenta con electricidad, un sistema de ductos con malla para prevenir el acceso de insectos es útil, en zonas tropicales techos dobles pueden también permitir una mejor ventilación.
4. Se debe contar con protección contra los roedores. En algunos sitios se debe tener cuidado con los roedores, construcciones de ladrillo y puertas de metal son de gran ayuda, así como botes de metal con tapas firmes.
5. Para proteger en contra del ataque de insectos un sistema de doble puerta puede ser de gran ayuda, así como la revisión frecuente de los lotes de semillas y la fumigación.
6. Para proteger en contra del ataque de hongos lo mejor es que las condiciones de almacenamiento sean secas y frías.

Es importante mencionar que no todas las semillas se pueden almacenar por períodos largos de tiempo, y las semillas de algunas especies pierden viabilidad si no germinan pronto una vez que maduran. A este tipo de semillas se les conoce como semillas recalcitrantes, y a las semillas que pueden ser almacenadas por períodos considerables de tiempo como semillas ortodoxas. Entre las especies con semillas recalcitrantes encontramos muchas de árboles, como las de los encinos (*Quercus* spp.), de algunas especies cultivadas como el aguacate (*Persea americana*) y de muchas especies tropicales. Este tipo de semillas pierden la viabilidad si se reduce su contenido de humedad, pero incluso si se les almacena en condiciones húmedas y frías, pierden la viabilidad rápidamente, por lo que en general se propagan una vez colectadas. Por ejemplo, el árbol tropical *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae), que es una especie que se encuentra en México y Centro América, posee semillas recalcitrantes que son muy susceptibles a la desecación, por lo que para su uso en restauración ecológica se recomienda propagar la especie inmediatamente después de colectar las semillas e incluso que se le plante debajo de un dosel ya formado para evitar el estrés en las plántulas (Sánchez-Coronado *et al.*, 2007).

Una vez que se cuenta con semillas, se pueden utilizar para sembrarlas directamente en el sitio de restauración o se pueden usar para propagar plantas en vivero. Desde luego

la propagación de plantas se puede hacer por otros medios que no involucran a las semillas, como la propagación vegetativa por estacas o la propagación *in vitro*. Pero en el caso de las plantas para proyectos de restauración, lo más frecuente es la propagación a partir de semillas. La propagación a partir de semillas se puede hacer de varias maneras, una de ellas es sembrar las semillas en charolas y posteriormente transplantarlas a contenedores de mayor tamaño. Esta técnica tiene la ventaja de ser rápida y permite obtener una gran cantidad de plántulas en poco espacio. Sin embargo, cuando las plántulas son pequeñas y delicadas, esta técnica tiene la desventaja de que al momento del trasplante se pueden causar daños mecánicos y se incrementa la susceptibilidad a enfermedades. Otra opción es utilizar contenedores con cavidades (que dependiendo del fabricante son de diferentes dimensiones y formas) en donde el objetivo es obtener una planta por cada cavidad (para lo que en algunas ocasiones hay que colocar más de una semilla, según la viabilidad que presenten). Si las plantas van a permanecer poco tiempo en el vivero (o si son anuales), en general se dejan en el contenedor de cavidades hasta el momento de llevarlas a campo, de otra manera se pueden transplantar a contenedores de mayor tamaño, pero cuando ya superaron las primeras etapas de desarrollo en las que son más delicadas. Las ventajas de los contenedores con cavidades son que, por lo regular, se obtienen mayores tasas de crecimiento, menos daño al sistema radicular y menor susceptibilidad a plagas y enfermedades. Las principales desventajas son un mayor costo por planta y que se requiere más espacio para la propagación. Especies con semillas grandes, o de árboles, pueden sembrarse directo en contenedores de mayor volumen, estos contenedores son de diversas formas y dimensiones, y el volumen también varía considerablemente, pero habitualmente se encuentran disponibles en el rango de 250 cm³ hasta 5 litros de capacidad.

El sustrato es muy importante para garantizar una propagación exitosa. Existen sustratos comerciales que en general están elaborados con una mezcla formada por algún material orgánico, como turba, fibra vegetal, o composta; algún material con capacidad de retener humedad, como la vermiculita o la perlita (ambas sustancias de origen mineral) y arena. Se busca que el sustrato sea ligero y poroso, para garantizar una buena aireación, que retenga humedad pero que a la vez tenga buen drenaje.

Mantener un nivel adecuado de humedad en el sustrato es de gran importancia para lograr resultados satisfactorios, en general el sustrato se debe mantener húmedo continuamente hasta que emerge la plántula, aunque diferentes especies tienen diferentes requerimientos al respecto. Una vez que la plántula ha emergido, hay que evitar regar en demasía porque se pueden presentar problemas derivados de enfermedades causadas por hongos. A este respecto, es importante mantener la zona de propagación (ya sea un vivero rústico, una casa de sombra o un invernadero) libre de malezas y limpio. Los contenedores se deben esterilizar antes de reutilizarlos, así como las superficies y herramientas, lo que se puede lograr con una disolución del hipoclorito de sodio comercial al 10%.

De tal forma que los pasos generales a seguir para la propagación de plantas a partir de semillas son los siguientes:

1. Llevar a cabo el tratamiento pregerminativo que requieran las semillas, que puede consistir en escarificación, estratificación, o ninguno (ver sección 3.3).
2. Preparar los contenedores, lavarlos y desinfectarlos, particularmente si ya fueron utilizados.
3. Preparar el sustrato y llenar los contenedores. El llenado de los contenedores es importante, con el tiempo se adquiere la experiencia y conocimiento de los sustratos para lograr que el sustrato sea firme y no se asiente demasiado, pero que no esté tan apretado que impida la circulación eficiente del agua.
4. Sembrado. Las semillas de diferentes especies requieren diferentes profundidades de enterramiento, hay que ser cuidadosos al cubrir las semillas, si no se cubren lo suficiente son más susceptibles a la desecación, pero si se cubren mucho se puede inhibir la germinación o dificultar que emerja la planta, lo que causa que, si logran emerger, sean plántulas debilitadas.
5. Seguimiento. En esta etapa se debe mantener el sustrato húmedo y vigilar para evitar problemas con plagas y enfermedades. Algunas especies, y dependiendo de sustrato, se pueden fertilizar una vez que aparezcan las primeras hojas verdaderas.

Cuando la propagación a partir de semillas no es la mejor alternativa, ya sea porque la viabilidad de las semillas es muy baja o porque no se cuenta con suficientes semillas, se puede llevar a cabo la propagación a través de técnicas como el acodo y las estacas, que son formas de reproducción vegetativa. El acodo consiste en inducir la formación de raíces en un tallo al exponerlo a un sustrato húmedo. Algunas especies son capaces de producir raíces al ser sus tallos expuestos a un sustrato húmedo, pero para otras especies el uso de fitohormonas es recomendable para inducir la producción de raíces. Existen dos tipos generales de acodo, el acodo terrestre y el acodo aéreo (figura 10.6).

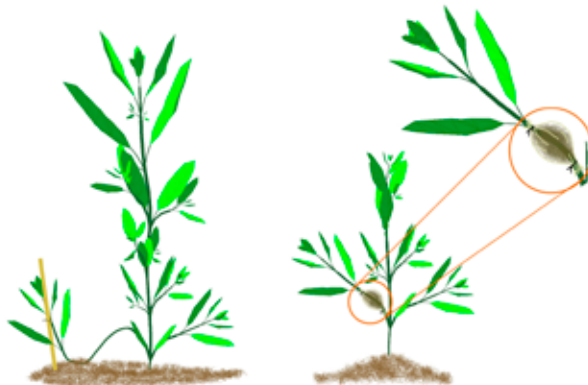


Figura 10.6. Acodo terrestre y acodo aéreo.

En el acodo terrestre se lleva una rama hasta el nivel del suelo y se entierra una sección del tallo, se deben cortar las hojas que pudieran quedar cubiertas por el sustrato. En el acodo aéreo se rodea una sección del tallo con sustrato humedecido y se cubre, generalmente con plástico y se sujeta en los extremos con cuidado para no dañar el tallo.

Las estacas son secciones de tallos o ramas las cuales se plantan en sustrato humedecido para que desarrollen un sistema de raíces. Hay varios factores que influyen en una adecuada formación de raíces, entre los que destacan: la selección adecuada de las plantas madre, el tipo de ramas (vegetativas o reproductivas), la época del año en que se cortan y el diámetro y longitud de las estacas, mismos que hay que determinar para cada especie que se busque propagar por este medio. El procedimiento general es el siguiente (Gárate Díaz, 2010):

1. Corte de las estacas. Las estacas se deben cortar debajo de una yema, deben ser cortes rectos y limpios, evitando dañar el tejido.
2. Recorte de las hojas. Es importante reducir el área foliar para evitar que las estacas mueran por pérdida excesiva de agua. En algunos casos se pueden eliminar todas las hojas, en otros se puede reducir el número de hojas o cortar una parte de cada una de ellas. La cantidad de área foliar a eliminar y la forma se debe determinar para cada especie.
3. Raspado de la corteza de la base. Cuando las estacas tienen una corteza dura es recomendable rasparla en la base para facilitar el desarrollo de las raíces.
4. Desinfección de las estacas. Es recomendable desinfectar las estacas con hipoclorito de sodio diluido. En algunos casos es también recomendable la aplicación de fungicidas.
5. Tratamiento con fitohormonas. Se pueden aplicar hormonas vegetales, existen varias fórmulas comerciales.
6. Plantado en el sustrato. Finalmente se procede a plantar las estacas en un sustrato adecuado.

La propagación a partir de estacas (figura 10.7) puede ser una opción muy atractiva porque permite obtener un gran número de individuos que además, en general, son de mayor tamaño y más robustos que los que se obtienen de semillas para la misma edad. Este es el caso de varias especies del género *Bursera*, pues a pesar de que es posible coleccionar las semillas y que algunas de las especies presentan tasas de germinación aceptables, aunque bajas (Bonfil-Sanders *et al.*, 2008), su propagación por estacas es más eficiente. Este es el caso de *B. glabrifolia*, *B. copallifera* y *B. linanoe* (Castellanos-Castro y Bonfil, 2013). Para estas especies, lo mejor es coleccionar de árboles jóvenes en secas, cuando los árboles no tienen hojas, y aplicar ácido indol-butírico. De esta manera se pueden alcanzar porcentajes de enraizamiento superiores a 70%.



Figura 10.7. Propagación de plantas del género *Bursera* por estacas (fotografías cortesía de Consuelo Bonfil).

10.2. Barreras al establecimiento

Existen muchas barreras que pueden impedir o limitar el establecimiento de las plantas en un sitio de restauración. Los factores que limitan el establecimiento de una planta dependen tanto de las condiciones físicas como biológicas del sitio en donde la semilla o la planta, si ésta fue plantada en el sitio, es depositada. El primer factor está relacionado con las características del sitio en donde se encuentra una semilla, que afectan su capacidad de germinar y posteriormente desarrollarse en una planta establecida. Fue J. L. Harper, con J. T. Williams y G. R. Sagar (1965), quienes exploraron la influencia de la variabilidad microtopográfica en el establecimiento de plántulas. En una serie de experimentos con diversas especies, establecieron que la microtopografía influye en el establecimiento de las plántulas al crear condiciones de exposición al aire, la humedad y otros factores que influyen en la capacidad de absorción de agua por las semillas, que a su vez influye en la germinación y posterior crecimiento de la plántula. Al hacer los experimentos con varias especies diferentes, pudieron determinar que las condiciones que benefician a cada una varían, y que por lo tanto en el suelo se pueden encontrar “sitios seguros” que son diferentes para el establecimiento de cada especie. En términos de la comunidad ecológica la consecuencia es que la densidad de las diferentes poblaciones de plantas va a depender de la microtopografía del suelo, porque de ella depende la cantidad y la calidad de los sitios seguros.

El concepto de sitio seguro o microsítio de establecimiento es de gran importancia para entender la dinámica de las poblaciones de especies vegetales, y ha permitido profundizar en el entendimiento de la interacción entre la semilla y su entorno durante el proceso de germinación y el posterior desarrollo de las plántulas. En restauración es muy útil porque nos obliga a considerar con cuidado las características del suelo, o del sustrato en el caso de que no haya un suelo propiamente dicho, antes de iniciar cualquier medida para recuperar la vegetación. En la práctica, para la gran mayoría de las especies no contamos con la información suficiente sobre la ecofisiología de los procesos de germinación como para saber cuáles son las características precisas del sitio en donde podrían desarrollarse exitosamente, y aun menos contamos con las herramientas para manipular la microtopografía con la fineza necesaria. Afortunadamente esto no es necesario en la mayoría de los casos, porque existen diferentes formas de mejorar las condiciones de nuestro sustrato para favorecer la presencia de microsítios de establecimiento, la mayoría de ellas desarrolladas a lo largo de los aproximadamente 12 000 años desde la invención de la agricultura, y que la restauración ambiental ha tomado en préstamo, aunque también hay otras que se han desarrollado al tratar de restaurar ecosistemas degradados.

Para superar la barrera que representa la falta de microsítios de establecimiento hay cuatro propiedades principales del sustrato que debemos considerar: la estabilidad, la textura, la compactación y la capacidad de retención de agua (el potencial hídrico). La estabilidad (figura 10.8) se refiere a qué tan susceptible es el sustrato a ser removido del sitio, ya sea por el efecto del agua, el aire u otros factores (como el paso de animales). La estabilidad se relaciona con los mismos factores que hacen que un suelo sea susceptible a la erosión; es decir, qué tan expuesto esté a la acción directa del agua y del viento (que se relaciona con falta de una cobertura vegetal), la intensidad de estos dos factores climáticos, la pendiente y la textura. La textura (ver la sección 2.2) se relaciona con la estabilidad del sustrato pues las arenas, limos y arcillas que la determinan responden de diferente manera al efecto del agua y del viento. Los sustratos arenosos son más inestables que los sustratos arcillosos, debido a que la fuerza cohesiva entre las partículas de estos últimos es más fuerte. La compactación es un problema sobre todo en sitios en donde se ha utilizado maquinaria pesada; por ejemplo, cuando se construyen carreteras u otras obras de infraestructura, y desde luego en minas; y al igual que la susceptibilidad a la erosión, la susceptibilidad a la compactación depende de la textura del sustrato en particular a la fracción de arcillas. Mientras mayor sea la fracción de arcillas de un sustrato, mayor será el riesgo de compactación. Finalmente la capacidad de retener agua, en particular el potencial matricial, también es importante y de nuevo depende de la relación entre el tamaño de las partículas, como se vio en la sección 2.2.

Para un suelo que se encuentra en un estado de conservación razonable, como pueden ser suelos con una historia de uso agrícola que no hayan sufrido pérdidas severas de su estructura, es posible que no se requiera tomar medidas adicionales para poder

sembrar o plantar especies nativas. Pero en este tipo de suelos se puede mejorar el establecimiento de plantas a partir de semillas si se lleva a cabo una labranza superficial para aumentar la heterogeneidad microtopográfica. En el caso de terrenos compactados, por ejemplo por el paso del ganado, es posible que se requiera del uso de un arado de discos y en casos especiales de arado de cincelos, en particular si se quiere mejorar la capacidad de infiltración del agua. Como cualquier práctica de arado de la tierra, se debe considerar qué factores aumentan la susceptibilidad del suelo a la erosión, y por lo tanto se recomiendan las mismas precauciones que se siguen para la conservación de suelos agrícolas.



Figura 10.8. Sustrato inestable en un sitio de restauración, para reducir el transporte de la arena se cavaron zanjas siguiendo las curvas de nivel.

Un estudio llevado a cabo por James Doherty y Joy Zedler (2015) ilustra claramente la importancia de crear microtopografía para lograr el establecimiento de especies nativas (figura 10.9). Trabajaron en la restauración de humedales y el establecimiento de *Carex stricta*. Los sitios de restauración mostraron variación climática considerable durante el período de establecimiento, desde condiciones de sequía hasta condiciones de inundación atípica debida a lluvias muy intensas. Cuando hay este nivel de incertidumbre ambiental, la heterogeneidad microtopográfica actúa como un seguro que permite que haya un mayor número de sitios de establecimiento diferentes, de tal forma que en al menos algunos de ellos se pueda establecer la especie de interés.

Otro caso interesante es el de crear mosaicos de vegetación para la restauración de zonas semiáridas. Los mosaicos de vegetación en este contexto se definen como “ensamblajes de especies con escasa competencia por recursos, ya que ocupan nichos ecológi-



Figura 10.9. Montículos artificiales para incrementar la heterogeneidad microtopográfica y lograr el establecimiento de *Carex stricta* en humedales (fotografías cortesía de James Doherty).

cos distintos pero complementarios entre sí” (De la Rosa-Mera y Monroy-Ata, 2006). Estos grupos de especies vegetales y los microorganismos asociados del suelo, que incluyen a hongos micorrizógenos, pueden funcionar como núcleos a partir de los cuales se regenera la vegetación natural. Sin embargo, para su establecimiento requieren de micrositos de captación hídrica; es decir, lugares en donde las condiciones microtopográficas permiten la acumulación de humedad en el suelo o en donde la presencia de ciertos elementos como rocas y grava, mantienen condiciones ligeramente más húmedas que el suelo circundante.

La textura es un problema sobre todo en sustratos que se derivan de actividades mineras (figura 10.10), del dragado o de otras actividades de tipo industrial, pues en la mayoría de los casos están constituidos por un solo tipo de material con un rango de tamaños de partícula muy limitado, que además es frecuente que sea o muy grueso o muy fino. Restablecer la textura del suelo, cuando es posible, es un proceso lento que involucra procesos abióticos y bióticos, y se debe tomar en cuenta el que diferentes ecosistemas se desarrollan en suelos de diferente textura, por lo que no hay una regla general que se pueda aplicar a todos los casos.

Para mejorar la textura y junto con ella otras condiciones del sustrato existen varias alternativas. La primera es guardar el suelo que se retira como parte de distintos tipos de obras como minas a cielo abierto, o cuando se van a realizar obras de construcción como carreteras. El suelo así removido se puede acumular para posteriormente colocarlo en la superficie que se desea restaurar, ya sea en el mismo sitio, como en una mina, o en un sitio distinto cuando la superficie de la que se removió el suelo se destina para otro uso, como en el caso de las carreteras. En esta última instancia es importante que el suelo se use en la misma zona de la que se obtuvo, para evitar problemas de introducción de especies fuera de su rango de distribución natural (ya sea organismos del suelo o a través de las semillas que se puedan encontrar en él). Además, se deben tomar en cuenta los costos asociados al transporte de suelo, pues hay que considerar



Figura 10.10. Es frecuente que en sitios de restauración los sustratos se encuentren en los extremos de los rangos de distribución, ya sean muy finos o muy gruesos.

que una capa de 1 cm de profundidad que cubra una hectárea son 100 metros cúbicos, y que para que sea efectiva, una capa de suelo debe ser de al menos 10 cm de espesor (Bradshaw y Chadwick, 1980).

Otros materiales son útiles para mejorar las condiciones del sustrato, y en general se caracterizan por poseer un alto contenido de materia orgánica, una buena capacidad de retención de agua y de nutrimentos. Además, cuando el sustrato es pobre, particularmente en macronutrimentos como el nitrógeno o el fósforo, materiales ricos en estos elementos pueden ser de gran utilidad. Entre los materiales más utilizados se encuentran desechos agrícolas o composta (tabla 10.2). El compostaje es el proceso mediante el cual se descompone parcialmente materia orgánica de manera aeróbica, generalmente residuos agrícolas u orgánicos domésticos, por la acción de microorganismos y organismos del suelo como lombrices. La adición de composta puede ser de gran utilidad incluso en la fase de propagación. En un estudio llevado a cabo la adición de 6 a 25% de composta al sustrato de propagación mejoró significativamente el crecimiento de *Pachycereus pringlei*, el cardón característico del desierto de Sonora (Basilio *et al.*, 2006), y se ha usado para propagar especies arbóreas forestales desde hace tiempo.

Otro material utilizado son los lodos que se producen en las plantas de tratamiento de aguas residuales, también conocidos como biosólidos. Este material es rico en materia orgánica y contiene nutrimentos útiles para las plantas; sin embargo, puede contener metales pesados derivados de la descarga de agua contaminada por industrias, por lo que un análisis químico del mismo es recomendable antes de utilizarlo para la restauración de sitios degradados. Además, la cantidad aplicada debe medirse cuidadosamente porque cantidades altas de este material pueden tener efectos negativos en la biota del suelo, en particular en la comunidad de microartrópodos (Andrés, 1999).

Tabla 10.2. Contenido de nitrógeno, fósforo y potasio de diferentes materiales que se pueden utilizar para mejorar las condiciones de sustratos o suelos degradados (elaborada con información de Bradshaw y Chadwick, 1980; Brad y Brichford, 2015; Warman y Teemer, 2005).

Material	N (%)	P (%)	K (%)	M.O. (%)
Estiércol en general	0.6	0.1	0.5	24
Estiércol de cerdo	0.2-0.4	0.1-0.3	0.2-0.3	3
Estiércol de gallina	1.5-2.3	0.2-0.9	0.6-1.6	34-68
Estiércol de ganado vacuno	0.5-9.5	3.2-8.2	4.5-11.8	-
Estiércol de ganado lechero	0.4	0.2	0.4	-
Estiércol de ganado ovino	6.3-8.2	0.4-0.5	11.3-11.8	-
Estiércol de equino	0.6	0.8	0.6	-
Lodos de tratamiento de agua	3.2-5.4	0.9-1.7	0.2-0.6	-
Composta	1.0-3.0	0.5-1.4	0.7-1.7	-

Una forma alternativa de tratar residuos orgánicos para convertirlos en un material que mejora varias de las propiedades que han perdido los suelos degradados es la elaboración de bokashi. El bokashi, que es una técnica de origen japonés, puede considerarse un tipo de composteo en donde la descomposición de la materia orgánica se da en condiciones anaeróbicas y es un proceso de fermentación. En un ensayo que comparó el desempeño de plantas de *Pinus pseudostrobus*, se preparó bokashi a partir de estiércol de vaca (1000 kg), olotes de maíz molidos (300 kg), suelo (1200 kg), carbón de madera finamente molido (100 kg), salvado de trigo (25 kg), azúcar (4 kg) y levadura de panadería (1 kg), y la mezcla se cubrió con una lona después de regarla hasta capacidad de campo (Jaramillo-López *et al.*, 2015). Una vez fermentada, la mezcla se usó en una plantación en donde se excavó para cada árbol una cepa de 64 litros, en algunas se rellenó con una mezcla de una parte de bokashi y tres de suelo; en otras, solamente suelo. Las plantas a las que se les adicionó el bokashi de suelo fueron más altas (alcanzaron en promedio 152 cm) que las plantas a las que no se les adicionó (alcanzaron en promedio 86 cm).

Una estrategia que puede ayudar a superar algunas de las barreras derivadas de sustratos inapropiados para el establecimiento de la vegetación es el uso de acolchados (figura 10.11). Un acolchado es cualquier material que se coloca en la superficie del sustrato (o del suelo) que puede cumplir varias funciones entre las que destacan: proteger de la desecación; reducir los extremos de temperatura en la superficie del sustrato, en particular las temperaturas máximas; si se colocan capas con espesores considerables puede

evitar el establecimiento de especies invasoras (de hecho este es el uso más frecuente en jardinería para reducir el establecimiento de malezas). Existen acolchados sintéticos y otros derivados de productos naturales; en restauración, en general, se utilizan los segundos, tanto por consideraciones de costo como porque no son tan persistentes como los primeros. Entre los materiales más utilizados se encuentra el rastrojo de diversos cultivos, aserrín, corteza molida, residuos de la industria agroalimentaria como cáscaras o bagazo de caña. Cada uno de estos materiales tiene diferente persistencia, capacidad de retener humedad y contenido de nutrimentos.



Figura 10.11. Los acolchados se han usado tradicionalmente para proteger al suelo y evitar el crecimiento de malezas, lo que es común en muchas zonas urbanas. En restauración se pueden utilizar para crear un microclima en el suelo, o un sustrato, para facilitar el establecimiento de las plantas. Si se utiliza el tipo adecuado de acolchado se puede favorecer el establecimiento de especies nativas porque se crean micrositiros de establecimiento. Los acolchados pueden ser de muchos materiales, aunque lo más frecuente en restauración es que sean de origen vegetal.

Por ejemplo, en un ensayo realizado en la selva seca de Chamela en la costa de Jalisco, en México, se probó el efecto en tres especies arbóreas, *Ipomea wolcottieriana*, *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Caesalpinia eriostachys* (Barajas-Guzman *et al.*, 2006). Los acolchados fueron paja de alfalfa (*Medicago sativa*), que esta disponible en la región para el ganado, hojarasca del bosque y polietileno blanco. La paja y la hojarasca fueron diferentes en varias características importantes, que se reflejan en la composición química de cada uno de estos materiales. La alfalfa tenía un porcentaje mayor de carbono (45.3%) y nitrógeno (1.94%) que la hojarasca (42.9% y 1.36% respectivamente). Pero la hojarasca tenía más fósforo (0.22%) que la paja (0.13%). En cuanto a las plantas, la supervivencia varió considerablemente entre especies y entre acolchados. La supervivencia fue mayor para *I. wolcottiana*, intermedia para *C. eriostachys* y la menor fue para *L. eriocarinalis*. En cuanto a los acolchados, la supervivencia fue menor en el suelo desnudo, seguido por la paja, la hojarasca y la mayor supervivencia se obtuvo en las parcelas cubiertas con

polietileno. La mayor supervivencia (ca. 80%) fue para *I. wolcottiana* con acolchado de polietileno. En términos generales el crecimiento fue mayor cuando las plantas contaron con un acolchado. Estos resultados son interesantes por varias razones; la primera es que la especie que presentó la mayor supervivencia, *I. wolcottiana*, es una especie sucesional temprana, adaptada a establecerse en sitios abiertos. La segunda, es que la mayor supervivencia y crecimiento para esta especie se obtuvo con el acolchado de polietileno (0.061 cm/cm-día), y no con los acolchados de alfalfa (0.042 cm/cm-día) u hojarasca (0.040 cm/cm-día) a pesar de que estos dos últimos podrían aportar nutrimentos a los árboles, lo que se reflejó en mayores concentraciones de nitrógeno y fósforo en el suelo de estos tratamientos de acuerdo al estudio. Algo que hay que considerar es que el año en el que se llevó a cabo el estudio fue un año muy seco, la precipitación fue de 391 mm que comparada con la media anual de 740 mm representa un poco más del 50%. De tal forma que el factor más limitante era la disponibilidad de agua, para lo que un acolchado como el polietileno, que es impermeable, era la mejor opción.

Una vez que se han tomado medidas para superar las barreras derivadas de las condiciones del sustrato que limitan el establecimiento de las plantas, hay que considerar las barreras bióticas entre las que destacan la herbivoría y la competencia, y aquellas que impiden que ocurran interacciones positivas como la formación de micorrizas, la simbiosis con organismos fijadores de nitrógeno o el nodricismo. En la fase de establecimiento los consumidores de semillas, los herbívoros y algunos patógenos pueden ser barreras difíciles de superar. Los consumidores de semillas incluyen roedores, aves e insectos, entre estos últimos particularmente las hormigas. Cuando se hace la siembra directa de especies nativas como parte de la restauración, la depredación de semillas puede ser muy alta. En bosques tropicales secos se han reportado valores tan altos como el 77% en pastizales abandonados (De Souza Gomes Guarino y Scariot, 2014) y en algunas zonas áridas prácticamente todas las semillas pueden ser consumidas en algunos años (Jones *et al.*, 2014).

Existen varias estrategias para reducir la depredación de semillas, una de ellas es cubrirlas con una capa de arcilla, para formar "bolas de semillas". Este método fue utilizado por primera vez por Masanobu Fukuoka, un campesino y filósofo japonés reconocido por sus propuestas de agricultura natural y revegetación de tierras desertificadas (Fukuoka, 1992). Existen variaciones en el método para formar las bolas de semillas, pero en general incluyen el uso de arcilla y algún material rico en materia orgánica (como turba o composta), mezcladas en una proporción de 1:1. El tamaño de cada bola depende del tamaño de las semillas y del número de semillas que se desea que contengan. En general, es deseable que haya un número pequeño de semillas por bola, para evitar que germinen muchas de ellas y se dé competencia entre las plantas que logren establecerse. Además, también es deseable que sean lo más pequeñas posibles, porque cuando éstas son grandes pueden limitar la germinación. Una buena práctica, cuando no se sabe cómo responde la especie que se de-

sea sembrar a este método, es hacer pruebas con bolas de diferentes tamaños. Las bolas de semillas, además de reducir la depredación de éstas, pueden mejorar las condiciones para la germinación al aumentar la humedad y aportar nutrientes en las fases iniciales del desarrollo de la planta. En restauración las bolas de semillas han sido utilizadas en una gran variedad de ecosistemas, desde desiertos hasta bosques tropicales.

Otra forma de evitar la depredación de semillas es por medio de jaulas de exclusión (figura 10.12). La eficacia de las jaulas de exclusión depende de la presión que ejerzan los consumidores de semillas, de la estacionalidad y del diseño de las jaulas, que generalmente se fabrican con malla metálica. La luz de la malla, es decir la apertura entre los hilos que la forman, determina el tipo de organismos que pueden ser excluidos y por lo tanto se debe conocer el tamaño aproximado de los depredadores de semillas que puedan representar un problema en el sitio de restauración (Álvarez-Aquino *et al.*, 2014). En algunos casos, por

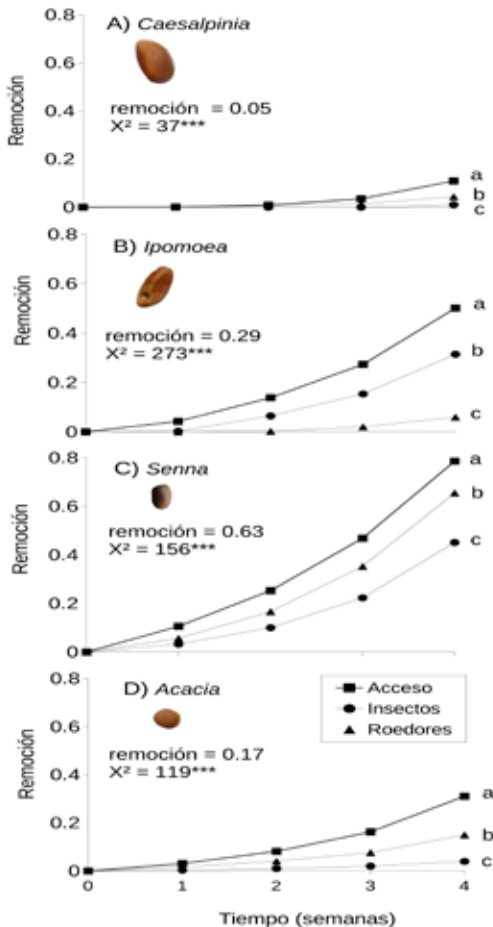


Figura 10.12. Remoción de semillas en un bosque tropical seco en Veracruz, México, para semillas de diferentes tamaños, ordenadas de mayor a menor: A) *Caesalpinia cacalaco*, B) *Ipomoea wolcottiana*, C) *Senna atomaria*, y D) *Acacia cochliacantha*. En todos los casos la mayor remoción se dio cuando los consumidores de semillas tenían acceso, y en la medida en que se reduce el tamaño de la luz de la malla se reduce la remoción de semillas porque se excluye a un grupo mayor de consumidores (reproducido de Álvarez-Aquino *et al.*, 2014, con permiso de los autores).

ejemplo, cuando los consumidores de semillas son roedores u otros organismos relativamente grandes, y en particular si son especies introducidas, es posible cercar el área que se va a sembrar y eliminarlos o retirarlos de su interior. En otros casos, la eliminación de estructuras que son atractivas para los herbívoros puede reducir el consumo de las semillas; por ejemplo, la eliminación del pericarpio de las semillas de *Cordia boissieri* y de *Prosopis laevigata* por medio de tratamiento con ácido permite reducir la tasa de remoción (Jurado *et al.*, 2006).

La depredación de semillas puede tener efectos en la estructura de la comunidad de los sitios restaurados, porque en general sus consumidores son selectivos en cuanto al tamaño de las que consumen, y también porque responden a otras características como la dureza o el contenido de nutrimentos.

Las semillas que no son consumidas y germinan en el sitio pueden generar plántulas que se enfrentan a condiciones que pueden favorecer o impedir su desarrollo. Entre las condiciones adversas destaca la competencia con la vegetación que ya se encuentra presente en el sitio. Esta barrera se ilustra claramente con el caso de pastizales que se establecen para el ganado en muchas regiones y tipos de ecosistemas. Por ejemplo, en bosques mesófilos de montaña en la región de Veracruz, en México, la supervivencia de plantas de cuatro especies nativas de árboles (*Liquidambar styraciflua*, *Juglans pyriformis*, *Podocarpus matudae* y *Carpinus caroliniana*), fue menor en potreros dominados por pastos (solamente del 22%) pero fue considerablemente mayor (82%) en donde no dominaban los pastos y quedaban árboles remanentes (Pedraza y Williams-Linera, 2003).

La herbivoría puede representar una barrera importante en la fase de establecimiento (Brown y Heske, 1990; Howe y Brown, 2001; Hoffmann *et al.*, 1995), porque las plántulas son muy susceptibles a este tipo de daño, en particular cuando el meristemo apical es destruido, lo que para muchas especies implica el fallecimiento de la pequeña planta. Este efecto negativo ha sido observado en muchos ecosistemas, desde pastizales hasta selvas tropicales y tanto por animales domésticos como silvestres.

El forrajeo del ganado, puede ser una barrera muy difícil de superar. Por ejemplo, en plantaciones de *Pinus culminicola*, una especie endémica que ha sufrido una reducción considerable en su distribución en las últimas décadas como consecuencia de la degradación de su hábitat (en uno de los tres sitios en donde se sabe persiste, el Cerro el Potosí, cubre menos de 30 hectáreas). En un estudio llevado a cabo en este sitio, cuando no se excluyó el ganado ninguna planta fue capaz de sobrevivir, y cuando el ganado se excluyó la supervivencia fue del 50% cuatro años después de plantado. Desafortunadamente, al menos para los años en los que se llevó a cabo el ensayo, el crecimiento fue muy lento, lo cual hacía que las plantas siguieran siendo muy susceptibles al daño que causado por el ganado (Jiménez *et al.*, 2005), lo que sugiere que la protección contra el ganado debe asegurarse al mediano plazo en sitios de reintroducción de especies amenazadas como esta.

Holl y Quiros-Nietzen (1999) demostraron que el consumo de plántulas por conejos (*Sylvilagus dicei*) en pastizales abandonados en Costa Rica es la principal causa que impide el establecimiento de especies nativas. Incluso las plántulas y plantas que logran sobrevivir al daño causado por estos herbívoros se vieron perjudicadas posteriormente porque mostraron tasas de crecimiento menores que las plantas que no fueron dañadas.

En un estudio de restauración ecológica en praderas en Illinois, EUA, Howe, Brown y Zorn-Arnold (2002), encontraron que la herbivoría de un pequeño roedor, *Microtus pennsylvanicus*, redujo la densidad de leguminosas y pastos e incrementó la de especies que les resultan menos palatables. Su estudio resalta tres implicaciones importantes para la restauración:

1. Las poblaciones de un herbívoro, en este caso *M. pennsylvanicus*, son capaces de alterar las abundancias relativas de las diferentes especies dominantes (en este caso pastos por tratarse de una pradera) ya sea por la supresión directa de algunas especies o al favorecer de manera indirecta a las especies que no son consumidas.
2. Las fluctuaciones en el tamaño poblacional del herbívoro afectan a la comunidad vegetal al influir en la dinámica de reclutamiento de plántulas.
3. El herbívoro, en este caso un roedor, es más abundante en sitios perturbados por actividades humanas, que es en donde la restauración es deseable, debido a que las plantas asociadas a estos sitios son más apetitosas que las plantas nativas de la praderas.

10.3. Nodricismo en restauración

Otra forma de controlar el efecto negativo de los herbívoros es por medio de plantas adultas que por sus características reducen el consumo de las plántulas que se encuentran debajo de ellas; es decir, con el uso de plantas nodriza (tipo de interacción que fue descrito en la sección 2.5). El nodricismo permite superar muchas de las barreras al establecimiento que son frecuentes en sitios degradados. Entre el trabajo pionero en el uso de plantas nodriza con fines de restauración se encuentra el desarrollado en España (Padilla y Pugnaire, 2006) para restaurar bosques mediterráneos, en donde varias especies de arbustos sirven como

nodrizas para pinos. A partir de este trabajo pionero la práctica se ha generalizado en una gran diversidad de ecosistemas y ha mostrado su utilidad en zonas áridas, bosques tropicales secos, bosques de coníferas (Gómez-Aparicio *et al.*, 2004), bosque mesófilo de montaña (Avendaño-Yáñez *et al.*, 2014), bosques altoandinos (Gómez-Ruiz *et al.* 2013), e incluso en sitios severamente degradados como minas a cielo abierto. En todos los casos, es importante saber sobre qué factores ambientales es importante que tenga efecto la planta nodriza, pues dependiendo de ello es la especie que puede actuar de manera más eficiente para incrementar la supervivencia y el crecimiento de la planta protegida.

En restauración son varios los factores en los que una planta nodriza puede actuar, pero son tres los más importantes: 1) el microclima; 2) las condiciones del suelo y 3) protección contra herbívoros.

En cuanto al microclima, las plantas nodrizas, al crear condiciones de sombra bajo su dosel, reducen los extremos de temperatura en el suelo y del aire alrededor de la planta que es protegida. Este efecto es muy importante cuando las plantas se encuentran bajo estrés por sequía, pues las condiciones de sombra y menor temperatura reducen la evapotranspiración y por lo tanto los requerimientos de agua de la planta. Cuando el efecto principal de la planta nodriza es consecuencia de la sombra que proyecta en el piso, es posible utilizar estructuras artificiales si no hay suficientes nodrizas en el sitio o si su establecimiento previo no es posible; esta estrategia se ha probado por ejemplo con especies del género *Quercus* (Badano *et al.*, 2011).

Una planta nodriza puede mejorar las condiciones del suelo de diferentes maneras (figura 10.13); una es a través de la acumulación de biomasa bajo su dosel, lo que aumenta la cantidad de carbono disponible para los organismos del suelo y por lo tanto mejora procesos relacionados con la disponibilidad de nutrientes. Además, la presencia de micorrizas y materia orgánica puede mejorar la textura del suelo al facilitar la formación de microagregados, lo que a su vez puede generar una mejor infiltración del agua. Cuando la planta nodriza es capaz de fijar nitrógeno a través de simbiosis, las concentraciones de este nutriente pueden incrementarse con el paso del tiempo y beneficiar a la planta que es protegida.

La planta nodriza puede reducir el daño por herbivoría en la planta protegida a través de interferencia mecánica, impidiendo que los consumidores puedan ramonear a la planta, cuando la planta nodriza posee mecanismos de defensa como espinas la interferencia es aun más efectiva. También puede darse la protección si la planta nodriza emite compuestos volátiles que repelen a los consumidores potenciales.

Dos aspectos de la relación de nodricismo se deben considerar para decidir si ésta es una estrategia útil para el proceso de restauración: el primero está relacionado con la ecología de las especies que van a interactuar, y el segundo está relacionado con la hipótesis del gradiente de estrés ambiental (sección 2.5), pues hay que recordar que la relación positiva se da solamente en un rango determinado de condiciones ambientales. En cuanto a

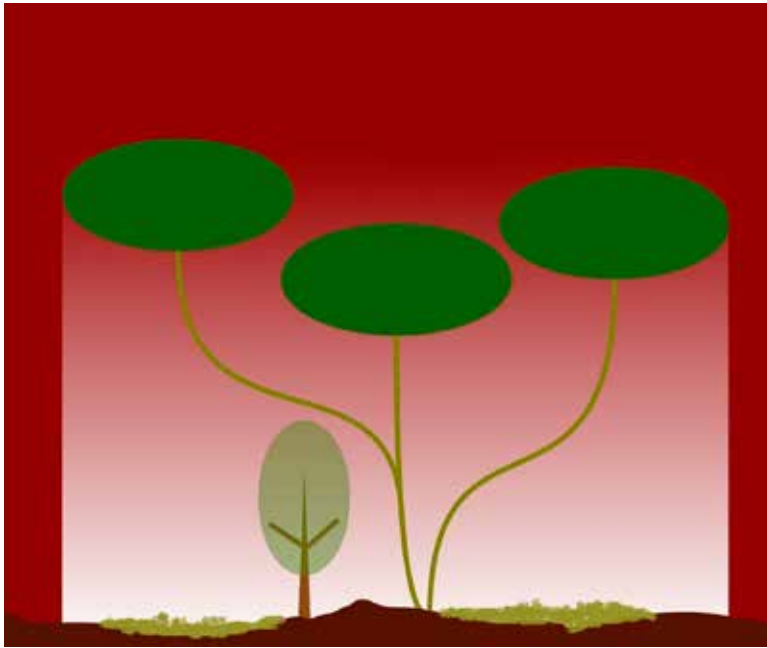


Figura 10.13. Las plantas nodrizas alteran el microclima debajo de su dosel, haciéndolo sombreado y menos caliente, además pueden retener suelo y su hojarasca puede acumularse. Todas estas condiciones son favorables para el establecimiento de otras especies.

las especies que pueden funcionar como planta nodriza, o que pueden ser protegidas de esta manera, no existe aún suficiente evidencia como para poder establecer relaciones que nos permitan predecir el resultado de la interacción entre dos especies. Sin embargo, en la mayoría de los casos las plantas que funcionan como nodrizas tienen un hábito arbustivo, y la tendencia a crecer aisladas o formando grupos pequeños. El ciclo de vida puede ser medio o largo, es decir de unos cuantos años a décadas. En muchos casos, cuando la planta protegida es una especie arbórea, la nodriza tiene un período de vida más corto que el de la planta que protege. Francisco Padilla y Francisco Pugnaire (2006) proponen los siguientes criterios para seleccionar especies como nodrizas:

1. Se debe seleccionar entre las especies nativas. Cabe mencionar que en algunos casos especies exóticas e incluso invasoras (Burrows *et al.*, 2015) pueden ser plantas nodriza para especies nativas; sin embargo, esto sucede bajo condiciones muy particulares y debe ser un recurso solamente en sitios que se encuentran ya invadidos.
2. En sitios en donde la herbivoría es intensa, son deseables especies con espinas o poco palatables.
3. Se debe evitar a las especies que liberan compuestos alelopáticos; es decir, compuestos químicos que limitan o impiden el desarrollo de otras plantas.

4. Si se conocen, la capacidad competitiva y la capacidad para adquirir recursos pueden ser criterios útiles de selección.

A estos cuatro criterios podemos agregar que las plantas pioneras pueden ser una buena opción como plantas nodrizas, no solamente porque están adaptadas a crecer en sitios perturbados, sino porque además es posible que plantas de estadios sucesionales posteriores estén adaptadas a establecerse de manera natural debajo de ellas.

En la práctica, elegir especies que puedan actuar como nodrizas, depende de contar con conocimientos detallados de la naturaleza de las interacciones interespecíficas bajo las condiciones en las que se llevará a cabo la restauración. Sin embargo, para comunidades diversas no es práctico probar todas las interacciones que se pueden dar entre pares de especies. Una alternativa es estudiar el proceso de regeneración de la vegetación después de procesos de degradación y establecer relaciones entre la presencia de ciertas plantas y la abundancia y riqueza de especies debajo de su dosel, como hicieron Mendoza-Hernández *et al.* (2013), en una zona en donde se establecieron asentamientos irregulares que fueron desalojados del Parque Ecológico de la Ciudad de México localizado en la periferia del sur de la ciudad. El área está dominada por pedregales formados por derrames de lava, y la vegetación lo está por bosques de encino y matorral xerófito. Para identificar a especies que pudieran actuar como nodrizas, seleccionaron aquellas que de estudios anteriores se sabía son capaces de establecerse en etapas tempranas de la sucesión en este tipo de ambientes, además de ser capaces de proporcionar sombra durante la época de secas (ya sea porque no pierden las hojas o porque forman un entramado denso), acumular cantidades considerables de hojarasca, ser abundantes en sitios que han sufrido disturbio y tener la característica de que varias especies leñosas se pueden establecer bajo su dosel. Las especies seleccionadas fueron cuatro: *Buddleja cordata*, *Dodonaea viscosa*, *Ageratina glabrata* y *Sedum oxypetalum*. Cuando se cuantificó la densidad de plantas y la riqueza debajo del dosel de individuos de cada una de estas especies encontraron que, con excepción de *Dodonaea viscosa*, bajo los individuos de todas las demás la densidad de plantas (2.34 individuos/m²) y el número de especies a las que pertenecían (1.15 especies/m²) era significativamente mayor que en sitios abiertos (1.2 individuos/m² y 0.36 especies/m², respectivamente). Pero también hay que mencionar que mientras algunas especies no mostraron ser más abundantes bajo alguna de estas tres especies como *Agave salmeana*, otras eran decididamente más abundantes bajo alguna de ellas, como las especies del género *Opuntia* que fueron más abundantes debajo de *Ageratina glabrata*. Estos resultados muestran la utilidad de considerar especies sucesionales tempranas como nodrizas potenciales, y también que se debe, siempre que sea posible, usar más de una especie como nodriza para que haya condiciones para el establecimiento de un mayor número de especies nativas.

Lo anterior nos lleva a considerar las características de las plantas que pueden ser protegidas por una planta nodriza. En general deben ser plantas que toleren condiciones de sombra durante las primeras etapas de vida y que puedan tolerar además otras características del ambiente debajo de la planta nodriza. Puede ocurrir que en algunos casos después de eventos de lluvia ligera la disponibilidad de agua debajo de la planta nodriza sea menor que en un sitio abierto, pero que a la vez este efecto negativo se vea compensado cuando la lluvia es de intensidad media o alta, pues en estos casos la disponibilidad de agua puede ser mayor, por el flujo caulinar (es decir, a través de los tallos), que en sitios abiertos. Es decir, que dependiendo de la arquitectura de la planta nodriza algunas de las características ambientales debajo de ella pueden mostrar una variación mayor que en sitios abiertos, aunque otras, como la temperatura, muestren siempre una variación menor.

En cuanto a la hipótesis de estrés ambiental, el nodricismo como estrategia de restauración puede ser más útil si nos encontramos en sitios que se hallen en los extremos del rango de distribución ambiental de la planta que deseamos proteger; esto es, en lugares en donde las variables ambientales se encuentran más alejadas del óptimo fisiológico.

10.4. Barreras a la persistencia

La persistencia se puede considerar desde dos perspectivas distintas, desde la del desempeño individual de los organismos que se han establecido en un sitio de restauración, o desde la persistencia a nivel poblacional, para la cual el desempeño de los individuos es importante pero en forma agregada. Es decir, en la medida que afecta parámetros como las tasas reproductivas y de mortalidad. Los factores que influyen en la persistencia a nivel individual y poblacional pueden ser de carácter abiótico y biótico, interaccionando entre sí y a diferentes escalas.

La primera barrera a la persistencia que hay que considerar es la que se deriva de una mala elección de especies y del mal manejo de las mismas al momento de iniciar su establecimiento, y a este respecto se puede aprender mucho de las prácticas de reforestación (figura 10.14). A partir de una evaluación de la información disponible hasta 2003 sobre los programas de reforestación llevados a cabo en el estado de Michoacán, en México (Sáenz-Romero y Lindig-Cisneros, 2004), se concluyó que la lista de las principales causas de mortalidad en las plantaciones con especies arbóreas para reforestación estaba encabezada por la selección inadecuada de especies, seguida de otras nueve causas.



Figura 10.14. Causas de la mortalidad en plantaciones para reforestación en el estado de Michoacán (elaborado a partir de Sáenz-Romero y Lindig-Cisneros, 2004).

La selección inadecuada de especies se debe a varias causas y ocurre cuando se planta una especie que no es la apropiada para las condiciones ecológicas del sitio. Las condiciones ecológicas del sitio pueden ser similares a las que existían en el pasado inmediato; por ejemplo, cuando se crea un claro en un bosque, y en ese caso la especie adecuada debe seleccionarse de entre las que se encuentran en el bosque adyacente. Pero puede ocurrir que las condiciones del sitio hayan cambiado radicalmente, en cuyo caso la selección de especies debe seguir otros criterios, los cuales veremos a continuación. Además, es posible que se seleccionen especies que, aunque presentes en el ecosistema en su conjunto, sean adecuadas para condiciones que se encuentran en muy pocos lugares del ecosistema ya sea por propiedades del suelo o del microclima, en cuyo caso es necesario poner atención a la distribución espacial de las diferentes especies y a sus requerimientos de hábitat. Además, aunque no es precisamente selección inadecuada de especies, debemos considerar que diferentes procedencias (o ecotipos) de una especie pueden tener un desempeño muy diferente dependiendo de las condiciones del sitio de origen de sus progenitores y de las condiciones del sitio en el que son plantadas (tema que se revisó en la sección 2.4.2.1).

10.5. Selección de especies

La selección de especies es una de las partes más críticas en el proceso de restauración, pues de ella depende cuáles de las metas se lograrán cumplir, o en el peor de los casos, que no se pueda cumplir con ninguna. Para poder abordar el problema de la selección de especies hay que considerar primero el tipo de restauración que se va a hacer y posteriormente el nivel de degradación del sitio. Las especies con las que llevemos a cabo una restauración ambiental –en particular, en las primeras etapas– dependen de si ésta va a tener como finalidad el establecimiento de un ecosistema lo más similar posible a uno natural y capaz de mantenerse a sí mismo, o si se pretende restaurar para recuperar servicios ecosistémicos o para establecer un ecosistema productivo. El nivel de degradación determina las condiciones del sitio y por lo tanto el tipo de especies que pueden establecerse, en particular, en las etapas iniciales; y las especies que se establecen al inicio en muchas ocasiones tienen bastante influencia sobre las especies que serán capaces de establecerse posteriormente y persistir, como lo establece la hipótesis de la composición florística inicial de Egler (sección 2.6.7).

Por lo tanto, si buscamos restablecer un ecosistema similar al ecosistema natural, podemos seleccionar las especies para nuestro proyecto entre aquellas que hay, o hubo, en el ecosistema natural, y la primera fuente de información debe ser el conocimiento con el que ya contamos. En este sentido, las floras y listados florísticos son una fuente de información muy importante que, como ya vimos, también nos puede servir como guía para planear la colecta de semillas (sección 3.3.3.2).

Otra fuente relacionada con la anterior son los listados y bases de datos sobre especies útiles para restauración ecológica, algunas de las cuales se elaboraron hace más de 100 años. Este es el caso de *La Lista de Árboles y Arbustos Propios para Repoblar los Bosques de la República Mexicana*, publicada en 1894 por Fernando Altamirano y José Ramírez (figura 10.15), y que se repartió en forma de folleto durante el segundo Congreso Médico Mexicano, en noviembre de 1894 (Flores Olvera y Ochoterena-Booth, 1991).¹⁷ En esta lista podemos encontrar 286 taxa que corresponden a 58 familias y 158 géneros, con información sobre la técnica de propagación de las especies en función de tres categorías, semilla (262 taxa), estaca y semilla (10 especies) y retoño (una especie), además de los tipos de clima en donde cada taxón se desarrolla. A este respecto cabe mencionar que Altamirano y Ramírez reconocieron 7 tipos de clima: caliente, caliente y templado, frío, frío y templado, templado, templado y caliente, y templado y frío; pero además de que es imposible saber

¹⁷ La lista fue publicada en la revista *Progreso de México* en dos volúmenes, el 11 del año 1904 (págs. 235, 336, 524 y 747), así como en el 12 del año 1905 (pág. 197). Desafortunadamente, aunque la biblioteca de la Universidad Autónoma de Chapingo tiene algunos números sueltos de la revista, no se conservó ningún número de las que publicaron la lista de Altamirano y Ramírez.

cuál fue el criterio de clasificación que utilizaron, se presta a confusiones, en particular si los tipos “frío y templado” y “templado y frío” son equivalentes así como con los tipos “caliente y templado” y “templado y caliente”. Sin embargo, esta lista representa probablemente el primer intento de sistematizar información de utilidad sobre las especies que podrían ser útiles para repoblar bosques en México, o como diríamos hoy en día, para restaurarlos. En México otros autores han recabado información sobre el potencial de las especies nativas para ser utilizadas en proyectos de esta naturaleza. Cabe destacar la obra de Cassiano Conzatti de inicios del siglo XX, *La Repoblación Arbórea del Valle de Oaxaca*, que se publicó en 1914, y hacia finales del mismo siglo e inicios del presente la obra de Carlos Vázquez Yáñez y sus colaboradores (1999) titulada *Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación*; y la de Griselda Benítez y sus colaboradores (2004): *Árboles nativos de Veracruz para para Reforestación, Restauración y Plantaciones*. Ambas listas incluyen especies útiles, lo que nos lleva a pensar en otros criterios de selección.

Cuando se revisan múltiples publicaciones sobre restauración ecológica destacan cuatro criterios para seleccionar especies: que sean útiles, que sean pioneras o tolerantes a condiciones extremas, que sean especies fijadoras de nitrógeno y, finalmente, los que se derivan del análisis de su abundancia.

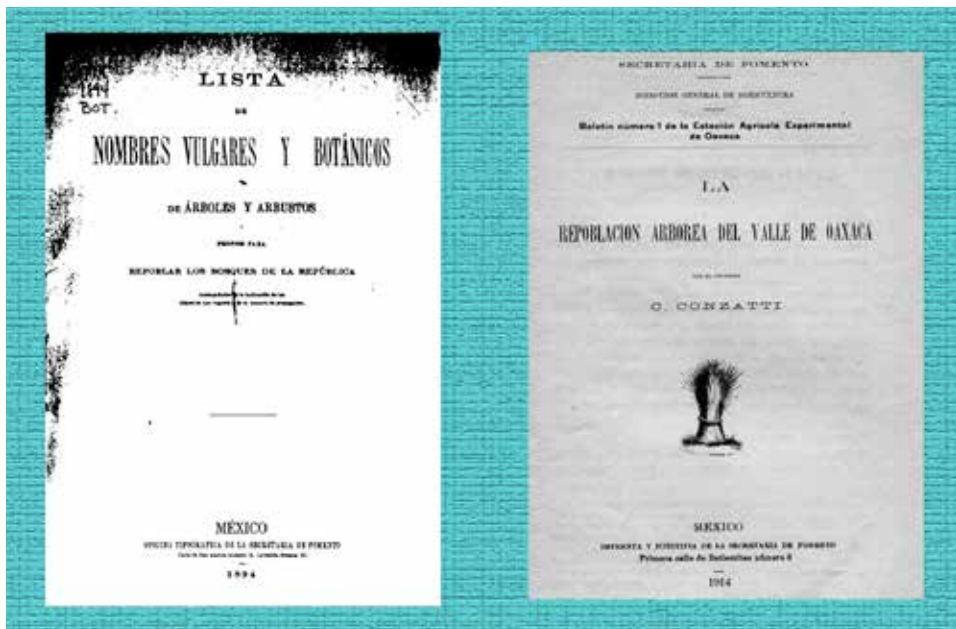


Figura 10.15. Portadas de la *La Lista de Árboles y Arbustos Propios para Repoblar los Bosques de la República Mexicana*, de Altamirano y Ramírez, que se recuperó de una copia en microfilm (SOLINET/ASERL Cooperative Microfilm Project, NEH PS-20317) y de la publicación de Consatti *La Repoblación Arbórea del Valle de Oaxaca*.

Especies útiles

Elegir de entre las especies nativas de un ecosistema aquellas que son útiles tiene varias ventajas entre las que destaca que, en general, existe un conocimiento amplio sobre ellas. En el caso de las especies arbóreas de interés comercial es posible que incluso se propaguen de forma masiva, ya sea por viveros públicos o privados, lo que facilita la obtención de material vegetal para la restauración. Este puede ser el caso también de otras especies nativas que forman parte de lo que se conoce como recursos forestales no maderables, algunas de las cuales se propagan de forma masiva. Pero para cualquier especie que se obtenga de viveros es importante conocer la procedencia de las semillas, para evitar problemas de mala adaptación de las plantas al sitio en donde serán plantadas y evitar también problemas asociados con la genética poblacional de la especie. Desafortunadamente, en muchos viveros en donde se propagan de forma masiva árboles, no se tiene un buen control de las procedencias, a veces desde el momento de la colecta y en otras al momento de propagar y llevar a cabo labores de mantenimiento en el vivero.

Las especies nativas que son apreciadas por la población local son otra buena opción para proyectos de restauración, pues se puede aprovechar el conocimiento local y se fomenta la participación comunitaria. Cuando una especie nativa es utilizada por la población local se cuenta con información sobre su distribución y su fenología, en no pocas ocasiones sobre algunas de sus susceptibilidades (por ejemplo, si no resiste heladas o es afectada por sequías prolongadas) e incluso sobre su propagación.

Un aspecto importante e interesante del uso de especies útiles para la población local es el de la domesticación incipiente de especies nativas. Muchas especies silvestres que se utilizan sufren, además de la selección natural, un proceso de selección artificial por parte de las personas que las usan y que varía en intensidad dependiendo de si son colectadas o se encuentran bajo algún tipo de manejo. El manejo tradicional tiene varias formas, entre las que destacan tres: 1) estrategias y acuerdos comunitarios que regulan el uso de los recursos del ecosistema, 2) aclareo intencional, uso del fuego e incluso riego para favorecer la abundancia de algunas especies en particular y 3) la propagación vegetativa o el sembrado de las especies útiles, a lo cual pueden agregarse diversas prácticas para reducir la competencia de especies no deseadas (Lins Neto *et al.*, 2014). Los procesos de domesticación tienden a alterar la diversidad fenotípica de las poblaciones manejadas; en general, aumentando las características que las hacen útiles, como puede ser el tamaño de las hojas, de los frutos o el número de semillas. Con el tiempo, el proceso de domesticación puede producir plantas que son muy diferentes a las de sus parientes silvestres, pero incluso procesos de domesticación incipiente pueden generar diferencias fenotípicas significativas (Figueredo *et al.*, 2014).

Así que cuando se consideran especies útiles también hay que tomar en cuenta las consecuencias del manejo y de la domesticación incipiente. Una de las consecuencias es que al momento de colectar semillas o de propagar individuos para el proyecto de

restauración, en particular si participan personas de la comunidad local, influyan los criterios que se usan para el manejo, y que por lo tanto las plantas que se utilicen para la restauración sean más afines a las plantas deseables y no sean una buena muestra de la diversidad genética de la especie (como vimos en la sección 3.3.). Ahora bien, esto puede representar una limitante cuando se trata de restaurar con fines de conservación, pero no cuando la restauración es con fines productivos.

El conocimiento local de las especies nativas en relación con las formas tradicionales de manejo de los ecosistemas puede ser muy importante para desarrollar estrategias de restauración. Por ejemplo, los mayas lacandones del sur de México utilizan un método agroforestal que aprovecha la capacidad de algunas especies de mejorar las condiciones del suelo. Siendo de esta manera que se reconoce la utilidad de las especies como parte de un proceso de manejo y no por los productos que se puedan obtener directamente de ellas. Dos de las especies que utilizan son *Ochroma pyramidale* y *Sapium lateriflorum*. Debajo de individuos de la *O. pyramidale* la hojarasca se acumula rápidamente, y la concentración de nemátodos en el suelo se incrementa en la medida que aumenta la distancia desde el tronco de los árboles, lo que indica una menor actividad de los descomponedores y por lo tanto la posibilidad de que se acumule una capa de hojarasca que proteja al suelo. Por otro lado la concentración de fósforo debajo de los árboles de *S. lateriflorum* es mayor que en sitios sin cobertura de esta especie y se incrementa conforme la planta envejece, lo que indica que es capaz de recuperar este macronutriente de capas profundas del suelo y movilizarlo a las capas superficiales en donde otras especies podrían aprovecharlo (Diemont *et al.*, 2006).

Especies pioneras y tolerantes a condiciones extremas

A lo largo del proceso sucesional son diferentes las especies que se establecen en un ecosistema, y esto responde en parte a los requerimientos ambientales de cada una de ellas. Las especies que son capaces de establecerse y prosperar en sitios abiertos, en donde los factores abióticos imponen condiciones de estrés considerables, serán las primeras en colonizar después de un disturbio y se conocen como especies pioneras. Es muy frecuente que los sitios en donde se van a llevar a cabo esfuerzos de restauración ambiental muestren condiciones abióticas que son apropiadas para las especies pioneras, debido a que los factores de degradación humana y de disturbio natural son similares en sus efectos. Por ello las especies pioneras en general poseen características que permiten su uso en restauración de sitios severamente degradados de manera muy eficiente. En general producen un gran número de semillas, lo que facilita la colecta y procesamiento de las mismas. Son de rápido crecimiento y muchas de ellas son de vida corta, lo que permite que sean substituidas por otras especies en la medida en que avanza el proceso de restauración.

Hay especies que son capaces de prosperar en condiciones ambientales en las que la mayoría de las plantas no podrían hacerlo, son plantas que toleran concentraciones altas de

metales pesados en el suelo, o condiciones de salinidad. Estas pueden ser especies pioneras o no, pues hay especies que establecen comunidades estables en sitios extremos. Entre estas especies encontramos algunas gramíneas como el pasto *Distichlis spicata* que se estableció en el vaso del exlago de Texcoco en la cuenca del Valle de México (Llerena, 1994). En algunas ocasiones este tipo de especies pueden ser la única alternativa en sitios severamente degradados en donde la creación de una cubierta vegetal es la única opción viable.

Especies fijadoras de nitrógeno

Las especies capaces de fijar nitrógeno atmosférico a través de relaciones simbióticas han sido utilizadas para la restauración de sitios severamente degradados desde hace décadas (figura 10.16). Esto porque en muchos casos el nutrimento que más limita el crecimiento de las plantas es el nitrógeno, y no es de extrañar que el trabajo pionero de A. Bradshaw (1983) se haya relacionado con el establecimiento de una especie fijadora de nitrógeno y los cambios en la comunidad que se dan a partir de que las concentraciones de este elemento aumentan en el suelo.



Figura 10.16. Leguminosas creciendo en una mina en proceso de recuperación, estas plantas colonizaron el sitio por si mismas, lo que ilustra la capacidad de las especies de esta familia de establecerse en sitios degradados.

Los requerimientos de nitrógeno varían considerablemente entre ecosistemas, además de que el ciclo biogeoquímico de este elemento es muy dinámico; sin embargo, Marrs y Bradshaw (1982) consideran que el mínimo para lograr que se establezca vegetación se encuentra en el orden de 1000 kg por hectárea en ecosistemas templados, lo que es

a veces más del doble de lo que se encuentra disponible en muchos sitios degradados. Bradshaw llevó a cabo múltiples estudios en donde logró cuantificar el efecto de facilitación que causa la acumulación de nitrógeno en el suelo de sitios degradados, y que a su vez fue el resultado de la fijación de este elemento por la relación simbiótica entre bacterias y leguminosas. A partir de esto llegó a la conclusión de que cuando el nitrógeno es limitante para el desarrollo de la vegetación la mejor alternativa, incluso desde la perspectiva económica, es el uso de especies fijadoras de nitrógeno (Bloomfield *et al.*, 1982).

Algunas leguminosas que colonizan sitios muy degradados son capaces de mejorar las condiciones del suelo al favorecer varios procesos que no dependen únicamente de la capacidad de fijar nitrógeno de manera simbiótica. Los resultados de un estudio de análisis del suelo en sitios degradados en donde se ha establecido *Mimosa buincifera* en el centro de México, una especie localmente conocida como uña de gato, indicaron que, como es de esperarse, la incorporación de nitrógeno al suelo fue mayor debajo del dosel de estos arbustos, pues la relación entre el carbono y el nitrógeno fue de 8.4 contra 9.1 en sitios abiertos. Pero además, la biomasa microbiana del suelo fue 1.5 veces mayor en sitios dominados por uña de gato que en sitios abiertos. También se encontró en este estudio un mayor número de bacterias y hongos formadores de colonias en los primeros sitios que en los segundos. Incluso se encontraron más microorganismos de vida libre capaces de fijar nitrógeno debajo del dosel de la leguminosa que en los sitios abiertos (Luna-Suárez *et al.*, 2000).

La mayoría de las especies fijadoras de nitrógeno pertenecen a la familia de las leguminosas, y algunas de ellas son cultivos importantes (figura 10.17). La fijación de nitrógeno es un fenómeno complejo que depende de varios factores, entre ellos la disponibilidad de fósforo para la planta, lo que ocasiona que la misma especie aporte diferentes cantidades de este elemento dependiendo del sustrato en el que crece (Dancer *et al.*, 1977).

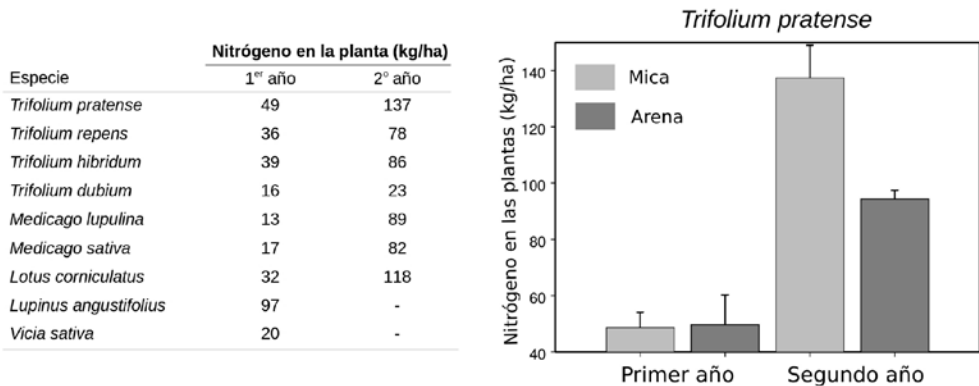


Figura 10.17. Nitrógeno en las plantas de diferentes especies de leguminosas creciendo en un sustrato de mica. En el caso de *Trifolium pratense* y *T. repens* los datos corresponden a la media de tres y dos variedades respectivamente. La capacidad de acumular nitrógeno también depende de las características del sustrato como lo ilustra la gráfica para *T. pratense* creciendo en mica o en arena (elaboradas con datos de Dancer *et al.*, 1977).

En agricultura y en agroforestería se han utilizado muchas leguminosas para incrementar la disponibilidad de nitrógeno para las plantas y la literatura en estos campos es una fuente útil para elegir especies con este fin para sitios de restauración; en particular si se busca que el efecto sea temporal, pues se pueden utilizar cultivares que con el paso del tiempo serán desplazados por especies nativas (tabla 10.3).

Tabla 10.3. Algunos ejemplos de leguminosas utilizadas en sistemas agrícolas y agroforestales, sus rendimientos y algunas observaciones.

Especie	Sistema	Densidad	Nitrógeno incorporado	Notas	Referencia
<i>Trifolium pratense</i>	pastizal	434.5 g/m ² de la leguminosa	17.9 kg/ha	Datos para el segundo año del cultivo.	Vinther y Jensen (2000).
<i>Trifolium pratense</i>	cultivo rotacional	30 kg semilla/ha 25.4 ton/ha	741 kg/ha	Datos a los 25 meses después de 10 podas a 40 cm dejando el material podado como acolchado.	Stopes <i>et al.</i> (1996).
<i>Trifolium repens</i>	cultivo	25 kg semilla/ha 25.0 ton/ha	592 kg/ha	Datos a los 25 meses después de 10 podas a 40 cm dejando el material podado como acolchado.	Stopes <i>et al.</i> (1996).
<i>Medicago lupulina</i>	cultivo	25 kg semilla/ha 20.4 ton/ha	459 kg/ha	Datos a los 25 meses después de 10 podas a 40 cm dejando el material podado como acolchado.	Stopes <i>et al.</i> (1996).
<i>Mucuna pruriens</i>	cultivo	-	135 kg/ha	Evaluado 9 meses después de plantado.	Ibewiro <i>et al.</i> (2000).
<i>Lablab purpureus</i>	cultivo	-	38 kg/ha	Evaluado 9 meses después de plantado.	Ibewiro <i>et al.</i> (2000).

Finalmente cabe mencionar que muchas leguminosas silvestres son utilizadas por los pobladores locales para varios fines. En el Valle de Tehuacán, en el estado de Puebla, siete especies del género *Mimosa* son utilizadas para diversos fines como construcción, alimento para el ganado, combustible o para formar cercas vivas. Estas mismas especies son importantes para la regeneración de la vegetación y el establecimiento de muchas de las

especies de cactáceas características de esta zona árida del centro de México (tabla 10.4).

Tabla 10.4. Algunas especies del género mimosa y sus atributos como especies útiles para la restauración y sus usos (modificada de Dhillon *et al.*, 2004).

Especie	Atributos			Usos			
	Simbiosis	Nodrizas	Isla de recursos	Construcción	Forraje	Leña	Cercas vivas
<i>M. adenantheroides</i>	Micorrizas y nódulos de <i>Rhizobium</i>	Posible	Sí		X		
<i>M. calcicola</i>	Micorrizas y nódulos de <i>Rhizobium</i>	Posible	Sí		X		
<i>M. lacerata</i>	Micorrizas y nódulos de <i>Rhizobium</i>	Posible	Sí		X	X	
<i>M. luisana</i>	Micorrizas y nódulos de <i>Rhizobium</i>	Sí	Sí	X	X	X	X
<i>M. polyantha</i>	Micorrizas y nódulos de <i>Rhizobium</i>	Posible	Sí		X	X	X
<i>M. purpusii</i>	?	?	Sí		X		
<i>M. texana</i>	Micorrizas y nódulos de <i>Rhizobium</i>	Posible	Sí		X	X	

Criterios derivados de la abundancia

Una estrategia que permite generar criterios para la selección de especies es establecer la abundancia relativa de diferentes especies en diferentes tipos de condiciones, así se puede saber de manera cuantitativa cuál es la composición de especies del sitio que se usa como referencia, o qué especies se relacionan con las condiciones que son más similares a las del sitio que se desea restaurar. En el primer caso para algunos ecosistemas se cuenta con estudios de abundancia y composición de la comunidad vegetal, que son una fuente muy valiosa de información.

Combinando criterios para la selección de especies

En la práctica, cuando se seleccionan especies para un proyecto de restauración ecológica siempre se combinan criterios, muchas veces sin considerarlo de manera explícita. Es posible que en la lista final para un sitio en particular se encuentren incluidas leguminosas porque se sabe que las condiciones del suelo no son buenas, y que entre este tipo de especies se encuentre una especie arbórea porque es de importancia para los pobladores locales, y esto último la hace disponible en los viveros locales. Esto resulta muy conveniente cuando se trabaja en ecosistemas con una alta diversidad de especies,

en donde la selección de las más adecuadas puede ser un proceso lento y complejo. Pero se corre el riesgo de no utilizar las especies que podrían tener un mejor desempeño considerando las condiciones del sitio y las metas que se pretende alcanzar. Para tratar de evitar este problema se pueden seguir métodos más sistemáticos para la selección de especies que combinan varios de los criterios que se han expuesto en esta sección.

Uno de tales métodos fue propuesto por D. Sharma y S. Sunderraj (2005), para la selección de especies en la restauración de hábitat destruido por actividades mineras en la India. Este método se basa en calcular el valor de importancia relativa llamado por estos autores el Índice de Valor de Importancia (*Importance Value Index*). El criterio de selección que utilizaron se basó en establecer el valor de importancia de diversas especies que crecen en bosques relativamente bien conservados y que no han sido afectados por la minería, sitios con tres condiciones distintas de daño: depósitos recientes de desechos, depósitos antiguos, y la zona afectada por el beneficio del mineral. Además de evaluar sitios en donde se establecieron plantaciones, algunas con plantas nativas y otras con plantas exóticas. Para los sitios en donde había especies arbóreas se utilizaron dos métodos diferentes. Para los bosques, el método de selección se basó en un proceso de dos etapas: en la primera se hizo un muestreo de la vegetación arbórea y se calculó el valor de importancia relativa para cada especie, y en una segunda etapa se considera la capacidad de regeneración de cada especie, lo que se hizo asignando un valor diferente a cada especie en función del número de individuos juveniles que se encontraron. Con estos dos valores fue posible acomodar las especies en orden decreciente. En el caso de las plantaciones, los autores de este trabajo utilizaron tres criterios: el primero basado en el tamaño de los árboles estimado a partir de un índice (altura X diámetro a la altura del pecho), de su productividad potencial estimada a partir de un índice de cobertura (altura del dosel X ancho del dosel X número de árboles de la especie), y se ordenaron las especies en función de estos dos parámetros. Para considerar la tolerancia a condiciones ambientales se asignaron valores dependiendo del estado en que se encontraron la mayoría de los individuos de cada especie: (1) para laderas, (2) para sitios planos, (3) o (4) para riberas, y se consideró aparte si podían crecer en suelos someros (1), de profundidad media (2) o profundos (3). Sumando los valores calculados para estos tres criterios se ordenaron las especies. Para el caso particular del trabajo de Sharma y Sunderraj (2005), ellos seleccionaron a las tres primeras especies en las listas de los sitios con bosque y a las 10 primeras de las plantaciones para ser usadas en sus sitios de restauración. En este ejemplo, podemos apreciar cómo se combinan varios criterios de los revisados en esta sección, aunque algunos de manera no muy evidente. En primer lugar el criterio de abundancia, pues tanto para los sitios de bosque como para las plantaciones, se usó para calcular algunos de los parámetros de selección, en segundo lugar el criterio relacionado con el papel sucesional de las especies (relacionado a su vez con la capacidad de regeneración), y en tercer lugar el criterio de utilidad, puesto que se seleccionaron más especies

de los listados de las plantaciones que de los bosques.

En otros casos se busca establecer criterios de manera más explícita, como es el caso de la propuesta metodológica para seleccionar especies, de Meli y sus colaboradores (2014), para la selección de árboles para la restauración de zonas riparias en bosques tropicales en el sureste de México. En este método de selección también se consideraron criterios ecológicos y también se calculó un valor de importancia relativa el cual representó el primer criterio llamado por los autores de Dominancia Natural (DN). Se consideró también la capacidad de regeneración natural (CRN), pero en este caso se utilizaron para su evaluación sitios dominados por vegetación secundaria en los que se contaron todos los tallos de los individuos presentes y se midió el diámetro a la altura del pecho. Con esta información se calculó a través de métodos estadísticos la correlación entre la abundancia y 10 categorías de diámetro. Se tomó en cuenta también el hábitat (H) en donde se pueden encontrar las especies, para lo cual se utilizaron unidades geomorfológicas previamente caracterizadas y por lo tanto el valor numérico de H varió entre uno (es decir, que solamente se encuentra en un tipo de unidad) hasta el máximo de unidades reconocidas (que en el estudio que aquí comentamos fueron 5). Se incluyó el criterio de valor social (VS), que consideró la opinión de los pobladores locales sobre la presencia de cada especie en las zonas riparias y su valor utilitario. Para calcular este valor se llevaron a cabo entrevistas con los pobladores, la abundancia percibida por los pobladores se cuantificó en 5 categorías y la utilidad en función del número de usos reconocidos. Finalmente se incluyó un criterio relacionado con las limitaciones técnicas (LT) para utilizar a las especies, que incluyó cuestiones relacionadas con la colecta y germinación de semillas, propagación e introducción a los sitios de restauración. A través de métodos estadísticos se calcularon valores que se dividieron en 10 clases para cada criterio. Con ellos se calculó un Índice de Selección de Especies (ISE) como la suma de todos los criterios:

$$\text{ISE} = \text{DN} + \text{CRN} + \text{H} + \text{VS} + \text{LT}$$

Estos dos casos ilustran la importancia de considerar diversos criterios para la selección de las especies que se van a utilizar activamente en un proyecto de restauración y la forma en que podemos agruparlos. Tenemos los criterios que se derivan del hábitat en que puede desarrollarse cada especie, que depende de factores abióticos pero también bióticos. En función de las condiciones del sitio que deseamos restaurar debemos buscar sitios con condiciones similares en los que se hayan llevado a cabo prácticas de manejo para recuperar la vegetación (como en el caso de la India) así como de remanentes o ecosistemas bien conservados que consideremos como referencia válida para nuestra restauración. Para Sharma y Sunderraj (2005) en la India fueron remanentes de bosque aun no dañados por la minería y para Meli *et al.* (2014) sitios bien conservados en la selva. Otro criterio importante es el rango de tolerancia de las especies, que se relaciona con las condiciones del suelo, del

microclima y del clima. El rango de tolerancia depende de las respuestas fisiológicas de las plantas y se puede determinar de varias maneras; en los dos casos considerados aquí se usó un método indirecto al evaluar el desempeño bajo diferentes condiciones ambientales. Los criterios derivados de la utilidad son importantes por los motivos que vimos anteriormente, en estos dos ejemplos la utilidad se considera al evaluar plantaciones en la India y a través del trabajo con los pobladores locales en la selva del sureste de México, y con este criterio está relacionado el de la factibilidad técnica de trabajar con las especies, lo que incluye la colecta y procesamiento de las semillas, la propagación en vivero, el transporte y otras labores que sean necesarias para obtener tasas de supervivencia satisfactorias. Otros criterios que pueden ser importantes pero dependen de un conocimiento ecológico detallado de las especies son los relacionados con las interacciones y el papel que juegan en las funciones ecosistémicas. Plantas capaces de competir con especies invasoras, de servir como recurso para polinizadores, de fijar nitrógeno, de actuar como nodrizas, o de mejorar las condiciones del suelo a través de relaciones eficientes con micorrizas pueden ser muy importantes para superar barreras durante el proceso de restauración (figura 10.18).

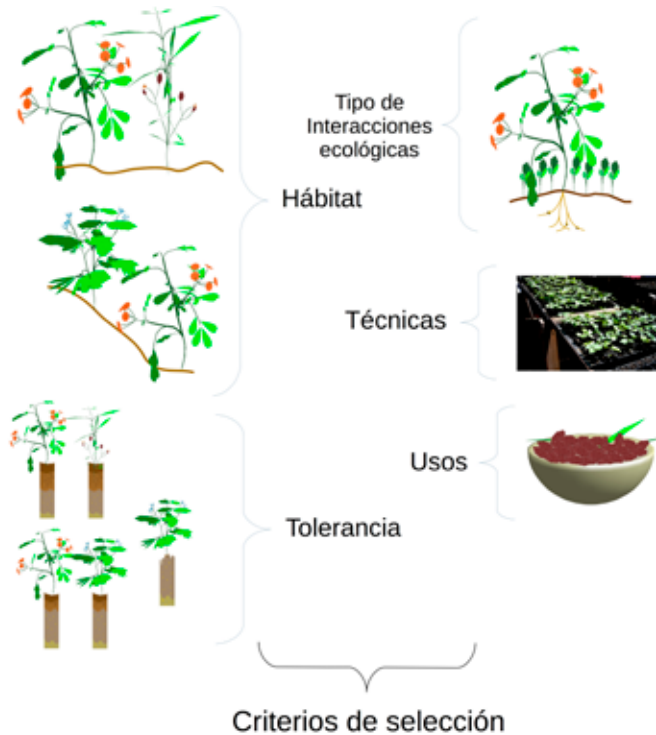


Figura 10.18. Criterios de selección de especies que se relacionan con el hábitat en que pueden desarrollarse, su tolerancia ambiental, sus características ecológicas (como que sean capaces de realizar simbiosis para fijar nitrógeno o actuar como nodrizas), su utilidad y la forma en que pueden propagarse. Estos criterios se pueden combinar a través de índices.

A este tipo de métodos sistemáticos para seleccionar especies considerando varios criterios se le puede agregar, como un criterio adicional, las consecuencias que se espera tenga el cambio climático en la distribución del hábitat potencial en el futuro. Esto fue hecho por Gelviz-Gelvez *et al.* (2015) para 46 especies de arbustos con potencial para ser utilizados para la restauración de matorrales semiáridos del centro de México. Para clasificar las especies se utilizaron 5 criterios: cobertura, densidad, frecuencia, sociabilidad (calculada por medio de un coeficiente de asociación) y capacidad probada de formar asociaciones micorrízicas (de acuerdo a la literatura). Una vez caracterizadas las especies se ordenaron por medio del método estadístico de análisis de componentes principales y a través de esto se seleccionaron las especies que tuvieran una combinación alta de los valores para las variables con las que se caracterizaron. En este estudio, diez especies fueron seleccionadas, y para ocho de ellas se hicieron modelos de distribución actual y bajo escenarios de cambio climático (dos fueron excluidas porque se tenían pocas localidades georreferenciadas). Utilizando el criterio de las consecuencias esperadas por el cambio climático en el hábitat potencial quedaron 6 especies, pues mantienen o incrementan su rango de distribución. Las especies fueron: *Acacia schaffneri*, *Ageratina espinosarum*, *Bursera fagaroides*, *Dalea bicolor*, *Eysenhardtia polystachya* y *Karwinskia humboldtiana*. Desde luego que esto no implica que las otras especies no deban de ser consideradas, sino que para iniciar el proceso de restauración estas 6 especies son deseables, porque poseen características que favorecen su establecimiento y, si no son capaces de crear condiciones propicias para el establecimiento de otras especies, al menos pueden formar comunidades diversas (de aquí la importancia del criterio de sociabilidad).

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles son las principales barreras ecológicas?
2. ¿Cómo se pueden superar las barreras en la fase de dispersión, de establecimiento y de persistencia?
3. ¿Por qué es importante planear cuidadosamente la colecta de semillas?
4. ¿Cuáles son los principales criterios de selección de especies?

Lecturas recomendadas

- Camacho, M.F., 1994. Dormición de semillas. Causas y tratamientos. Editorial Trillas. México, 125 pp.
- Castellanos, C. y C. Bonfil, 2015. Propagación por Estacas de Algunos Copales. Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Hartmann, H.T., y D.E. Kester, 1991. Propagación de plantas. Principios y prácticas. Traducido del inglés por A. Marino-Ambrosio. C.E.C.S.A. México, 760 pp.
- Lugo, A.E., 1997. The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. *Forestry Ecology and Management* 99: 9-19.

Capítulo 11

Restauración de fauna

Décadas de experiencia en la reintroducción de poblaciones de especies animales han permitido que entendamos de mejor manera aspectos poblacionales, genéticos y epidemiológicos fundamentales para lograr el establecimiento de muchas especies en áreas que solían ocupar. También han permitido, como indica Mark Stanley Price (2012), entender que cuando una especie desaparece de una región no deja un nicho vacante, que está libre para ser reocupado, sino que los individuos reintroducidos deben establecer su lugar en la comunidad natural a la que arribaron, lo que habla de las dificultades de planear una reintroducción y de que se deben conocer las necesidades de la especie con la que se está trabajando. Para muchas especies se cuenta con estos conocimientos y actualmente son cientos los casos de reintroducción de especies animales que han logrado establecer poblaciones viables en una gran variedad de ecosistemas. De hecho, la reintroducción de depredadores ha mostrado su importancia para regular muchos de los procesos que son clave para mantener la dinámica de los ecosistemas, este es el caso de los lobos (Litch *et al.*, 2010). Este tipo de depredadores son importantes porque regulan el tamaño poblacional de los herbívoros, cuando no están presentes, la interacción dominante en el ecosistema será la que se da entre los herbívoros y las plantas, pero cuando están presentes, la interacción dominante es entre éstos y sus presas. Los efectos de cascada, es decir, los efectos indirectos de una interacción entre depredadores y presas, pueden llegar incluso a influir en la estructura física de los ecosistemas. Además de que en algunos casos la presencia de estos animales carismáticos puede traer beneficios económicos; la reintroducción de lobos al parque nacional de Yellowstone en los Estados

Unidos de América incrementó los ingresos del parque en 35 millones de dólares en 2005 (Duffield *et al.*, 2006). Sin embargo, en restauración ambiental la fauna ha jugado históricamente un papel secundario.

Esto se puede atribuir a varios factores. Uno de ellos es que los primeros esfuerzos de restauración, como el del Arboretum de la Universidad de Wisconsin, se enfocaron en la recuperación de comunidades vegetales, y fueron llevados a cabo por ecólogos de plantas. Otro factor fue que, en muchos casos, la escala de la restauración no era tal que permitiera considerar la introducción de especies animales debido a que la extensión del hábitat no permitía el establecimiento de poblaciones viables. Finalmente, que con frecuencia se supuso que los animales llegarían por sí solos, pues a diferencia de las plantas se pueden desplazar. Con el paso del tiempo, se comenzó a incluir la reintroducción de especies animales en los proyectos de restauración, incluso en sitios en donde el nivel de degradación requería de restablecer los componentes vegetales para crear el hábitat para los animales, pero también en sitios en donde medidas de conservación han permitido que se recupere el ecosistema a través de mecanismos naturales y en donde fueron extirpadas especies animales que no pueden recolonizar por si solas.

11.1 Principios generales

La restauración de fauna gira en torno al establecimiento de poblaciones viables y por lo tanto está fundamentada en los principios de dinámica poblacional y genética de poblaciones. En el caso de los animales, debido a su movilidad, es importante considerar varios aspectos de la dinámica de las poblaciones, pues los fenómenos migratorios son frecuentes. En este sentido debemos recordar que una población se puede definir como los individuos de una especie que potencialmente pueden interactuar entre sí; es decir, que comparten un espacio en el cual en función de su forma de vida, hábitos o estrategias reproductivas, exista una posibilidad real de que tengan influencia unos en otros, en particular que puedan reproducirse entre sí. Ahora bien, en muchos casos ocurre que existen barreras que impiden o reducen considerablemente la posibilidad de que todos los individuos puedan reproducirse entre sí, ya sea porque hay barreras físicas, como ríos o montañas, o la disponibilidad de recursos es muy heterogénea. Cuando esto ocurre, las poblaciones se encuentran distribuidas de forma heterogénea y formando grupos de diferentes tamaños en el paisaje. Cada uno de estos grupos es

una subpoblación (figura 11.1), debido a que entre ellas puede haber algún intercambio parcial de individuos y entonces no se encuentran totalmente aisladas como para formar una población bien definida.

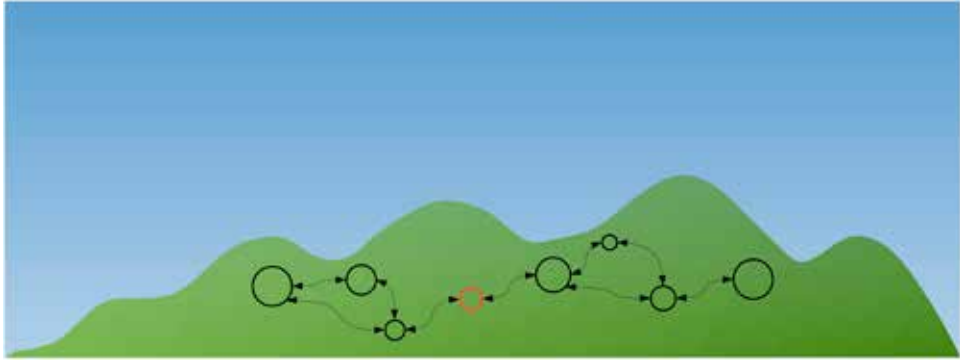


Figura 11.1. Representación esquemática de una metapoblación. Cada círculo representa una subpoblación, y el tamaño refleja el número de individuos que la forma. Las flechas indican las rutas posibles de migración entre subpoblaciones que permiten el flujo génico. La subpoblación representada por el círculo rojo es crítica porque permite el flujo génico entre los dos grupos de subpoblaciones en negro, de no estar esta subpoblación tendríamos dos poblaciones, una a la izquierda formada por tres subpoblaciones y otra a la derecha formada por cuatro subpoblaciones.

De hecho el intercambio parcial de individuos da origen a la dinámica de metapoblaciones, en donde se pueden reconocer patrones de flujo génico, de extinción y colonización (Landé y Barrowclough, 1987). Todo esto es importante porque las metapoblaciones son frecuentes en las especies animales y por lo tanto para la restauración se deben considerar dos aspectos derivados de su dinámica; el primero, que hay que tomar en cuenta cómo se incorporará la nueva subpoblación en el contexto de la distribución espacial de las subpoblaciones ya existentes en el área; y el segundo, qué tanto se aproximan las características del hábitat en donde se va a llevar a cabo la restauración a las características óptimas para el establecimiento de una subpoblación.

Existen varios conceptos de gran importancia que son útiles para planear la restauración de fauna, el primero es el de viabilidad poblacional. La viabilidad poblacional es la probabilidad de que una población bien distribuida persista por un período de tiempo determinado, generalmente un siglo o más. En este contexto “bien distribuida” se refiere a la necesidad de que los individuos interactúen de manera natural en la medida en que las características del medio lo permitan (Morrison, 2002). Esto dio origen al concepto de población mínima viable, que es la población más pequeña que puede sostenerse a sí misma y por debajo de la cual la extinción es inevitable (Gilpin y Soulé, 1986). El modelado de poblaciones mínimas viables dio origen a la regla de 50/500 la cual establece que poblaciones de al menos 50 individuos son necesarias para la lograr viabilidad a corto plazo, y de 500 individuos para largo plazo, aunque esta regla es muy general y se basa en consideraciones

genéticas, principalmente, por lo que es mejor hacer el análisis para la especie de interés, siempre que se cuente con información demográfica y genética suficiente.

Para restaurar una población animal se puede recurrir a la reproducción, la reintroducción y a la translocación (Morrison, 2002).

La reproducción en cautiverio puede tener varios fines, entre los que destacan evitar que se extinga una especie severamente amenazada o contar con suficientes individuos para programas de reintroducción. La reproducción en cautiverio es en general costosa y debe realizarse con sumo cuidado para evitar problemas derivados de cambios en la composición genética de la subpoblación que se tiene en cautiverio, en particular la deriva génica y los cuellos de botella. Un cuello de botella ocurre cuando se inicia una población con muy pocos individuos y se cuenta con una representación pobre de los alelos de la población original, lo que altera radicalmente las frecuencias alélicas. Cuando es posible contar con una muestra representativa de la población original o de la diversidad genética de la especie al llevar a cabo un programa de reproducción en cautiverio, de acuerdo con Lay (1994), hay 7 estrategias que pueden reducir estos riesgos:

1. Apareamiento aleatorio.
2. Evitar la endogamia, es decir, que se reproduzcan individuos cercanamente emparentados.
3. Esquemas circulares de apareamiento diseñados para evitar la endogamia.
4. Igualar los tamaños de las familias, es decir, evitar que unas pocas parejas aporten la mayoría de los descendientes.
5. Contar con el mismo número de individuos fundadores.
6. Dar prioridad en el apareamiento a individuos que posean alelos únicos.
7. Dar prioridad en el apareamiento a los individuos con la menor consanguineidad.

Para la reintroducción se deben tomar en cuenta factores demográficos; es decir, con cuántos individuos debe contar la población una vez concluido el programa de reintroducción; genéticos, para evitar los problemas que ya se discutieron en cuanto a la reproducción en cautiverio, y que el sitio de reintroducción cuente con las características adecuadas; es decir, que pueda proveer a los animales con alimento de la calidad y en la cantidad adecuada, que proporcione sitios para refugio y para reproducción.

La translocación es el proceso mediante el cual se trasladan animales de un área a otra. En general se lleva a cabo para establecer nuevas subpoblaciones o para incrementar el número de individuos de subpoblaciones existentes, aunque en ocasiones también se ha llevado a cabo para reducir el tamaño poblacional en sitios en donde el hábitat disponible está limitado, como por ejemplo, en algunas áreas naturales protegidas. El primer paso para la translocación es la captura de los individuos, que depende considerablemente según la especie de la que se trate; es muy importante en todos los casos seleccionar la técnica que minimice el estrés en los individuos capturados.

Hay dos técnicas básicas para liberar a los individuos capturados en su nuevo hábitat: la liberación suave (*soft release*) y la liberación dura (*hard release*). En la liberación suave los individuos se mantienen en cautiverio por un período de tiempo por consideraciones fisiológicas y de comportamiento. Por ejemplo, se puede buscar que lleguen a tener condiciones óptimas de su estado físico, o que aprendan a convivir con otros individuos de su misma especie (con los que serán liberados) y a reconocer los alimentos silvestres disponibles en su nuevo hábitat o a temer a los humanos. Aunque este período de cautiverio en principio se puede llevar a cabo en cualquier lugar, lo más común es que sea un confinamiento en el área de liberación. Este tipo de liberación es la más frecuente cuando se trata de animales provenientes de un programa de reproducción en cautiverio. En la liberación dura, los animales son liberados en su nuevo hábitat sin ningún tipo de acondicionamiento, y esto se hace para reducir el estrés asociado con el cautiverio; en particular, para animales silvestres.

11.2 Protocolos de reintroducción

Para comprender mejor los conceptos de la sección anterior es muy útil considerar un ejemplo, en nuestro caso la restauración de poblaciones de *Ara macao cyanoptera* (guacamaya roja) en Palenque, Chiapas (Estrada, 2014). Para este programa se siguió el protocolo recomendado por la UICN (2013) para reintroducciones, que define a una reintroducción como el movimiento intencional y liberación de un organismo dentro de su rango de distribución natural en un sitio en donde ha desaparecido la especie, y por lo tanto tiene como objeto restablecer una población de la especie dentro de su rango histórico de distribución (figura 11.2). En este proyecto se siguieron los pasos descritos a continuación:

- 1) Se llevó a cabo un estudio genético para determinar que los individuos que se iban a liberar pertenecieran a la subespecie que existía en el sitio de liberación; el estudio ayudó a determinar que la diversidad genética de los individuos era similar a la de poblaciones naturales.
- 2) Se hicieron análisis clínicos para detectar enfermedades en los individuos que se iban a liberar.
- 3) Se hicieron simulaciones para calcular el riesgo de extinción bajo diferentes escenarios de liberación, con la finalidad de elegir la mejor estrategia.
- 4) Se determinó que existieran suficientes fuentes de alimento a lo largo del año utilizando datos de fenología de especies vegetales de varios años.

- 5) Se determinó la viabilidad del hábitat en términos del área cubierta por bosques y de la existencia de corredores entre manchones de bosque.
- 6) Se consideró la presión de depredadores en el área.
- 7) Se consideró el posible daño causado por las personas.

Una vez que se llevó a cabo lo anterior, se implementó un protocolo de liberación. Para este tipo de aves que han sido criadas en cautiverio, es importante que aprendan a depender de alimentos naturales y a convivir en grupo. Por lo que se debe lograr:

- 1) Que los individuos aprendan a vivir de nuevo en grupo.
- 2) Que mejoren su condición física para que puedan volar distancias mayores.
- 3) Que aprendan a reconocer alimentos silvestres.
- 4) Acondicionar a las aves para que acudan al llamado de un silbato. Esto tiene por objeto que se acerquen a comer a estaciones de alimentación que además permiten el monitoreo de su estado de salud.
- 5) Exponerlos a cajas para nidos. Se acostumbró a las aves a usar botes de plástico como nidos.
- 6) Exponer a las aves a depredadores potenciales.

Una vez liberados se sigue un protocolo de monitoreo, que para este programa hasta mayo de 2015, se encontró que solamente habían muerto 9 individuos (de 96), y entre agosto de 2014 y mayo de 2015 se detectaron 10 eventos de anidación. Además, las aves están consumiendo semillas, flores y frutos de 31 especies de árboles (que pertenecen a 19 familias), lo que representa una amplitud de dieta muy similar a las de las aves silvestres (Amaya-Villarreal *et al.*, 2015).



Figura 11.2. Aves saliendo de las jaulas en donde se aplicó el protocolo de liberación (fotografía cortesía de Emma Thomas).

Preguntas de repaso

1. ¿Cuál es la importancia de considerar a las metapoblaciones para la restauración de fauna?
2. ¿Qué es lo más importante que debe aportar el hábitat para establecer una población animal?
3. ¿Por qué es importante considerar la genética de los individuos que se van a reintroducir?
4. ¿Qué métodos de reintroducción existen?

Lecturas recomendadas

Morrison, M.L., 2002. Wildlife Restoration. Techniques for habitat analysis and animal monitoring. Island Press. EUA.

Capítulo 12

Especies invasoras

Las especies invasoras representan una de las barreras más difíciles de superar para la restauración de ecosistemas degradados; es por ello que en muchas ocasiones se deben tomar medidas para su control antes de intentar la introducción de especies nativas. En general, se considera que las especies invasoras deben ser especies exóticas, es decir, especies que son ajenas al ecosistema y que fueron introducidas por el ser humano, ya sea de forma intencional o accidental. Sin embargo, en realidad las cosas son más complejas, pues en algunos casos lo que invade un ecosistema es un híbrido entre genotipos nativos y genotipos introducidos, como parece ser el caso de *Phalaris arundinacea*, un pasto que invade humedales en Norteamérica; o puede ser un híbrido entre dos especies que adquiere un carácter invasivo como consecuencia de cambios ocasionados por las actividades humanas, tal como *Typha x glauca*, que es un híbrido entre *Typha latifolia*, una especie nativa y *Typha angustifolia*, que fue introducida de Europa a América (Smith, 1987), esta especie es invasora cuando se alteran factores físicos del medio como el hidroperíodo de los humedales (Boers *et al.*, 2007).

No se sabe aún qué es lo que convierte a una especie en un invasor exitoso fuera de su rango de distribución, aunque los estudios comparativos que se han llevado a cabo han permitido encontrar algunos patrones. Por ejemplo, en una revisión Kolar y Lodge (2001) encontraron que solamente la región de origen de la especie se correlaciona con la probabilidad de que una especie exótica se establezca. Pero para plantas, encontraron que cuatro características se correlacionan con que una especie que se establece en un sitio nuevo pueda hacer la transición a convertirse en una especie invasora: 1) las plantas invasoras tienden a estar distribuidas de forma irregular desde una perspectiva filogenética; 2) tienen una historia de invasión (ya sea la especie, especies del género o de la familia); 3) se pueden reproducir vegetativamente, y 4) tienden a mostrar poca variabilidad en la producción de semillas. En el caso de animales solamente encontraron que, para las aves, la posibilidad de que una especie se vuelva invasora depende del número de individuos liberados y del número de eventos de liberación, así como de que el ecosistema colonizado tenga características similares a las del ecosistema de origen. Esto último es importante porque se debe reconocer que el potencial de una especie para volverse invasora no depende solamente de sus características, sino también de características del ecosistema al que arriba.

Hay muchas características que pueden hacer que un ecosistema sea susceptible a la invasión y éstas van a variar entre distintos tipos de ecosistemas. En algunos casos se ha encontrado que el ecosistema es susceptible cuando se han alterado los regímenes de disturbio y que esta alteración, y otros factores no determinados, interaccionan con bajos niveles de herbivoría para facilitar la invasión (Lake y Leishman, 2004).

Una vez que una especie invasora se establece en un sitio y comienza a desplazar a las especies nativas, puede ocurrir que sus características alteren los regímenes de disturbio naturales y que estas alteraciones les resulten favorables. Por ejemplo, muchos pastos introducidos son más inflamables y resistentes al fuego que la vegetación nativa, como resultado, los incendios se vuelven más frecuentes con la consecuente destrucción de la cobertura vegetal nativa, creando así claros que son favorables para el establecimiento del pasto invasor (Brooks *et al.*, 2004).

En ecosistemas acuáticos, incluyendo humedales, las especies invasoras son un problema muy serio, pues muchas de las especies más invasoras lo son en este tipo de ecosistemas, 24% de las especies vegetales más invasoras del planeta ocupan humedales (Zedler y Kercher, 2004). Al igual que en ecosistemas terrestres, en los acuáticos el proceso de invasión se ve facilitado por alteraciones en la dinámica del ecosistema. Estas alteraciones incluyen cambios en las concentraciones de nutrimentos y en sus patrones espacio-temporales, alteraciones en la dinámica de deposición y remoción de sedimentos, en la turbiedad de los cuerpos de agua y la temperatura. Además pueden causar alteraciones en los patrones de disturbio, y en el régimen hidrológico en su conjunto (tabla 12.1).

En el caso de los ecosistemas acuáticos las alteraciones producidas por las especies invasoras pueden cambiar radicalmente las características del sitio al grado de destruirlo completamente (figura 12.1). Este es el caso del carrizo (*Phragmites australis*), que cuando es invasor altera la microtopografía de los humedales que invade, pues su patrón de crecimiento y talla hace que crezca hacia las zonas profundas de los canales reteniendo sedimentos en el proceso, causando el relleno de los humedales, eliminando las zonas con columnas de agua importantes para otras especies y alterando la dinámica hidrológica (Able *et al.*, 2003).



Figura 12.1. *Phragmites australis* en un humedal en donde ha alterado el régimen hidrológico y causado cambios radicales en la composición de la vegetación al grado de desplazar casi a la totalidad de las especies nativas.

Como ya se mencionó, muchas veces el primer paso para tratar de restaurar un sitio en donde hay especies invasoras es tomar medidas para su control. Existen varios métodos de control, entre los que destaca el control biológico, que ha sido utilizado con éxito en diversas partes del mundo. Los agentes de control biológico, en la mayoría de los casos insectos que consumen a la planta invasora, pueden reducir su cobertura, la densidad, el hábitat e incluso la distribución geográfica (Denslow y D'Antonio, 2005), y estas modificaciones en las poblaciones de la especie invasora tienen efectos diferentes en el ecosistema.

Cuadro 2. Ventajas, desventajas y controversias del control biológico.

El control biológico ha probado ser una estrategia exitosa que presenta ventajas y desventajas que, de acuerdo a Hoddle (2004), son las siguientes:

- 1) Reducción en el uso de plagicidas y herbicidas para el control de especies invasoras.
- 2) Una reducción significativa y en muchos casos permanente del tamaño poblacional y rango de distribución de la especie invasora.
- 3) En muchos casos un retorno a condiciones similares a las que había antes de la invasión.

Entre las desventajas destacan dos por su importancia:

- 1) Algunas especies invasoras pueden no ser buenas candidatas para control biológico debido a que las especies que pudieran controlarlas no son lo suficientemente específicas y por lo tanto podrían representar un riesgo para otras especies.
- 2) En algunos casos no se siguen prácticas adecuadas para la implementación de métodos de control biológico.

El control biológico ha causado controversia porque pueden ocurrir efectos sobre las especies nativas. Un caso ejemplar es el de *Cactoblastis cactorum*, una especie de Argentina introducida exitosamente para el control biológico de *Opuntia* spp., en Australia (Dodd, 1940), que fue también introducida en algunas islas del Caribe con el mismo fin. Las consecuencias de la introducción en el Caribe contrastan con lo que ocurrió en Australia. En el Caribe, la liberación de *C. cactorum* se inició en 1957 en la isla de Nevis, pero para controlar especies nativas de *Opuntia*, y en años posteriores se le liberó en otras islas con el mismo fin. El insecto comenzó a dañar especies nativas que no eran el blanco para el que fue liberado, y ha migrado hasta llegar a Florida en donde se suma a las amenazas que tienen al borde de la extinción a varias especies nativas de este género de cactáceas (Stiling, 2002). Esto ilustra la importancia de utilizar como método de control biológico a organismos especialistas para controlar especies exóticas invasoras. Aunque *C. cactorum* no es especialista, en Australia todas las especies de *Opuntia* son exóticas, lo que no es el caso en América. El ejemplo anterior ilustra la importancia de utilizar el control biológico como estrategia para el manejo de especies invasoras en áreas naturales solamente después de un análisis de riesgo muy cuidadoso (Louda y Stiling, 2004).

Tabla 12.1. Efectos en los ecosistemas del proceso de control biológico de especies de plantas invasoras (modificado de Denslow y D'Antonio, 2005).

Especie Invasora	Efecto en el ecosistema					
	Mayor abundancia de especies nativas	Mayor abundancia de especies exóticas	Mayor riqueza o diversidad biológica	Recuperación de la estructura de la comunidad	Mayor eficiencia en el manejo	Mayor productividad económica
<i>Ageratina riparia</i>		X				X
<i>Carduus nutans</i>	X	X			X	X
<i>Euphorbia esula</i>	X		X		X	X
<i>Hypericum perforiatum</i>	X	X		X		X
<i>Opuntia</i> spp.	X				X	X
<i>Senecio jacobaeae</i>	X	X				X

Cuando no es posible utilizar el control biológico, se pueden utilizar otros métodos como la remoción mecánica, incendios controlados, pastoreo programado y el uso de diversos herbicidas (DiTomaso, 2000). La remoción mecánica, en sus diferentes formas, es una medida efectiva pero que en ocasiones debe hacerse de manera continua al menos hasta que se creen condiciones en las cuales las especies nativas puedan dominar el ecosistema restaurado. La remoción mecánica es útil sobre todo para especies arbustivas y arbóreas, y el material removido puede tener múltiples usos; por ejemplo, como madera para leña o para producción de celulosa. Sin embargo, la remoción mecánica es eficiente solamente para especies que no rebrotan desde las raíces, para las especies que rebrotan de esta manera, el uso de maquinaria pesada para removerlas completamente es a veces la única opción (McHenry y Murphy, 1985).

Otro método usado con frecuencia es el uso de herbicidas para el control de especies invasoras. En los Estados Unidos, alrededor de 100 millones de hectáreas fueron tratadas en 1997 con este fin (Bussan and Dyer, 1999). Sin embargo, el uso de herbicidas no está libre de riesgos y destacan los siguientes: daño a especies nativas, contaminación de zonas adyacentes y riesgos durante la aplicación para las personas. El efecto sobre las especies nativas ha recibido particular atención, porque se ha documentado en estudios de largo plazo que al ser la flora nativa dañada por los herbicidas se crean mejores condiciones para la especie invasora (Rinella *et al.*, 2009). Por lo anterior el uso de herbicidas debe ser considerado cuidadosamente, y elegido solo si otras medidas de control no son efectivas.

Para el manejo de especies invasoras animales existen múltiples métodos que van, desde el control biológico, por ejemplo para insectos invasores a través de parasitoides

(Fischbein y Corley, 2015), hasta la cacería y el uso de trampas y venenos para el control de mamíferos invasores. Cada uno de estos métodos de control tiene ventajas y desventajas, pero es importante mencionar que uno de los problemas más serios para su aplicación es el derivado de las relaciones públicas. Existen métodos de control no letales como el uso de exclusiones, aunque es un método caro que requiere de mantenimiento continuo (Bengsen *et al.*, 2013). Un procedimiento que puede ser eficiente y reducir la oposición de ciertos grupos a los métodos letales es el del control natal, que ha sido probado con la zarigüella de cola de cepillo (*Trichosurus vulpecula*) que fue introducida en Nueva Zelanda a mediados del siglo XIX, en donde causa daños a la biodiversidad y es un vector de la tuberculosis bovina (Ji, 2009). Aunque en tierras continentales e islas grandes la erradicación de mamíferos invasores es prácticamente imposible, en islas de menor tamaño se ha logrado (Veitch y Bell, 1990; Veitch y Clout, 2002) y también en algunos sistemas pequeños como pozas y lagunas. En la región de Cuatro Ciénegas, Coahuila, fue posible la erradicación de un cíclido común en acuariofilia (*Hemichromis guttatus*), de la Poza San José del Anteojo, y la reintroducción de especies nativas (Lozano-Vilano *et al.*, 2006).

Una vez que se ha llevado a cabo el control biológico, el estado del ecosistema es muy diferente en cuanto a su estructura y dinámicas de disturbio a un ecosistema natural. Ya desde 1990, Michael Soulé vaticinaba el problema que las especies invasoras y exóticas en general presentaban para el manejo y la conservación de ecosistemas, y propuso que se requería un nuevo campo de investigación que se podría llamar ecología de recombinación o mixoecología, reconociendo que regresar a un punto en la historia previo a la migración masiva de especies generada por el ser humano es imposible.

Tomando esto en cuenta, los esfuerzos de restauración deben plantear metas diferentes cuando se trata de sitios que sufren los efectos de una especie invasora, e incluso considerar la posibilidad de que el ecosistema resultante sea muy diferente a cualquier ecosistema natural, algunos autores llaman a esto “ecosistemas nuevos” (del inglés *novel ecosystems*), que es una idea que ha causado un debate considerable.

Independientemente del debate sobre los ecosistemas nuevos, una vez que se ha logrado controlar a la especie invasora es posible comenzar con la restauración del sitio. Las especies invasoras pueden representar una barrera para el establecimiento, para la persistencia o para ambos procesos. Pero en algunos casos los individuos de una especie invasora pueden facilitar el establecimiento de especies nativas, aunque esto es raro. Ahora bien, como consecuencia de las medidas de control, el ecosistema puede responder de diferentes maneras, que incluyen que la flora y la fauna nativas colonicen por sí mismas, pero también es posible que otras especies exóticas tomen el lugar de la especie controlada, o que la especie invasora original retorne rápidamente (Reid *et al.*, 2009).

Cuando se trata de restaurar sitios invadidos, las medidas que se tomen deben ayudar en primer lugar a que el ecosistema sea más resistente a la invasión; es decir, se debe

Cuadro 3. Ecosistemas nuevos.

Quienes proponen el concepto de *ecosistemas nuevos*, lo han definido de varias maneras, pero una de las más claras es la de Morse *et al.* (2014), quienes proponen que un ecosistema nuevo es un ensamble único de biota y condiciones ambientales, resultado directo de alteraciones, intencionales o no, causadas por el ser humano. Estas alteraciones deben ser de tal intensidad que propicien que el ecosistema siga una nueva trayectoria y que inhiban el retorno a una trayectoria previa; incluso, si se interviene activamente. Una característica que define a los ecosistemas nuevos es un cambio en la composición de especies en comparación a la que poseía antes de que cruzara el umbral que impide que continúe con una trayectoria natural. El concepto ha sido muy criticado sobre todo porque se carece de suficiente evidencia experimental para sostener que realmente este tipo de ecosistemas existen (Murcia *et al.*, 2014).

crear resistencia ecológica, término acuñado por Charles Elton en 1958. La resistencia ecológica se refiere a los factores bióticos y abióticos de un ecosistema que limitan el crecimiento poblacional de una especie invasora. D'Antonio y Thomsen (2004) proponen que se puede lograr mayor resistencia ecológica al incrementar la diversidad de especies o de grupos funcionales.

Cuando se controla una especie invasora generalmente se crean claros que son propicios para el establecimiento de especies pioneras; incluyendo, desde luego, a la especie invasora. Por esto, es importante procurar que se establezca lo más rápidamente posible una cobertura de especies nativas. Así se puede ilustrar con el caso de *Phalaris arundinacea*. Esta especie invasora de humedales, como muchos pastos, produce una gran cantidad de semillas que son persistentes en el suelo; de hecho, responden a los cambios en la calidad de la luz para iniciar el proceso de germinación (sección 2.3.), y cuando se abre un claro en el dosel del humedal, por ejemplo al remover manchones de *Phalaris*, rápidamente germina un gran número de semillas. Se puede reducir considerablemente la germinación de las semillas de esta especie invasora si se siembran mezclas de semillas de especies nativas, algunas de rápido crecimiento y otras que formen un dosel cerrado aunque crezcan más lentamente. Con esto se logra que la mayoría de las semillas del pasto invasor no puedan germinar.

En muchas ocasiones, superar las barreras que imponen las especies invasoras para iniciar el proceso de restauración ecológica requiere de introducir especies que sean capaces de tolerar la presencia de la especie invasora y de imponer en el sistema condiciones que favorezcan a las especies que se desean establecer. Esto se ilustra claramente

en sitios dominados por *Pteridium aquilinum*, un helecho que genera condiciones de sucesión detenida en los sitios en donde se vuelve dominante. Este helecho crece en las condiciones de insolación directa que se dan cuando se abren claros en el bosque para actividades humanas (Suazo-Ortuño *et al.*, 2015) y su establecimiento se ve favorecido por el efecto del fuego, lo que se ha demostrado también para *Pteridium caudatum* (Ramírez-Trejo *et al.*, 2010).

Para poder iniciar la restauración es necesario lograr el establecimiento de otras especies que sean capaces de sobrevivir en la presencia de este tipo de helechos y eventualmente desplazarlos. En un estudio llevado a cabo en la Selva Lacandona de Chiapas (Douterlungne *et al.*, 2010), se utilizó el árbol de balsa (*Ochroma pyramidale*), que es una especie de muy rápido crecimiento que produce un gran número de semillas, para restaurar parcelas invadidas por *Pteridium aquilinum*. Debido a esta última característica, es posible sembrar directamente en los sitios dominados por el helecho, pero también es posible utilizar plantas producidas en un vivero. Su rápido crecimiento favorece que pueda tolerar la presencia del helecho invasor. Por otro lado, es posible mejorar las condiciones para el árbol a través del control del helecho. Los mayas lacandones lo hacen cortando los helechos manualmente, con machete, de manera frecuente. Douterlungne y sus colaboradores compararon el método tradicional de los mayas lacandones (figura 12.2), que consiste en el sembrado directo al voleo (de acuerdo al estudio, aproximadamente 80 semillas/m²) y el control de los helechos con machete (cada dos semanas o cada mes), con un método de sembrado enterrando las semillas a 5 cm de profundidad y con plantaciones de árboles de 2 meses de edad. Los resultados indicaron que el mé-



Figura 12.2. A la izquierda el helecho *Pteridium aquilinum* en una parcela en donde domina e impide el establecimiento de otras especies; a la derecha plantas de *Ochroma pyramidale* de un año de edad en una parcela que estaba dominada por el helecho (fotografías cortesía de David Douterlungne Rotsaert).

todo menos eficiente fue cuando se sembraron las semillas enterrándolas. Para los otros dos métodos, las plantaciones mostraron la mayor supervivencia independientemente del corte o no corte de los helechos (90%). El método maya lacandón requiere del corte de los helechos para lograr que sobrevivan algunos de los árboles. Cuando se hace, la supervivencia es cercana al 50%, ya sea si se corta cada dos semanas o cada mes. Un año después, los árboles de balsa habían alcanzado 6 metros de altura, suficiente para crear sombra que no es favorable para el helecho (figura 12.3).

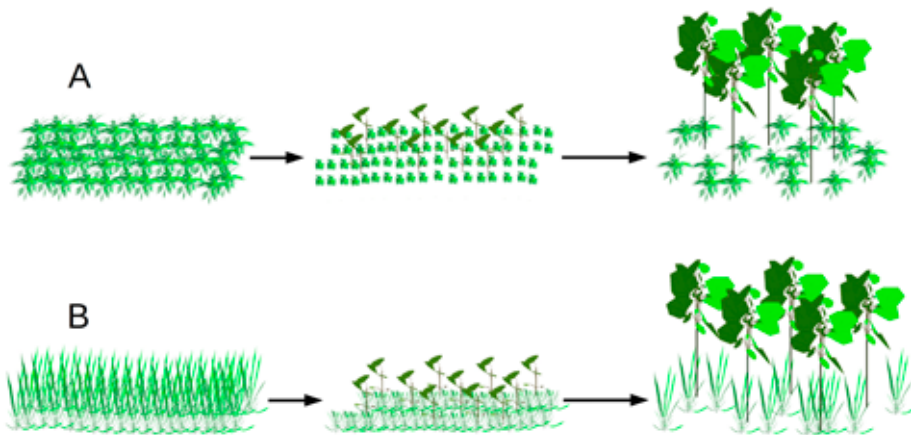


Figura 12.3. Hay especies nativas capaces de establecerse en sitios invadidos. En ocasiones basta con plantar individuos de talla suficiente para que sobrevivan y al crecer desplacen a la especie invasora (A), en otros casos es necesario tomar medidas para reducir la capacidad competitiva de la especie invasora, como cortarla (B).

Las medidas que se implementen para favorecer a las especies nativas se pueden optimizar para reducir el esfuerzo necesario para lograr su establecimiento. Para el caso de *Ochroma pyramidale*, cortar los helechos por cuatro meses fue suficiente, y el mismo período de tiempo lo fue cuando se estableció en potreros dominados por el pasto invasor *Cynodon plectostachyus* (Román-Dañobeytia *et al.*, 2012b). Para otras especies el efecto de remover la cobertura del pasto fue también importante. En un ensayo llevado a cabo en la misma región de los dos ejemplos anteriores, García-Orth y Martínez-Ramos (2011), cuantificaron la supervivencia y el crecimiento de *Trema micrantha*, en potreros y debajo del dosel de árboles aislados en los mismos lugares. Encontraron que la supervivencia no fue diferente cuando se comparaba entre los sitios abiertos y debajo del dosel de los árboles aislados (53% en ambas condiciones), pero que sí había diferencia entre remover el pasto con un azadón ($63 \pm 9\%$) y el no hacerlo para controlar a la herbácea ($38 \pm 9\%$).

Otra forma efectiva de restaurar sitios invadidos es mediante el restablecimiento de regímenes de disturbio más parecidos a aquellos que se daban en el ecosistema de forma

natural, lo que es efectivo sobre todo para evitar que la reinvasión se vuelva una barrera a la persistencia. El fuego, ya sea a través de quemadas controladas o de su supresión, es el tipo de disturbio que más se ha usado con estos fines. Pero hay otros factores de disturbio que son importantes. En el delta del Río Colorado, *Tamarix ramosissima* ha invadido grandes extensiones, entre otras causas porque la dinámica natural del río ha sido alterada por la construcción de presas y el desvío de agua para su uso en zonas urbanas y agrícolas de los Estados Unidos de América. Sin embargo, entre 1980 e inicios de la década del año 2000, el delta sufrió una serie de inundaciones consecuencia de la descarga súbita de agua de algunas de las presas río arriba. Estas descargas, más similares al régimen natural, favorecieron el establecimiento de especies nativas arbóreas como álamos (*Populus fremontii*) y sauces (*Salix gooddingii*), desplazando al menos parcialmente a *Tamarix* (Zamora-Arroyo *et al.*, 2001; Nagler *et al.*, 2005).

Ahora bien, independientemente de la estrategia que se siga, y de las técnicas y recursos que se puedan utilizar para restaurar un sitio dominado por una o más especies invasoras, el resultado más probable del esfuerzo es una comunidad con poca fidelidad con la que existía antes de la invasión, por el simple hecho de que la especie invasora casi invariablemente será un componente de la nueva comunidad (con la excepción de aquellos sitios en donde la erradicación es posible). Cuando se utilizan medidas de control biológico, el caso ideal sería que la especie invasora y la especie que la controla establezcan una dinámica que mantenga a la primera como un componente minoritario del ecosistema; si esto ocurre es posible que una vez concluido el esfuerzo de restauración no se requiera de manejo subsecuente, pero en muchos casos el manejo a largo plazo va a ser necesario para evitar que la especie invasora se vuelva dominante de nuevo. Para que el manejo a largo plazo sea viable, es conveniente que se aborde su planeación a una escala de paisaje, aunque la intervención se haga solamente en el sitio restaurado. A la escala del paisaje nos vamos a encontrar con un mosaico formado por áreas con diferentes tipos de uso, estado de conservación e incluso bajo diferentes grados de infestación. Apreciamos que en esta escala el valor del sitio restaurado radica en primer lugar en los cambios que se lograron en el área intervenida, y en segundo lugar en que deja de ser una fuente potencial de diásporas de la especie invasora. Con lo anterior en la mente su manejo debe buscar lo siguiente:

1. Mantener a la especie invasora como un elemento minoritario del sistema.
2. Evitar que el sitio restaurado sea una fuente para la invasión de otros sitios.
3. Crear las condiciones de dinámica de disturbio que favorezcan a las especies nativas.

Ahora bien, el manejo también va a depender del tipo de restauración que se llevó a cabo; consideremos dos alternativas. La primera es que se haya llevado a cabo la restauración con fines de conservación y que se haya logrado que el área mantenga por sí sola a una comunidad dominada por especies nativas, aunque la invasora siga presente. La

segunda es que haya sido un proyecto de restauración productiva, en cuyo caso el sitio se usa, por ejemplo, para la producción de madera. En el primer caso el manejo probablemente se reduzca a la vigilancia y al control de disturbios causados por las personas, para evitar que se creen de nuevo condiciones favorables para la especie invasora. En el segundo caso, el manejo se dará como parte de las actividades productivas y habrá que tener mucho cuidado en evitar que se creen condiciones favorables para la especie invasora, lo que en algunos casos es inevitable. En nuestro ejemplo de un bosque del que se obtenga madera, se abrirán claros cada vez que se extraigan árboles, y una medida de manejo prudente sería establecer un programa de vigilancia y erradicación en los rodales talados, al menos hasta que se forme de nuevo un dosel cerrado o se restablezcan las condiciones que son desfavorables para la especie invasora.

Retornando a la escala del paisaje (figura 12.4), los sitios restaurados y manejados para evitar la reinvasión pueden convertirse en una barrera para prevenir la invasión de sitios bien conservados, obteniéndose así múltiples beneficios:

- 1) La protección de zonas bien conservadas que no han sufrido los efectos negativos de especies invasoras.
- 2) La recuperación de áreas invadidas, el incremento de la biodiversidad regional, la recuperación de servicios ecosistémicos y la capacidad productiva.
- 3) La creación de zonas de amortiguamiento que permitirían reducir los conflictos sociales considerando que hay especies invasoras que son de valor económico (por ejemplo, pastos africanos para el pastoreo en zonas semiáridas y áridas en el norte de México) y que por lo tanto su permanencia es importante, al menos bajo las condiciones actuales del mercado.
- 4) Facilitar la obtención de recursos para el control y restauración de zonas invadidas, pues formaría parte de una estrategia de conservación de la biodiversidad.



Figura 12.4. La restauración de sitios invadidos a escala del paisaje puede ser una estrategia para proteger otras zonas bien conservadas que aún se encuentren libres de invasión, al crear una zona de amortiguamiento en donde se pueda controlar a la especie invasora al largo plazo.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles son los principales problemas asociados a las especies invasoras para la restauración ecológica?
2. ¿Cuáles son las principales alteraciones de las especies invasoras en los ecosistemas?
3. ¿Cómo se pueden superar las barreras relacionadas con las especies invasoras?
4. ¿Cuál es la importancia de considerar la escala del paisaje para la restauración de sitios invadidos?

Lecturas recomendadas

- Elton, C.S., 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen and Co. Ltd., London, U.K.
- Kohli, R.K., S. Jose, H.P. Singh y D.R. Batish, 2009. Invasive Plants and Forest Ecosystems. CRC Press. USA.
- Mendoza Alfaro, R.E. y P. Koleff Osorio (coords.), 2014. Especies Acuáticas Invasoras en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Capítulo 13

Barreras sociales

En muchas ocasiones los obstáculos más serios para llevar a cabo proyectos de restauración ecológica no son de carácter técnico sino de la forma en que interaccionan las personas que están directamente involucradas o afectadas por el proyecto. También pueden presentarse obstáculos legales y económicos, o simplemente que no haya un lugar apropiado para hacerlo. Lo anterior ha hecho que la restauración ambiental sea descrita como una actividad de “oportunidad” (Zedler, 2003) en la que no siempre se trabaja en los sitios más adecuados, o en donde se podrían obtener los mayores beneficios ambientales para la sociedad.

Las barreras relacionadas con las interacciones de las personas involucradas en el proceso de restauración pueden ser de naturaleza muy variable, dado que diferentes grupos juegan papeles muy diversos y a veces opuestos. Entre estos, destacan tres: el del grupo que posee los conocimientos técnicos para llevar a cabo la restauración de manera eficiente (o tan eficientemente como lo permita el estado hasta ese momento del conocimiento); el del grupo que posee el control de los recursos legales y económicos, y el grupo que es poseedor del sitio en donde se llevará a cabo el proyecto. Por ejemplo,

éste sería el caso de un proyecto de restauración en donde participan académicos que han desarrollado técnicas que desean poner en práctica en una zona que es propiedad de una comunidad rural con recursos del gobierno. Pero hay que reconocer que en algunos casos el mismo grupo puede jugar más de un papel; por ejemplo, si una dependencia gubernamental va a llevar a cabo un proyecto en una área natural protegida bajo su responsabilidad con los conocimientos de sus propios técnicos.

Esto nos lleva a considerar los problemas asociados con la gobernanza, que de acuerdo con Stoll-Kleemann *et al.* (2006) se define de la siguiente manera:

Gobernanza es la interacción entre instituciones, procesos y tradiciones que determinan cómo se ejerce el poder, cómo se toman las decisiones en torno a cuestiones de carácter privado y a veces público y cómo los ciudadanos u otros interesados pueden opinar.¹⁸

La gobernanza actúa a diferentes escalas, desde la escala global, pasando por las escalas nacional, regional y llegando hasta la escala local; y para que sea efectiva requiere (Brenner, 2010):

1. Establecer un marco ampliamente aceptado que permita institucionalizar la interacción entre grupos interesados.
2. Negociar los intereses contrapuestos de los grupos interesados.
3. Mitigar los conflictos.

Lo anterior para determinar la forma en que se llevarán a cabo la toma de decisiones y el ejercicio del poder. Ahora bien, en muchos casos el proceso es de confrontación y de la forma en que los diferentes grupos buscan el control (o escapar del control) de grupos más poderosos, lo que Brenner (2010) discute en torno a la gobernanza de las áreas naturales protegidas, en donde los grupos rurales en muchos casos resisten a las autoridades porque su supervivencia se siente amenazada, y efectivamente lo está, por las medidas de protección.

En el caso de la restauración ecológica, una buena gobernanza debe permitir que se establezca un diálogo entre los actores interesados en donde los propietarios del sitio, en la mayoría de los casos propietarios rurales, no sientan amenazada su fuente de subsistencia, pues ocurre que se considera que la restauración ecológica es tan restrictiva como las formas de conservación más estrictas. Debe además permitir la incorporación del conocimiento técnico aportado por grupos externos a las formas de manejo de los

¹⁸ La definición completa que presentan estos autores citando a "Institute on Governance, 2002. Governance Principles for Protected Areas in the 21st century. Ottawa, IUCN, Canadian International Development Agency and Parks Canada" es la siguiente: "Governance is the interactions among institutions, processes, and traditions that determine how power is exercised, how decisions are taken on issues of public and often private concern, and how citizens or other stakeholders have their say. Fundamentally, governance is about power, relationships, and accountability: who has influence, who decides, and how decision makers are held accountable. Governance may be used in different contexts –global, national and local, and social and institutional–. Governance occurs wherever people organize themselves –formally and informally– to develop rules and relationships with each other in pursuing their objectives and goals".

propietarios, para que de esta manera se inicie un proceso de adaptación y apropiación del proceso de restauración. También se debe lograr la asignación eficiente de recursos, lo que en muchas ocasiones es un reto considerable si se involucran instituciones gubernamentales como financiadoras, y que responden a los calendarios administrativos para el ejercicio de los recursos, y no a las necesidades que establece para su ejercicio un proyecto de restauración en un ecosistema particular. Es frecuente que los recursos lleguen tarde, que se causen retrasos en su ejercicio y sobre todo que no se puedan ejercer con la flexibilidad necesaria para la eficiente restauración del sitio de interés.

Algunas de las barreras sociales comunes que limitan la restauración ecológica fueron claramente detectadas en una evaluación de la factibilidad de aplicar el marco conceptual conocido como “Forest Landscape Restoration” (FLR) llevada a cabo por Newton *et al.* (2012). El marco conceptual y la metodología derivada del FLR fueron el resultado de una reunión del Fondo Mundial para la Naturaleza y la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (WWF e IUCN, por sus siglas en inglés), que buscaba superar las limitaciones que han causado que los programas tradicionales de reforestación en general no hayan alcanzado a nivel mundial las expectativas que se habían planteado para ellos. Este marco conceptual y de implementación establece, entre otras cosas, que la restauración debe hacer énfasis en más de uno de los beneficios que aporta un bosque restaurado, y no en uno sólo de ellos, como ocurre en muchos programas de reforestación que se centran en la producción de madera. Además, debido a los problemas asociados con un esquema rígido de implementación, el FLR se basa en el manejo adaptable.

La evaluación de la factibilidad del marco conceptual antes descrito se llevó a cabo considerando 6 sitios de estudio en bosques secos de tres países, México (Oaxaca, Veracruz y Chiapas), Chile (en la región central) y Argentina (Salta y Nahuel Huapi). De los resultados de la evaluación, que aunque enfocados al marco FLR son (en muchos casos) comunes a otros tipos de restauración, sobresalieron las siguientes barreras:

1. La dificultad de que las comunidades locales se involucraran decididamente en las actividades de restauración. En los sitios de estudio fue recurrente que las comunidades asentadas en áreas de bosque seco otorguen gran valor a las prácticas de manejo para mantener las tierras para el uso agrícola.
2. También se detectó poco interés y participación en las actividades de monitoreo necesarias para poder llevar a cabo un manejo adaptable del proceso de restauración.
3. Una falta de interés para involucrarse en proyectos de desarrollo (como sería el caso de FLR, pero no necesariamente de otros tipos de proyectos), debido a que en el pasado este tipo de proyectos han fallado en dejar un legado en términos que fortalezca las iniciativas emanadas de la comunidad.

En ocasiones, el rechazo es consecuencia de que se percibe la restauración como una actividad antagónica con el aprovechamiento de los recursos naturales, o que se contra-

pone a los usos y prácticas de manejo, ya sean tradicionales o no, de las comunidades rurales. En otras puede ser que se contraponga a políticas oficiales establecidas para el manejo de ecosistemas. Este puede ser el caso al intentar incluir en los programas de reforestación medidas de restauración para incrementar la diversidad de especies herbáceas, que en la práctica forestal se consideran nocivas porque, bajo ciertas circunstancias, compiten con los árboles plantados.

Para evitar los problemas asociados con una percepción negativa de la restauración ecológica, es necesario establecer un diálogo con quienes estarán directamente involucrados, o con quienes puedan ser afectados; es decir, el primer paso de una buena gobernanza, porque tal vez con excepción de proyectos de restauración que se lleven a cabo en predios de extensión pequeña, cualquier proyecto va a tener algún impacto en la población local o regional.

Una propuesta para abordar la restauración ecológica de grandes extensiones, sobre todo si la propiedad de la tierra es comunitaria (en cualquiera de sus formas; puede ser un parque urbano, un área natural protegida, terrenos comunales, etc.), es que se desarrolle como un “experimento en el mundo real” (Gross y Hoffman-Riem, 2005). La noción de los “experimentos en el mundo real” surge a partir del desastre nuclear de Chernobyl y de otros desastres ambientales (como el uso a gran escala del DDT) que en cierto sentido son experimentos “retroactivos” en los cuales la sociedad, y en particular las comunidades más afectadas, no fueron consultadas o involucradas en la toma de decisiones que llevaron a su ejecución (Gross y Hoffman-Riem, 2005; Krohn y Weingart, 1987).

Los “experimentos en el mundo real”, en contraste, se plantean como una estrategia para redistribuir la responsabilidad cuando se aplican los métodos de investigación fuera de las condiciones controladas de un laboratorio o un campo experimental, que es lo que ocurre en muchos proyectos de restauración. También buscan un mejor entendimiento de la ciencia por parte del público y, de manera muy importante, tienen la intención de incorporar la visión del público al diseño e implementación del experimento, o en nuestro caso de la restauración ecológica. Si se implementara la restauración ecológica siguiendo el criterio anterior sería necesario que, las personas involucradas en el proyecto y aquellas directamente afectadas por los resultados del mismo, estuvieran familiarizadas con la naturaleza de la investigación científica y, en particular, con las limitaciones de la restauración ecológica.

Otro aspecto que dificulta la implementación de proyectos de restauración es el establecer metas que resulten aceptables para las personas involucradas. En el caso de proyectos que se llevarán a cabo en tierras comunales esto es particularmente complejo porque involucra llegar a acuerdos con grupos con tradiciones de manejo e intereses que, además de que en ocasiones no están consensuados entre los integrantes del grupo, no necesariamente son compatibles con las prácticas de restauración más eficientes, por lo que se requiere de enfoques de participación comunitaria.

Finalmente, el financiamiento para los proyectos de restauración puede resultar una barrera considerable. En algunos casos los recursos están disponibles porque la restauración es un requerimiento legal, pero en la mayoría de los casos no es así. Una de las barreras para financiar proyectos de restauración ambiental es que, para algunas personas con poder de decisión sobre la asignación de recursos para el manejo del ambiente (tanto del gobierno como de organizaciones no gubernamentales y la iniciativa privada), la relación costo beneficio de la restauración no es clara, debido a que la restauración puede ser costosa y los beneficios difíciles de cuantificar (Holl y Howarth, 2000). Sin embargo, cada vez es más evidente que la restauración ecológica es valiosa por los beneficios que proporciona en términos de recuperación de la biodiversidad y de servicios ecosistémicos. Además, en algunos casos es posible demostrar que prácticas asociadas a la restauración ambiental pueden reducir los costos de prácticas ya bien establecidas. Este puede ser el caso de programas de reforestación, en donde aplicar técnicas de restauración puede incrementar la supervivencia de las plantas y, por lo tanto, evitar pérdidas económicas. Este tipo de beneficios se pueden calcular de diversas maneras; una de ellas, propuesta por Martínez Ramos y García-Orth (2007), calcula un índice de costo (IC) a partir del cociente entre la supervivencia obtenida cuando se aplica la medida de restauración, que se asume superior (S_{max}), entre la supervivencia cuando no se aplica (S_{tras}) y se pondera por los costos de producción de la planta en el vivero y el costo de la medida de restauración (ct):

$$IC = \left(\frac{S_{max}}{S_{tras}} \right) \cdot \left(\frac{cc}{cc+ct} \right)$$

Si el índice de costo es mayor que 1 indica que el cuidado adicional es recomendable. En un caso en donde la medida de restauración consistió en el uso de acolchados (García-Frapolli y Lindig-Cisneros, 2011), los costos de producción de cada planta correspondieron a \$ 2.16 considerando la cotización promedio del año 2005, de acuerdo al Banco de México. El acolchado no implicó costo asociado al producto debido a que éste es un subproducto del aserradero, pero dentro de los costos de agregar acolchado fue necesario considerar, sin embargo, los de transporte y de colocación, que asciendieron a \$ 0.6 por planta. La relación de costos fue entonces 0.78. El cociente de supervivencias fue para 2002-2003, 2.19; para 2003-2004, 1.28, y para 2004-2005, 1.34. De tal forma que los IC fueron: 1.70, 1.00 y 1.04 respectivamente.

De los datos de los años 2002 al 2005 se desprendió que sólo para el primer y el último período el uso de acolchados aportó un beneficio en términos del costo adicional del acolchado. Sin embargo, utilizar los resultados de un sólo ensayo para determinar si el uso de acolchado es eficiente en términos económicos no es suficiente. Un aspecto inte-

resante es que la ecuación propuesta por Martínez Ramos y García-Orth consiste en que es sensible a los valores actuales de las supervivencias de cada ensayo, lo que se ilustra en nuestro ejemplo, pues la diferencia entre las supervivencias para el período 2003-2004 fue de 0.2 y para el período 2004-2005 de 0.19, sin embargo el IC del primero fue menor que el del segundo debido a que las S_{\max} fueron 0.91 y 0.75 respectivamente. De tal forma que para evaluar la efectividad de aplicar una medida adicional de restauración en ensayos consecutivos (ICC) no basta obtener los valores promedio para S_{\max} y S_{tras} y calcular el IC, sino que se debe modificar la fórmula como sigue:

$$\text{ICC} = [cc/(cc+ct)] [(\Sigma(S_{\max}/S_{\text{tras}}))/n]$$

en donde n es el número de ensayos. Cuando se calculó el ICC se obtuvo un valor de 1.26 para los tres ensayos, lo que indicó que el uso del acolchado fue benéfico en términos económicos cuando se usó de manera sostenida. El ejemplo anterior ilustra que es posible demostrar que ciertas medidas de restauración permiten reducir costos, lo que puede ser atractivo para las personas o entidades que aportan los recursos.

Se pueden hacer otras modificaciones a este índice; por ejemplo, para incluir el crecimiento además de la supervivencia entre los parámetros de evaluación. Una de las formas de hacerlo es a través del Índice de Respuesta Integral (IRI). Los índices de respuesta integral incorporan la supervivencia y el crecimiento (De Steven, 1991):

$$\text{IRI} = S \cdot \text{CR}$$

en donde S es la supervivencia en porcentaje, CR es una medida de la tasa de crecimiento (puede ser en altura, diámetro de tronco o tallo, copa o una combinación de éstas). IRI_{\max} es el valor máximo que se obtenga de todos los valores calculados para las especies y condiciones que se están comparando. De tal forma que la ecuación queda modificada de la siguiente manera, y en lugar del índice de costo se tiene una ecuación:

$$\text{IC} = \left(\frac{\text{IRI}_{\max}}{\text{IRI}_{\text{tras}}} \right) \cdot \left(\frac{cc}{cc+ct} \right)$$

Una variante de esta modificación fue utilizada por Fuentealba y Martínez-Ramos (2014) para analizar el enriquecimiento de cercas vivas con especies nativas en el trópico del sur de México. En este caso encontraron que, en términos de la relación costo-beneficio, *Dendropanax arboreus* era la mejor especie para sitios con actividad media del ganado y que *Trema micrantha* y *Saurauia scabrida* eran mejores en donde el ganado causaba más daño.

En conclusión, las barreras sociales se relacionan tanto con la interacción entre grupos (para lo cual es indispensable procurar una buena gobernanza del proceso de restauración) como con los aspectos económicos y legales del proyecto. Pero una barrera social muy importante está relacionada con el hecho de que la restauración ambiental es desconocida para muchas personas, tanto en sus pretensiones como en su potencial, y tanto en el ámbito urbano como en el rural. Este aspecto social es de gran importancia; Dresch (2006) argumenta, basada en la teoría social cognitiva de Bandura (2001), que además se necesita un fuerte interés colectivo de la población para intervenir activamente en el proceso de restauración ecológica. Esto es necesario porque los proyectos de restauración requieren de la intervención directa de la población para poder realizarse y, una vez concluidos, de un compromiso social para su mantenimiento, conservación o uso sostenible a largo plazo. Lograr que se involucre la población en el proceso de restauración es un reto, porque los dueños de la tierra degradada o los productores que dependen de su manejo deben cambiar sus prácticas y su relación con los recursos naturales y porque puede haber otros grupos sociales interesados en intervenir directamente en el proceso. En este sentido, la restauración ecológica requiere en muchos casos de la resolución de conflictos derivados de visiones de la naturaleza encontradas (Rikoon, 2006) y de que se logre una visión común de la restauración ecológica.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles son las principales barreras sociales para la restauración ecológica?
2. ¿Por qué es importante la participación de las comunidades?
3. ¿Cuál es el papel de la investigación en relación con las barreras sociales?

Lecturas recomendadas

- Stanturf, J., D. Lamb y P. Madsen, 2012. *Forest Landscape Restoration: Integrating Natural and Social Sciences*. Springer. Dordrecht, Holanda.
- Cowell, C.M., 1993. Ecological restoration and environmental ethics. *Environmental Ethics* 15: 19-31.
- Gross, M. y H. Hofmann-Riem, 2005. Ecological restoration as a real-world experiment; designing robust implementation strategies in an urban environment. *Public Understanding of Science* 14: 269-284.
- Jordan, W., 2000. Restoration, Community, and Wilderness. En: *Restoring Nature: Perspectives from the Social Sciences and Humanities*. Gobster, P.H. y R.B. Hull (eds.). Island Press. EUA.

Capítulo 14

Elaboración de proyectos de restauración ambiental

En restauración ecológica la implementación de proyectos puede adoptar formas diversas, que van desde un enfoque meramente de investigación, que es el que se puede apreciar en la mayoría de las revistas especializadas, hasta esfuerzos empíricos en donde la experiencia personal indica cómo proceder. Estos representan extremos, en el sentido de que en algunas ocasiones lo que se hace es investigación básica por la que se busca establecer cuáles serían las consecuencias de que el conocimiento así adquirido se aplique

en la restauración de ecosistemas; desde luego, cuando se hace este tipo de investigación queda pendiente probar la aplicación en sí. En otras ocasiones se hace restauración basada solamente en la experiencia y apreciación que se tiene de cómo debería desarrollarse el proceso, lo que presenta sus propios problemas: por un lado hay cierta evidencia de que proceder de esta manera puede limitar la biodiversidad del sitio restaurado, además de que solamente se pueden hacer inferencias muy limitadas sobre las razones que determinaron el resultado del esfuerzo de restauración (Howe y Martínez-Garza, 2014). Entre estos dos extremos hay muchas alternativas, unas más orientadas al uso de las herramientas de la investigación científica y otras más orientadas a la implementación, pero ambas generarán conocimiento útil en el futuro si se toman en cuenta una serie de principios básicos, que son: identificar el problema de restauración, establecer claramente el tipo de intervención y documentar los cambios observados. Cuando la investigación es el objetivo principal se puede proceder de la siguiente manera:

Identificación del problema. En este paso se identifica el problema ambiental que requiere de intervención y en dónde la restauración podría ser útil. Establecer, al menos de forma preliminar, las escalas espaciotemporales y la teoría relevante. La teoría relevante puede derivarse de la ecología o de otras disciplinas, o de aproximaciones inter o multidisciplinarias.

Diseño de la estrategia experimental. Se desarrolla la estrategia experimental en función del conocimiento previo y de las condiciones, ecológicas y sociales, del problema a resolver. En este paso es fundamental considerar los aspectos relacionados con el análisis de experimentos y con la participación de la comunidad en la que se enmarca el proyecto.

Implementación de los ensayos. Se llevan a cabo los ensayos y se evalúan los resultados.

Generación de propuestas y técnicas. Con los resultados obtenidos se proponen estrategias y técnicas que sean eficientes y socialmente aceptables. De ser necesario, se pueden planear nuevos ensayos para iniciar un nuevo ciclo.

Este esquema podría considerarse igual al proceso científico habitual, en donde se plantean hipótesis, se lleva a cabo trabajo experimental, y se contrastan los resultados con las hipótesis planteadas. Sin embargo difiere en algunos aspectos importantes. En primer lugar, el énfasis es en la generación de conocimiento que sea aplicable directamente en el contexto en donde se busca resolver el problema ambiental. Esto tiene como consecuencia que en ocasiones los ensayos más que poner a prueba hipótesis nuevas o de “conocimiento de frontera”, se establezcan para determinar si mecanismos o procesos bien conocidos ocurren en el sitio en particular o con qué intensidad. En segundo lugar, en

ocasiones lo que se busca es cuantificar la respuesta del ecosistema a diferentes formas de intervención; por ejemplo, a la fertilización con diferentes nutrientes o con diferentes cantidades del mismo nutriente. La ventaja de utilizar las herramientas del método científico es que es una manera muy eficiente de generar conocimiento que de otra manera tomaría más tiempo adquirir.

Al momento de diseñar la estrategia experimental es importante poner atención sobre los aspectos formales del diseño de experimentos, que es un tema muy amplio que escapa a los objetivos de este capítulo, pero baste decir que hay que evitar que factores que no podemos controlar, como que dos laderas que difieren en su tipo de suelo tengan un efecto mayor al que pueda tener la manipulación que nosotros hacemos para la restauración. En este caso en lo particular esto se logra repartiendo los tratamientos en todas las condiciones que podamos distinguir en nuestro sitio. En el caso de las dos laderas, si estamos interesados en evaluar el desempeño de dos especies de árboles, no se deben plantar todos los árboles de una especie en una ladera y los de la otra especie en la otra ladera, sino el mismo número de individuos de cada especie de árbol en cada ladera para no confundir el efecto del tipo de suelo con el hecho de que son especies diferentes.

Otro aspecto importante al momento de la planeación es considerar la participación de la comunidad del sitio en donde se va a llevar a cabo el trabajo. Las ventajas de involucrar a las personas de la comunidad local son múltiples puesto que contribuyen con su conocimiento al diseño de los ensayos. Esto en muchas ocasiones resulta en aportes fundamentales, debido a que las poblaciones locales poseen conocimientos sobre sus ecosistemas, su manejo, la variación climática y sobre los recursos materiales y capacidad humana disponible, todos estos elementos importantes para el proceso de restauración. Por otro lado, siendo ellos quienes en el futuro podrían extender los esfuerzos de restauración en la zona, su participación ayuda a que se apropien del conocimiento necesario y lo puedan compartir con otros.

Este tipo de procesos participativos requieren que se lleve a cabo un diálogo entre personas que no necesariamente comparten los mismos valores ni las mismas visiones de la naturaleza, lo que puede representar una barrera sobre todo en etapas iniciales del trabajo. Una vez que se establece el diálogo, es frecuente que el mayor problema esté relacionado con el diseño de los ensayos, pues en muchas ocasiones los intereses de las personas de la localidad que colaboran con el proyecto no son del todo compatibles con los requerimientos de un ensayo científico que pueda ser analizado rigurosamente; en particular, si se pretenden utilizar herramientas estadísticas. Esto último es de gran importancia si se busca comparar diferentes estrategias o técnicas. Para lograr un compromiso entre los intereses locales y las limitaciones del diseño de experimentos es necesario que el responsable del proyecto esté familiarizado con los fundamentos del diseño experimental y del análisis estadístico, y que en muchas ocasiones se esté dispuesto a sacrificar hasta cierto punto el rigor científico del diseño. Esto se traduce

frecuentemente en ensayos en donde no hay un testigo en el sentido estricto. Un testigo o control en donde no se aplica el tratamiento o la técnica es necesario para determinar si los cambios observados en los sitios o parcelas en donde sí se llevaron a cabo medidas de restauración se deben a la aplicación del tratamiento o al efecto de otros factores, incluyendo la dinámica natural de cambio en el ecosistema.

Pero para muchas comunidades no intervenir, por razones obvias, no es una alternativa. Hay varias maneras de abordar este problema y llegar a una solución aunque sea parcial. La primera es limitar el tamaño o el número de las parcelas testigo para que representen una cantidad pequeña del área restaurada. Esta estrategia es en muchos casos aceptable para los pobladores locales, pero representa un reto al momento de interpretar los resultados y de aplicar métodos estadísticos a los datos generados. Ocasiona el problema de contar con datos que no están balanceados, es decir que no se cuenta con el mismo número de unidades de muestreo para cada tipo de intervención que se llevó a cabo. La otra estrategia es la de evaluar las variables críticas del ecosistema sobre las que se piensa se va a tener influencia como consecuencia de las medidas de restauración por un período de tiempo antes de comenzar el trabajo y seguirlo haciendo a lo largo del proyecto de restauración. Si se sigue esta estrategia, lo que se obtiene son series de datos que, idealmente, siguen patrones antes de la restauración que cambian durante y después de ella, y que se manifiestan, por ejemplo, en cambios en la pendiente si se elaboran gráficas de los datos en función del tiempo. Este método tiene la ventaja de permitir que se intervenga en toda el área que se desea restaurar, incluso que se lleven a cabo las mismas labores en toda ella. La desventaja más obvia es que se requiere obtener datos por períodos largos de tiempo, tanto antes, como durante y después de la restauración, lo que no siempre es posible.

Cuando la restauración se va a llevar a cabo fuera del ámbito de la investigación, la elaboración de un proyecto es muy diferente. Para Nuzzo y Howell (1990), un proyecto de restauración se puede dividir en 5 fases: 1) el análisis del sitio; 2) establecimiento de criterios, en donde se incluye plantear metas y objetivos; 3) la creación del diseño; 4) la implementación, y 5) el monitoreo. Estas etapas se llevan a cabo de manera consecutiva, aunque, una vez iniciada la implementación y el monitoreo, es posible que se retomem algunos aspectos del diseño y se modifiquen si la trayectoria que sigue el sitio de restauración indica que no será posible alcanzar las metas esperadas. En casos extremos es posible que incluso los objetivos y metas deban ser modificados.

14.1. Evaluación previa

La evaluación del sitio es indispensable para conocer el estado en que se encuentra tanto desde una perspectiva ecológica como social. Existen múltiples criterios para organizar el trabajo en esta fase de la elaboración de un proyecto de restauración, y puntos que deben ser considerados. De acuerdo a la *Guía para Desarrollar y Manejar Proyectos de Restauración*, de la Sociedad Internacional para la Restauración Ecológica, elaborada por Andre Clewell, John Rieger, y John Munro (2005) los siguientes aspectos deben ser considerados:

1. Identificar claramente la localización del sitio y sus colindancias. Para poder planear adecuadamente un proyecto de restauración se debe establecer con claridad la localización del sitio y sus colindancias; de ser posible se le debe ubicar en mapas a pequeña escala, aunque también son de gran utilidad los mapas topográficos y de tipos de suelo que nos permiten conocer la ubicación del sitio en la cuenca, así como las características edáficas básicas. También es importante saber si el terreno cuenta con algún tipo de servidumbre; es decir, derechos de paso de personas o vehículos, o de obras de infraestructura, como líneas de alta tensión o ductos.
2. Establecer claramente la propiedad del sitio. Es importante saber quién o quiénes poseen el terreno y bajo qué modalidad. En el caso de que haya más de un propietario es importante que todos aprueben el proyecto. La modalidad, o el tipo legal de propiedad, es de gran importancia porque la legislación aplicable puede establecer restricciones al tipo de obras que se pueden llevar a cabo, y también puede influir en el tipo de financiamiento al que se puede acceder para el proyecto.
3. Llevar a cabo un reconocimiento del sitio para establecer las condiciones del ambiente físico. Este reconocimiento debe incluir la identificación de las zonas con problemas de degradación del suelo y erosión, y zonas sensibles que requieran atención especial para evitar mayor degradación durante el proceso de restauración. Siempre que sea posible se debe determinar el estado de conservación del suelo o el estado del sustrato (considerando que, en sitios muy degradados, un suelo desarrollado puede estar ausente). Si es posible llevar a cabo análisis físicos y químicos del suelo esto puede aportar información muy importante para la restauración. En el caso de ecosistemas acuáticos y humedales, las características físicas relacionadas con el régimen hidrológico deben documentarse; en particular, para identificar posibles barreras al flujo natural de agua. Registros meteorológicos del área en la que se encuentra el sitio pueden ser de gran utilidad para entender los patrones del clima y posibles limitaciones impuestas por este.

4. Cuantificar las condiciones de la biota. Es de gran importancia establecer la composición de especies de la comunidad del sitio y, cuando menos, estimar sus abundancias. La estructura de la comunidad o las comunidades del sitio debe ser descrita con tanto detalle como sea posible; esta información es de gran importancia para la selección de metas de la restauración y para el monitoreo del proceso.
5. Recabar información sobre la historia de disturbio natural del sitio y de los cambios hechos por las personas que lo llevaron a su estado actual. Se debe documentar el tipo de manejo y el impacto que ha sufrido el sitio, incluyendo si ha sufrido contaminación u otros daños severos. Si se cuenta con ellas, fotografías aéreas pueden ser de gran utilidad. El conocimiento de los pobladores locales puede ser de gran ayuda para establecer la historia ambiental del sitio.
6. Identificar los problemas que pudieran darse por el entorno del sitio. Es importante identificar factores de riesgo asociados con el entorno del sitio, entre ellos destacan:
 - Posición en la cuenca. Por ejemplo, si el sitio se encuentra en la parte baja de la cuenca es posible que sea susceptible a inundaciones
 - Distancia a zonas urbanas. Las zonas urbanas causan cambios importantes en el ambiente, desde alteraciones en el clima local hasta alteraciones del régimen hidrológico. Además, las zonas urbanas son fuente de muchas especies potencialmente invasoras y de animales domésticos que pueden ser una amenaza para la fauna silvestre.
 - Disturbios derivados de actividades humanas. En muchos lugares las poblaciones locales practican actividades de manejo del ecosistema que pueden resultar un riesgo para el sitio de restauración; por ejemplo, las quemas agrícolas que fácilmente pueden causar incendios fuera de control.
7. Establecer los requerimientos legales. Se deben conocer los requerimientos legales para trabajar en el sitio, el tipo de permisos que se requerirían y las limitaciones que se puedan encontrar. También si se requieren permisos de colecta o para la propagación de especies nativas. En general el trabajo con especies en alguna categoría de protección requiere de permisos especiales. Además de los requerimientos para trabajar con algunos tipos de maquinaria y los relacionados con el personal que trabaje en el proyecto.
8. En cuanto a los aspectos sociales son varios los que hay que considerar, y dependen del tipo de propiedad del área y del fin de la restauración. Cuando se trabaja en terrenos privados, en primer lugar se debe considerar los intereses y necesidades del propietario (o propietarios) del predio. Sin embargo, es importante tomar en cuenta la opinión de los vecinos e informarlos sobre las intenciones del proyecto, lo anterior para evitar problemas en el futuro que puedan derivarse por ideas equivo-

casas sobre el trabajo que se realiza. Cuando el proyecto se lleva a cabo en tierras públicas, la opinión de las personas es fundamental, tanto de vecinos como de visitantes, pues de ellos depende que el proyecto sea viable a largo plazo. Este tipo de opiniones se pueden obtener por medio de encuestas y de campañas informativas, y ayudan a establecer algunas de las metas del proyecto de restauración y hacerlo compatible con los intereses de la población local.

14.2. Establecimiento de criterios de restauración

En esta fase de la elaboración de un proyecto de restauración se establecen los criterios que a su vez fundamentarán las metas y objetivos. Con la información obtenida de la fase anterior se deben tomar decisiones sobre los siguientes puntos:

1. Hay que identificar claramente la necesidad de llevar a cabo la restauración del sitio. Es posible que el trabajo de evaluación indique que el sitio se está recuperando por sí mismo a través de procesos ecológicos como la resiliencia o procesos sucesionales; si este es el caso, la mejor alternativa es controlar únicamente los factores de disturbio de origen humano que generaron el problema, hay quienes llaman a esta estrategia “restauración de intervención mínima”. Es importante establecer cuáles son los beneficios ambientales, culturales, estéticos, sociales y económicos que se podrían lograr.
2. Establecer el tipo de ecosistema que se puede restaurar. Es muy importante establecer el tipo de ecosistema que se puede restaurar, ya sea desde una perspectiva meramente ecológica (es decir, si se puede restaurar un bosque, una pradera, un humedal, etc.) pero también en términos del uso; es decir, si una vez restaurado el

ecosistema va a ser manejado para conservación, recreación, producción de bienes de consumo, para proveer servicios ecosistémicos o varios usos a la vez. Ya establecido lo anterior hay que decidir qué se va a usar como referencia para la restauración; en este sentido, hay varias posibilidades entre las que podemos mencionar:

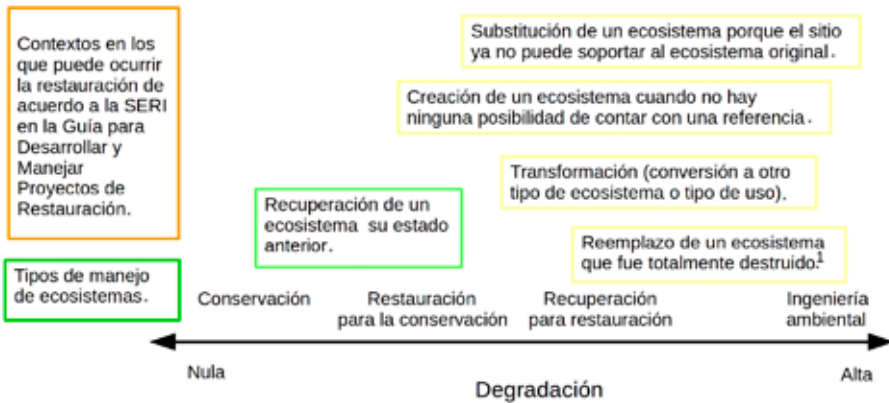
- El ecosistema histórico, lo que se puede hacer si se cuenta con suficiente información como para establecer parámetros de comparación que pueden derivarse de la estructura del ecosistema tales como la abundancia relativa de las especies, la forma de las especies dominantes o que tenga las características para proporcionar hábitat para especies clave; o de funciones del ecosistema, algunas de las cuales pueden ser consideradas como servicios, tales como la capacidad de retención de nutrimentos, el control de la erosión y el aporte de agua, entre otros.
 - Un ecosistema contemporáneo. Se puede usar como referencia un ecosistema contemporáneo que sea similar a lo que se desea restaurar. En general se utilizan como referencia ecosistemas cercanos, ya sea que se encuentran en la misma cuenca o remanentes adyacentes al sitio de restauración. Mientras más alejado se encuentre el ecosistema es de esperarse que sea menos parecido al ecosistema que se encontraba en el sitio, y por lo tanto que algunas de las especies tengan más dificultades para establecerse. Cuando se consideran los efectos del cambio climático (sección 3.3.2.3), el ecosistema de referencia será aquel que se encuentre en las condiciones ambientales que se espera tenga el sitio en restauración en un tiempo futuro, qué tan alejado del presente dependerá de las características biológicas de las especies, tal como su longevidad. El ecosistema de referencia también puede ser un sistema productivo, como los sistemas agrosilvopastoriles.
 - Otra opción es que la referencia se establezca en función de características del ecosistema restaurado que le confieran propiedades necesarias para controlar daños ambientales, como la creación de una cobertura vegetal para evitar la dispersión de partículas en sitios degradados en donde se generan tolvaneras, o el establecimiento de vegetación hidrófita que proteja un cuerpo de agua (a través de la retención de sedimento y de nutrimentos).
3. Establecer las metas. Las metas son el estado y condiciones a las que se espera llegar con el proceso de restauración. Cada una debe ser expresada por escrito de forma clara y precisa, pues son estas metas las que guiarán todo el trabajo de restauración y en las que se fundamenta la evaluación final. Las metas están relacionadas con la estructura, función e integridad del ecosistema restaurado y una serie

de metas que son comunes a muchos proyectos de restauración están enumeradas por la Sociedad Internacional para la Restauración Ecológica como atributos de un ecosistema restaurado (SER 2004):

- El ecosistema restaurado posee un grupo de especies que es característico del ecosistema de referencia y que proporcionan una estructura de la comunidad adecuada.
- El ecosistema restaurado contiene especies nativas tanto como sea posible. En ecosistemas culturales restaurados es posible que haya especies exóticas domesticadas y las especies naturales no invasoras que se presume han coevolucionado con ellas.
- Todos los grupos funcionales necesarios para el desarrollo continuo o la estabilidad del ecosistema están presentes; y, si no lo están, los grupos que faltan tienen posibilidades de colonizar por ellos mismos.
- El ambiente físico del ecosistema restaurado es capaz de mantener poblaciones reproductivas de las especies necesarias para su estabilidad continua o desarrollo a lo largo de la trayectoria deseada.
- El ecosistema restaurado funciona en apariencia de forma normal para su estado de desarrollo y están ausentes señales de disfunciones.
- El ecosistema restaurado está integrado en una matriz ecológica mayor o en el paisaje con el que interactúa a través de flujos bióticos y abióticos.
- Se han eliminado o reducido las amenazas potenciales al ecosistema restaurado provenientes de los alrededores tanto como sea posible.
- El ecosistema restaurado es suficientemente resiliente como para soportar períodos de estrés normales en el ambiente que ayudan a mantener la integridad del ecosistema.
- El ecosistema restaurado se mantiene a sí mismo de forma similar a lo que ocurre en el ecosistema de referencia, y es capaz de mantenerse indefinidamente bajo las condiciones ambientales actuales. Sin embargo, algunos aspectos de la biodiversidad tales como la estructura o las funciones pueden cambiar como consecuencia de los cambios normales en el desarrollo del ecosistema, y pueden fluctuar en respuesta a períodos normales de estrés y disturbios ocasionales de mayor intensidad. Como en cualquier ecosistema natural, la composición de especies y otros atributos pueden cambiar en función de cambios en el ambiente a lo largo del tiempo.

Estos nueve atributos de un ecosistema restaurado son en muchos casos la metas principales de un proyecto de restauración, aunque debido a la gran variedad de ecosistemas que se pueden restaurar y los diversos fines para los que pueden ser restaurados, no necesariamente todos los atributos anteriores deben constituirse en metas para un

proyecto en particular. Finalmente, las metas deben reflejar el estado de degradación en el que se encuentra el sitio para expresar muy claramente qué tan lejos en la recuperación del ecosistema se puede llegar, pues en el mejor de los casos se puede llegar a un ecosistema restaurado que sea prácticamente indistinguible de un ecosistema natural de referencia; o, alternatively, se puede lograr recuperar solamente un número muy limitado de atributos. Expresar esto con claridad es fundamental por cuestiones éticas y prácticas; y, en términos generales se puede hablar de restauración en el sentido estricto y en diferentes niveles o grados de recuperación. La SERI en la *Guía para Desarrollar y Manejar Proyectos de Restauración* habla de “contextos” y distingue cinco (figura 14.1).



¹En el original dice: "Substitution of a potential replacement ecosystem, because no reference system exists to serve as a model for restoration".

Figura 14.1. Como parte de las metas se debe establecer el tipo de restauración que se pretende lograr; en términos generales se podría hablar de restauración en el sentido estricto y recuperación. Sin embargo, la SERI, en la *Guía para Desarrollar y Manejar Proyectos de Restauración*, les llama contextos y reconoce cinco, en la figura se ubican en función del nivel de degradación del sitio.

14.3. Diseño

Hay dos aspectos principales del diseño de un proyecto de restauración, el primero está relacionado con el arreglo espacial de los diferentes elementos que van a conformar el ecosistema restaurado, e incluye la ubicación de plantaciones y en muchos casos de caminos, accesos, e incluso construcciones y estacionamientos; el segundo se relaciona con los componentes bióticos y sus interacciones incluyendo aquellas con el ambiente físico.

En algunos casos el diseño se limita a seleccionar las especies que se van a establecer en el sitio, y la forma en que se va a lograr que ello ocurra. Esto es más frecuente cuando la restauración se hace con fines de conservación, de tal forma que no se van a hacer modificaciones en cuanto a otras características del lugar. Pero en muchos otros casos el diseño sí debe considerar otros aspectos, sobre todo cuando el sitio es usado o se planea que sea usado por el público. Veamos primero las consideraciones que se deben hacer en términos de infraestructura para posteriormente revisar los aspectos relativos al diseño paisajístico y ecológico. En términos de infraestructura es importante considerar los siguiente:

Acceso. El acceso al sitio debe estar bien establecido, y debe considerar tanto aspectos de seguridad para los visitantes como de protección para el sitio de restauración. Si se incluye acceso para vehículos motorizados, hay que contemplar todo lo relacionado con la circulación y la seguridad de los peatones. Si se va a contar con espacio de estacionamiento, es importante que el acceso esté cercano a éste, para evitar que haya circulación de vehículos dentro del área restaurada.

Construcciones para servicios, personal y vigilancia. Si el sitio es, por ejemplo, un área natural protegida, es posible que cuente con vigilancia y otro personal asignado que requiere de espacios para llevar a cabo sus actividades, incluyendo el almacenamiento de herramientas y materiales diversos, además de que el personal y los visitantes requieren de servicios como sanitarios y áreas de reunión. Si estas obras no se encuentran ya construidas, el diseño debe incluir su ubicación y características, para lo cual la ayuda de un arquitecto es importante.

Senderos para los visitantes y para las actividades de manejo. Se debe considerar la ubicación y características de los senderos que serán usados por los visitantes y por el personal. La ubicación y las características de los mismos facilitan ciertos tipos de usos y, en el caso de los visitantes, son atractivos para diferentes tipos de actividades, además de que hay que considerar las necesidades de personas con capacidades diferentes. En algunas ocasiones los senderos cumplen también con funciones de manejo importantes, ya sea para acceder a áreas en proceso de restauración o como barreras contra el fuego.

Obras de control de la erosión, de contención y de seguridad. En algunos casos será necesario incluir en el diseño obras de contención, de control de la erosión, o de seguridad. Estas pueden incluir una gran variedad de estructuras como presas de gaviones o barreras para evitar sitios que representen un riesgo para los visitantes.

El diseño de los aspectos relacionados con los componentes bióticos del proyecto de restauración depende mucho de las metas del mismo. En proyectos donde se busca llegar a un estado lo más parecido posible al de un ecosistema natural, se planeará en función de lograr las densidades y abundancias relativas de las especies que se vayan a introducir en el sitio o, en el caso de que se requiera del control de algunas de ellas, que serán retiradas del sitio. Especial consideración merecen las poblaciones de las especies que se encuentran presentes en el sitio y que requieren ser manejadas, pues como ya vimos pueden ser barreras para la restauración, en particular si son especies invasoras.

En sitios en donde la presencia de visitantes va a ser significativa, es frecuente que se requieran áreas con diferentes tipos de vegetación que por sus características cumplen distintos fines; por ejemplo, áreas con vegetación abierta y espacios para el descanso de los visitantes, y áreas con vegetación más densa que proporcionen hábitat y protección para la fauna silvestre. En estos casos el diseño de la distribución espacial es importante y debe armonizarse con los elementos de infraestructura planeados para el sitio.



Figura 14.2. ¿Qué sensación da la imagen?
¿Qué esperas encontrar detrás de los arbustos?

La ubicación de los diferentes elementos de un diseño, que incluyen construcciones, caminos, tipos de vegetación, cuerpos de agua, entre otros, puede lograr diversos efectos en los visitantes y servir diferentes funciones ecológicas (figuras 14.2 y 14.3). El diseño

espacial de los distintos elementos de una restauración puede lograr efectos muy diferentes en el observador, dependiendo de la ubicación de cada uno de ellos y de la escala en que se manejen, y todos estos aspectos son abordados por la arquitectura del paisaje

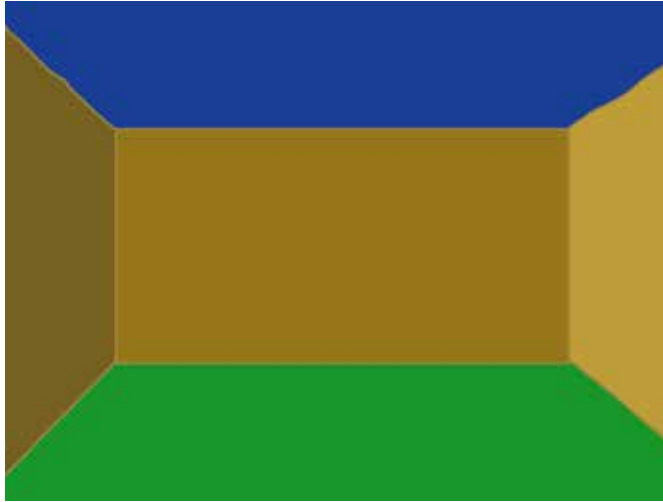


Figura 14.3. En muchas ocasiones, un objeto en primer plano, como unos arbustos, causa una sensación de amplitud debido a que existe la tendencia a pensar que detrás de un objeto hay un paisaje más amplio. Este tipo de elementos se pueden aprovechar para el diseño.

14.4. Planeación de la implementación

Para la planeación de la implementación se debe contar con un diseño que establezca las necesidades, tanto materiales, como de equipo y de personal. Es indispensable que como parte de la planeación se establezcan las siguientes actividades:

1. Obtener los permisos necesarios para llevar a cabo las actividades planeadas.
2. Establecer contacto con las autoridades, las dependencias gubernamentales y el público interesado para que conozcan el proyecto y sus objetivos.
3. Cuando la naturaleza del proyecto lo permita, planear la participación del público o de grupos que pudieran estar interesados en participar (como escuelas, organizaciones no gubernamentales, grupos comunitarios, empresas, etc.).

4. Calendarizar las actividades necesarias para lograr cada objetivo, incluyendo la compra de materiales y la compra o renta de equipo considerando tiempos de entrega.
5. Para el material biológico como semillas, plantas o incluso animales, se debe calendarizar cuidadosamente la colecta, manejo, propagación (para las semillas) y fechas de introducción al sitio de restauración. Para plantas se deben hacer planes detallados en el caso de que se vaya a propagar el material, incluyendo las necesidades de materiales (medios de cultivo, contenedores, etc.), de infraestructura (viveros, mallas de sombra, sistemas de riego, etc.) y de transporte; primero para la colecta de semillas o propágulos y después para el transporte de las plantas al sitio.
6. Cualquier proyecto debe incluir un presupuesto detallado.

14.5. Monitoreo

Un programa de monitoreo es una serie de muestreos que se realizan a lo largo del tiempo con la finalidad de analizar las variaciones temporales en diversas propiedades del sistema de interés. En general, la duración de un programa de monitoreo es de por lo menos un año, ya que de esta forma podremos observar cómo varía una población durante las distintas estaciones. Sin embargo, mientras más años abarque el monitoreo, mayor será la información sobre los patrones de cambio que nos permita entender cómo están cambiando las cosas y qué dirección siguen estos cambios. En el caso de la restauración ecológica es frecuente que se dé seguimiento al comportamiento de las poblaciones, tanto de plantas como de animales, de las interacciones y de parámetros físicos relacionados con el funcionamiento del ecosistema. El monitoreo continuado a lo largo de los años permite distinguir la influencia de fenómenos que no ocurren con regularidad o que es poco probable que ocurran en períodos cortos de tiempo, como sequías extremas o inundaciones. Además, muchas especies tanto de plantas como de animales tienen ciclos de vida largos, por lo que un monitoreo de pocos años no nos va a permitir evaluar sus poblaciones de manera adecuada. Una evaluación es el proceso de medir una serie de atributos en un momento en particular, por lo que algunos autores consideran que un monitoreo está constituido por una serie de evaluaciones consecutivas, y por lo tanto aquello que en muchas ocasiones se presenta son los métodos de evaluación, lo que se hará a continuación para variables frecuentes en procesos de restauración.

14.5.1. Evaluación de la supervivencia y desempeño de árboles en reforestaciones

Para evaluar la supervivencia y desempeño de las plantas de especies arbóreas en zonas restauradas se puede proceder de dos maneras, realizando la evaluación en muestras (en el caso de que se hayan plantado grandes cantidades de plantas) o evaluando a todos los individuos, si su número lo permite; se debe considerar lo siguiente:

1. En caso de que la plantación sea igual o menor a 300 individuos se recomienda tomar datos de todos los árboles en la plantación; cuando se cuente con varias plantaciones se debe considerar el esfuerzo total que se requiere para contar con información de toda el área restaurada. Cuando hay muchos individuos es necesario utilizar muestras que, es recomendable, no sean menores a 100 individuos; esto, para poder comparar entre valores de supervivencia de manera confiable.
2. En plantaciones en sitios que no presenten heterogeneidad evidente (cambios en la estructura del suelo, pendiente, cobertura de herbáceas o arbustivas) es posible elegir los individuos de manera totalmente aleatoria.
3. Cuando el terreno en el que se encuentra la plantación presenta diferencias evidentes en términos de la estructura del suelo (textura, contenido de materia orgánica, presencia de hojarasca, etc.), en la topografía (cambios en la pendiente o aspecto de la ladera, zonas de inundación o tierras bajas, etc.), o en la cobertura de especies vegetales, es recomendable elegir un número igual de individuos al azar en cada zona que se distinga en el terreno. Esto, con la finalidad de contar con un muestreo aleatorio con la restricción de que todas las zonas definidas dentro de la plantación se encuentren representadas.

De los árboles vivos se deben registrar al menos dos medidas: la altura y el diámetro. La supervivencia debe ser evaluada aunque en ocasiones ello represente un problema, pues puede ocurrir que no quede evidencia de algunos de los individuos que han muerto. Para esto es muy importante que al momento de hacer la plantación se registre el número de árboles por sitio. En el caso de las especies de ecosistemas fuertemente estacionales, el trabajo de campo debe llevarse a cabo al finalizar la temporada de lluvias (octubre), durante la época invernal (febrero), y al finalizar la época seca (junio). De esta manera se contará con información útil para entender los posibles factores que limitan la supervivencia de las plantas. Durante la época de crecimiento se esperaría que los factores que dañan a las plantas fueran la competencia o la herbivoría (aunque también puede incluirse el daño mecánico por factores como la escorrentía); en la época invernal, heladas, y en la época seca, estrés hídrico. Es muy recomendable que los datos se registren de tal forma que se facilite el análisis de los mismos (tabla 14.1).

Tabla 14.1. Formato para la captura de datos de supervivencia de plantaciones de especies arbóreas para restauración. La supervivencia al final de cada año corresponde a la supervivencia del muestreo de finales de la época seca. Se pueden agregar columnas para dar seguimiento por el número de años que se requiera.

Individuo	Altura inicial	Diámetro inicial	Año 1			Año 2		
			Fin de lluvias (vivo=1, muerto=0)	Invierno (vivo=1, muerto=0)	Fin de secas (vivo=1, muerto=0)	Fin de lluvias (vivo=1, muerto=0)	Invierno (vivo=1, muerto=0)	Fin de secas (vivo=1, muerto=0)
1								
2								
3								
.....								
.....								
Supervivencia por temporada			(Ind. vivos/ Total)100	(Ind. vivos/ Total)100	(Ind. vivos/ Total)100	(Ind. vivos/ Total)100	(Ind. vivos/ Total)100	(Ind. vivos/ Total)100

14.5.2 Evaluación de la vegetación natural o establecida

Existen muchos métodos para evaluar la vegetación (figura 14.4). Uno de los más socorridos y útiles para evaluar proyectos de restauración es el conocido como "puntos al centro de un cuadrante" o "punto cuadrante" (Cottam y Curtis, 1956) que permite calcular la densidad y otros parámetros del dosel arbóreo y que, tomando datos adicionales, permite evaluar el porcentaje de cobertura del suelo así como el del suelo desnudo. El método consiste en establecer un transecto, cuya longitud varía en función del tipo de vegetación de la zona pero que en términos generales puede ser de 100 metros. A lo largo de este transecto se registra cada 10 metros la distancia a los 4 árboles más cercanos, cada uno en un cuadrante de 90° de amplitud (figura 14.4). De cada árbol se registran los siguientes datos: especie, diámetro a la altura del pecho, altura y la distancia del árbol al punto del transecto (tabla 14.2). Debido a que el muestreo se hace con fines de monitoreo se puede tolerar el error provocado por no corregir la distancia con respecto a la pendiente.

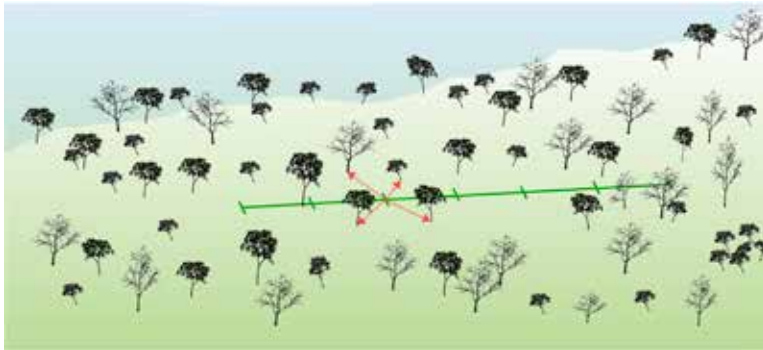


Figura 14.4. Esquema del método de puntos al centro de un cuadrante.

Tabla 14.2. Formato para la captura de datos en los transectos para evaluar la vegetación. En la columna de “especie” se registra el nombre científico, el nombre común si no se le puede identificar y, si no se sabe el nombre común, la *morfoespecie* (que es un nombre temporal). En todos los casos se debe coleccionar ejemplares de cada especie diferente que se encuentre, para verificar posteriormente la identidad con la ayuda de claves taxonómicas.

Transecto	Punto	Árbol	Especie	Distancia	Diámetro	Altura
(Número del transecto)	1	1				
	1	2				
	1	3				
	1	4				
	2	1				
	2	2				
	2	3				
	2	4				
	3	1				
	3	2				
	3	3				
	3	4				
	...n	n1				
	...n	n2				
	...n	n3				
	...n	n4				

De los datos obtenidos en campo se pueden calcular varios parámetros que resultan útiles para describir la vegetación en el sitio restaurado y, en su caso, en otros sitios; uno de ellos puede ser el sitio de referencia o los sitios en donde se aplicaron técnicas diferentes, para hacer comparaciones. El primer parámetro es la frecuencia relativa, que es el número de registros de una especie entre el total de registros. Otro parámetro importante es la densidad, o la densidad relativa (si se quiere saber la contribución de cada especie). Cuando se han contado los árboles en una unidad de área este cálculo es muy simple, cuando se ha utilizado el método de puntos al centro de un cuadrante, la densidad de árboles se debe calcular a partir de la distancia promedio que se determina sumando todas las distancias y dividiendo entre el número de ellas; a partir de la distancia promedio se puede calcular la densidad de los árboles:

$$Densidad = \frac{1}{(Distancia\ promedio / 0.5)^2}$$

y la densidad relativa de cada especie se calcula como:

$$Densidad\ relativa = \frac{Número\ de\ individuos\ de\ la\ especie\ A}{Número\ total\ de\ individuos} \cdot 100$$

Otro parámetro importante cuando se trata de los árboles es el área basal, que se obtiene con la fórmula del área de una circunferencia a partir del diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP):

$$AB = \pi r^2 \quad \text{donde: } r = (DAP / 2)$$

El área basal es además útil para calcular un parámetro de comparación usado con frecuencia, que es el valor de importancia relativa, el cual se calcula como la suma de las frecuencias relativas, la densidad relativa y la dominancia relativa (que puede ser el área basal o cobertura) de cada especie:

$$VIR = Dr + Dor + Fr$$

Para el monitoreo de las especies herbáceas y arbustivas, así como del porcentaje de cobertura del suelo y de suelo desnudo, al momento de recorrer el transecto se registran

en cada segmento de un metro de longitud las especies presentes en una franja de 10 cm a cada lado y se estima la cobertura de todas ellas (en porcentaje), y también el porcentaje de cobertura de hojarasca y de suelo desnudo (tabla 14.3). Con esta información se obtiene un listado de las especies presentes y se puede estimar la densidad de cada una de ellas en términos del número de segmentos en las que están presentes. De la misma manera que con las especies arbóreas, se deben registrar las especies conocidas con su nombre científico, en caso de no conocer a la especie registrada, se puede usar el número común o una clave de morfoespecie, y hacer las colectas correspondientes para su posterior identificación con claves taxónomicas y, de ser posible, la ayuda de expertos.

Tabla 14.3. Formato para el registro de datos de especies herbáceas y arbustivas, así como del suelo desnudo, a lo largo del transecto de muestreo de la vegetación.

Transecto	Segmento	Especies (cobertura)	Hojarasca	Suelo desnudo
(número de transecto)	1			
	2			
	3			
	4			
	5			
	6			
	7			
	8			
	9			
			
	100			

14.5.3. Evaluación de fauna

Los métodos para evaluar el estado de la fauna son muy variados y dependen de muchos factores: del tamaño de la especie de interés, de sus hábitos y de la heterogeneidad y extensión de su hábitat. Los métodos para evaluar poblaciones de insectos difieren considerablemente de los métodos para aves o mamíferos. A la vez, la selección de la especie, o las especies, puede permitir conocer al menos de manera indirecta el estado del ecosistema en su conjunto. Por ejemplo, la presencia de depredadores con hábitats extensos refleja

las condiciones del ecosistema a escalas de kilómetros cuadrados. La presencia de otras especies puede indicar que se encuentran dentro del área de estudio tipos raros de hábitat. Para animales, en general, lo que se desea conocer es la abundancia o densidad (número de individuos por unidad de área) o los patrones de uso del hábitat.

Para obtener la información a partir de la cual se pueden calcular parámetros como la densidad se pueden llevar a cabo varios tipos de muestreo, uno de ellos es el de transectos. De manera similar a los transectos de vegetación, en el caso de especies animales, la persona que lleva a cabo el estudio recorre el área de interés siguiendo una serie de líneas paralelas y cuenta todos los individuos de la especie, o especies, de interés que pueda observar o escuchar. Para cada observación se registra la distancia, lo que se puede hacer por medio de estimaciones visuales o con equipo especializado como son los telémetros. Para aves, un método similar al de los transectos se conoce como conteo por puntos. En este método se establecen en el área de interés una serie de puntos en donde se llevaran a cabo conteos de aves. En cada punto el observador permanece por un período de tiempo definido (al menos 5 minutos) e inmóvil para evitar ahuyentar a las aves. Durante el tiempo que permanece en cada punto registra todas las aves que pueda observar o escuchar, siempre y cuando se encuentren realizando una actividad diferente a solamente sobrevolar el sitio. En la mayoría de los casos los puntos de conteo deben estar separados entre sí por una distancia mínima de 250 m con la finalidad de disminuir la probabilidad de contar a un mismo individuo en puntos distintos. Los muestreos se deben llevar a cabo durante las horas del día en que las aves muestran mayor actividad, que es en general las primeras cuatro horas después del amanecer. Se deben evitar días muy nublados, con neblina o lluvia, pues estas condiciones en general alteran el comportamiento de las aves. De cada observación se debe registrar cuando menos la especie a la que pertenece el ave y la distancia, pero otra información puede ser muy útil, como el tipo de hábitat en donde se observó (en arbustos, la copa de los árboles, un cuerpo de agua, etc.), las condiciones del clima, y el tipo de registro (visual o auditivo).

Otro método es el de captura y recaptura, en el cual se captura a individuos de la especie de interés y se marcan para poder identificarlos si se les recaptura. Dentro de esta categoría se incluyen los métodos fotográficos cuando es posible identificar a los individuos; por ejemplo, por medio de los patrones del pelaje u otras características evidentes. El método más simple de captura-recaptura es el de Lincoln-Petersen (Krebs, 2009), que se basa en un sólo evento de recaptura. El principio es el siguiente, si capturamos una muestra de animales M y capturamos una muestra de animales C que contiene m animales marcados, el tamaño de la población se puede estimar por:

$$N = \frac{MC}{m}$$

Este método se basa en cuatro supuestos: 1) La población es cerrada de tal forma que N es constante; 2) todos los individuos tienen la misma probabilidad de ser capturados en la primera muestra; 3) marcar a los animales no afecta la probabilidad de recaptura (muchos animales aprenden a evitar las trampas una vez que ya han caído en ellas), y 4) las marcas no se pierden en el intervalo de tiempo entre los dos eventos de captura.

14.5.4. Consideraciones finales sobre la evaluación y el monitoreo

La evaluación de un proceso de restauración puede basarse en diferentes indicadores; pueden ser características de la vegetación, de las poblaciones animales o el comportamiento de las funciones ecosistémicas. En el caso de estas últimas, los métodos de evaluación son muy diversos, dependen del tipo de función y del ecosistema, y no en pocas ocasiones dependen de equipo especializado. Pero debido a su importancia se han propuesto métodos de evaluación rápida de servicios ecosistémicos. Meyer *et al.* (2015) proponen uno de estos métodos que se basa en cuantificar variables que se miden con métodos sencillos que incluyen aquellas relacionadas con los recursos, los flujos en el ecosistema y las interacciones. Estos autores proponen 13 funciones que se pueden evaluar, 4 relacionadas con la vegetación y los ciclos biogeoquímicos, 2 con la red trófica de los descomponedores y 7 con interacciones (tabla 14.4).

Finalmente, es necesario desarrollar un plan de monitoreo debido a que la medición de atributos de la vegetación, al finalizar el esfuerzo de restauración, no es suficiente para contar con información confiable sobre el resultado obtenido. Para evitar los problemas asociados con solamente considerar atributos de la vegetación a corto plazo, es necesario también medir atributos funcionales a lo largo de un período de tiempo adecuado, que depende del tipo de ecosistema que se restauró (Herrick *et al.*, 2006). Esto requiere de la elaboración de un plan de monitoreo pertinente que debe incluir la duración del mismo, la extensión (es decir, el área que se va a considerar), la forma en que se va a llevar a cabo la medición de atributos (tanto en términos de las técnicas como de la selección de parcelas), y cuestiones estadísticas. Se debe tomar en cuenta la heterogeneidad del área en donde se va a implementar el monitoreo, pues es indispensable obtener información de todas las condiciones distintas presentes en cuanto a tipos de suelo, exposición de las laderas, régimen hidrológico y otros factores físicos que puedan tener efectos en la biota y en las funciones del ecosistema. Herrick *et al.* (2006) proponen que un programa de monitoreo debe constar de 10 pasos:

Tabla 14.4. Técnicas con potencial para ser usadas como métodos de evaluación rápida de servicios ecosistémicos (modificado de Meyer *et al.*, 2015, con permiso de Elsevier).

Función Ecosistémica	Muestreo de campo	Trabajo de laboratorio	Estado de validación
Vegetación y ciclos biogeoquímicos			
Producción primaria aérea.	Se colecta la biomasa aérea de la vegetación herbácea, de la leñosa solamente la del año en curso.	Secado (70°C) y pesado.	Método bien establecido.
Producción primaria de raíces.	Se colectan núcleos de suelo (20 cm de diámetro y 10 cm de profundidad).	Se lavan las raíces de las muestras para proceder al secado (70°C) y pesado.	Método bien establecido.
Fertilidad del suelo.	Colecta de muestras de suelo.	Conductividad eléctrica o análisis químico de suelos.	Se ha utilizado en algunos estudios.
Disponibilidad de agua.	Colecta de muestras de suelo.	Ensayo gravimétrico para determinar la textura del suelo.	Se ha utilizado en algunos estudios.
Red trófica de los descomponedores			
Descomposición.	Descomposición de muestras de madera que se colocan en campo por un periodo de meses.	Se pesan y se calcula la pérdida de peso.	Se ha utilizado en algunos estudios.
Producción secundaria del suelo.	Se colectan núcleos de suelo (20 cm de diámetro y 10 cm de profundidad).	Se extrae la fauna por medio de un gradiente de calor y se determina la biomasa seca. De manera alterna se determina la biomasa fresca de los invertebrados conservados en etanol al 70% y se convierte a biomasa seca a través de curvas de calibración.	Se ha utilizado en algunos estudios.
Interacciones planta-consumidor			
Producción secundaria aérea.	Métodos de muestreo estándar de invertebrados.	Limpieza de las muestras, secado y pesado.	Calibrado.
Herbivoría por vertebrados.	Exclusión por medio de cercas.	Diferencia en biomasa entre parcelas cercadas y parcelas sin cercado.	Se ha utilizado en algunos estudios.
Herbivoría por invertebrados.	Colecta de hojas.	Conteo de hojas con daño y sin daño.	Se ha utilizado en algunos estudios.
Infecciones vegetales.	Colecta de hojas.	Conteo de hojas con daño y sin daño.	Se ha utilizado en algunos estudios.
Depredación de invertebrados.	Colocación en el campo de áfidos sujetos con pegamento a tarjetas de plástico y revisados cada hora a lo largo de un día para cuantificar la remoción.	Cálculo de tasas de remoción.	Se ha utilizado en algunos estudios.
	Número de ataques a orugas de plastilina colocadas en el campo.	Cálculo de tasas de ataque.	Se ha utilizado en algunos estudios.
Polinización.	Se colocan trampas para insectos que consisten en piezas de plástico de colores.	Cuantificación de los individuos capturados.	Método bien establecido.
Remoción de semillas.	Se colocan 25 semillas de trigo espaciadas 2 cm en una cuadrícula en charolas de plástico. Las charolas se revisan a intervalos de una hora durante el transcurso de un día.	Cálculo de tasas de remoción.	Se ha utilizado en algunos estudios.

1. Definir y refinar los objetivos de la restauración y del monitoreo. Se puede trabajar en ambos objetivos cuando el monitoreo se prepara de manera simultánea a la planeación de la restauración, aunque en algunos casos el monitoreo se planeará para proyectos ya establecidos.
2. Dividir el área en unidades de muestreo. Es importante, como ya se mencionó, considerar la heterogeneidad del área que se va a monitorear, para lo cual se debe contar con información relevante sobre las características físicas.
3. Valorar la condición actual del área a monitorear en función de estado del proceso de restauración. Cuando la restauración está en proceso en esta etapa se pueden plantear modificaciones, cuando ya está concluida, la valoración ayuda solamente para establecer el programa de monitoreo.
4. Selección de los indicadores que se van a monitorear, el número de unidades en las que se llevarán a cabo las mediciones y la frecuencia.
5. Seleccionar en el terreno las parcelas que se van a monitorear.
6. Establecer las parcelas de monitoreo y tomar las primeras mediciones.
7. Registrar la información de monitoreo relevante para escalas de tiempo interanuales.
8. En su caso, con la información del monitoreo interanual se pueden modificar las actividades de manejo; por ejemplo, la eliminación de especies exóticas.
9. Llegado el momento (que puede ser desde anualmente hasta cada lustro) registrar la información del monitoreo de largo plazo. Con esta información se pueden comenzar a evaluar las tendencias de cambio y utilizar modelos como los de estados y transiciones para interpretarlas.
10. Modificar las medidas de manejo en función de las tendencias observadas.

Estos diez pasos no necesariamente van a estar presentes en todos los planes de monitoreo, pues un plan se debe adaptar a las condiciones del proyecto que se está evaluando y a los recursos técnicos y económicos disponibles. Al igual que el resto del trabajo de restauración, en el monitoreo es deseable que participen las personas de la comunidad. Esto se logra más fácilmente si se involucraron en las otras etapas del trabajo de restauración pues el monitoreo es la oportunidad de apreciar los frutos del esfuerzo realizado pero también de aprender de las situaciones inesperadas que son inevitables en el proceso de recuperación de un ecosistema.

Lecturas recomendadas

- López de Juambelz, R. y A. Cabeza Pérez, 2000. La Vegetación en el Diseño de los Espacios Exteriores. Facultad de Arquitectura, UNAM.
- Morrison, M.L., 2002. Wildlife Restoration: Techniques for habitat analysis and animal monitoring. Island Press. EUA.

Referencias

- Able, K. W., S.M. Hagan y S.A. Brown, 2003. Mechanisms of marsh habitat alteration due to *Phragmites*: response of young-of-the-year mummichog (*Fundulus heteroclitus*) to treatment for *Phragmites* removal. *Estuaries* 26: 484-494.
- Adame Martínez, S., J.L. Oropeza Mota, M.R. Martínez Ménez, V. H. Santoyo Cortés y M.E. Ramírez Guzmán, 2000. Evaluación económica del proyecto de rehabilitación de suelos en la cuenca del río Texcoco. *Agrociencia* 34: 509-521.
- Alexander, S.E., S.H. Schneider y K. Lagerquist, 1997. The interaction of climate and life. En G. C. Daily, ed. *Nature's Services*, pp. 71-92. Island Press, Washington DC.
- Allen, M.F., E.B. Allen y A. Gómez-Pompa, 2005. Effects of Mycorrhizae and Nontarget Organisms on Restoration of a Seasonal Tropical Forest in Quintana Roo, Mexico: Factors Limiting Tree Establishment. *Restoration Ecology* 13: 325-333.
- Allen, M.F., W. Swenson, J.I. Querejeta, L.M. Egerton-Warburton y K.K. Treseder, 2003. Ecology of mycorrhizae: a conceptual framework for complex interactions among plants and fungi. *Annual Review of Phytopathology* 41: 271-303.
- Alvarado-López, S., D. Soriano, N. Velázquez, A. Orozco-Segovia y A. Gamboa-deBuen, 2014. Priming effects on seed germination in *Tecoma stans* (Bignoniaceae) and *Cordia megalantha* (Boraginaceae), two tropical deciduous tree species. *Acta Oecologica* 61: 65-70.
- Álvarez-Aquino, C., L. Barradas-Sánchez, O. Ponce-González y G. Williams-Linera, 2014. Soils seed bank, seed removal, and germination in a seasonally dry tropical forest in Veracruz, México. *Botanical Sciences* 92: 111-121.
- Andrés, P., 1999. Ecological risks of the use of sewage sludge as fertilizer in soil restoration: effects on the soil microarthropod populations. *Land Degradation and Development* 10: 67-77.
- Anzures-Dadda, A., E. Andresen, M.L. Martínez-Vázquez y R.H. Manson, 2011. Howler monkey absence influences tree seedling densities in tropical rainforest fragments in Southern Mexico. *International Journal of Primatology* 32: 634-651.
- Appl, M., 2006. Ammonia. En: *Ullmanns Encyclopedia of Industrial Chemistry*. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co.
- Asselin, H., M.J. Fortin e Y. Bergerson, 2001. Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Quebec boreal forest. *Forest Ecology and Management* 140: 29-37.
- Avendaño-Yáñez, M.L., L.R. Sánchez-Velásquez, J.A. Meave, M.R. Pineda-López, 2014. Is facilitation a promising strategy for cloud forest restoration? *Forest Ecology and Management* 329: 328-333.
- Bacilio, M., J.P. Hernández e Y. Bashan, 2006. Restoration of giant cardon cacti in barren desert soil amended with common compost and inoculated with *Azospirillum brasilense*. *Biology and Fertility of Soils* 43: 112-119.

- Badano, E.I., O.R. Samour-Nieva y J. Flores, 2011. Emulating nurse plants to restore oak forests. *Ecological Engineering* 37: 1244-1248.
- Baker, P.J., J.S. Wilson y R.I. Gara, 2002. Silviculture around the world: past, present, and future trends. UNESCO Encyclopedia of Life Support Systems (<http://www.eolss.net/>).
- Bandura, A., 2001. Social cognitive theory: an agentic perspective. *Annual Review of Psychology* 52: 1-26.
- Barajas-Guzmán M.G., J. Campo y V.L. Barradas, 2006. Soil water, nutrient availability and sapling survival under organic and polyethylene mulch in a seasonally dry tropical forest. *Plant and Soil* 287: 347-357.
- Barbour, M.G., J.H. Burk, W.D. Pitts, F.S. Gilliam y M.W. Schwartz, 1999. *Terrestrial Plant Ecology*. Addison Wesley.
- Bashan, Y., M. Moreno, B.G. Salazar y L. Álvarez, 2013. Restoration and recovery of hurricane-damaged mangroves using the knickpoint retreat effect and tides as dredging tools. *Journal of Environmental Management* 116: 196-203.
- Bengsen, A.J., M.N. Gentle, J.L. Mitchell, H.E. Pearson y G.R. Saunders, 2013. Impacts and management of wild pigs *Sus scrofa* in Australia. *Mammal Review* 44: 135-147.
- Benítez-Rodríguez, L., A. Gamboa-deBuen, M. E. Sánchez-Coronado, S. Alvarado-López, D. Soriano, I. Méndez, S. Vázquez-Santana, J. Carabias-Lillo, A. Mendoza y A. Orozco-Segovia, 2014. Effects of seed burial on germination, protein mobilisation and seedling survival in *Dodonaea viscosa*. *Plant Biology* 16: 732-739.
- Benitez, G., T.P. Pulido-Salas y M. Equihua-Zamora, 2004. Árboles multiusos nativos de Veracruz para reforestación, restauración y plantaciones. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Bertness, M.D. y R. Callaway, 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- Bewley, J.D. y M. Black, 1985. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum Press. EUA.
- Bhojvaid, P.P. y V.R. Timmer, 1998. Soil dynamics in an age sequence of *Prosopis juliflora* planted for sodic soil restoration in India. *Forest Ecology and Management* 106:181-193.
- Blewett, T.J. y G. Cottam, 1984. History of the University of Wisconsin Arboretum prairies. *Transactions of the Wisconsin Academy of Science, Arts and Letters* 72: 130-144.
- Bloomfield, H.E., J.F. Handley y A.D. Bradshaw, 1982. Nutrient deficiencies and the aftercare of reclaimed derelict land. *Journal of Applied Ecology* 19: 151-158.
- Boers, A.M., R.L.D. Veltman y J.B. Zedler, 2007. *Typha* × *glauca* dominance and extended hydroperiod constrain restoration of wetland diversity. *Ecological Engineering* 29: 232-244.
- Bonfil-Sanders, C., I. Cajero-Lázaro y R.Y. Evans, 2008. Germinación de semillas de seis especies de *Bursera* del centro de México. *Agrociencia* 42: 827-834.
- Bonfil, C. y J. Soberón, 1999. *Quercus rugosa* Seedling Dynamics in Relation to Its Re-Introduction in a Disturbed Mexican Landscape. *Applied Vegetation Science* 2: 189-200.
- Bonnieux, F., A. Carpentier y R. Weaver, 1998. Reducing soil contamination: economic incentives and potential benefits. *Agriculture Ecosystems & Environment* 67: 275-288.
- Boyer, C., 2007. Revolución y paternalismo ecológico: Miguel Ángel de Quevedo y la política forestal en México, 1926-1940. *Historia Mexicana* 57 (1): 91-138.
- Bradford, K.J. y J.D. Bewley, 2002. *Seeds: Biology, Technology and Role in Agriculture*. En: *Plants, Genes and Crop Biotechnology*. M.J. Chrispeels y D.E. Sadava (Editores). John and Bartlett, Boston, EUA, pp. 210-239.

- Bradshaw, A. D., 1984. Ecological principles and land reclamation practice. *Landscape Planning* 11: 35-48.
- Bradshaw, A.D., 1987. The reclamation of derelict land and the ecology of ecosystems, pp. 53-74 in W. R. Jordan, M.R. Gilpin y J. D. Aber, eds. *Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Bradshaw, A.D., 1995. Alternative end points for reclamation, pp. 165-186 in J. Cairns, editor. *Rehabilitating damaged ecosystems*. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida, USA.
- Bradshaw, A. D., 1997. Restoration of mined lands using natural processes. *Ecological Engineering* 8: 255-269.
- Bradshaw, A.D., 1983. The reconstruction of Ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 20: 1-17.
- Bradshaw, A.D. y M. J. Chadwick, 1980. *The restoration of land: the ecology and reclamation of derelict and degraded land*. University of California Press. Los Angeles. EUA.
- Brenner, L., 2010. Gobernanza ambiental, actores sociales y conflictos en las Áreas Naturales Protegidas mexicanas. *Revista Mexicana de Sociología* 72: 283-310.
- Brinson, M.M., 1993. Changes in the functioning of wetlands along environmental gradients. *Wetlands* 13: 65-74.
- Brooks, M.L., C.M. D'Antonio, D.M. Richardson, J.B. Grace, J.E. Keeley, J.M. Ditomaso, R.J. Hobbs, M. Pellant y D. Pyke, 2004. Effects of Invasive Alien Plants on Fire Regimes. *Bioscience* 54: 677-688.
- Brown, J.H. y E.J. Heske, 1990. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science*, 250: 1705-1707
- Bruno, J.F., J.J. Stachowicz y M.D. Bertness, 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Bull, L., 2002. Chapter 10: Seed Collection and Propagation of Local Native Plants. En: Kent, K., G. Earl, B. Mullins, I. Lunt y R. Webster (Eds). *Native Vegetation Guide for the Riverina: Notes for Land Managers on its Management and Revegetation*, 412 pp. (Charles Sturt University: Wagga Wagga).
- Burrows, L., E. Cieraad y N. Head, 2015. Scotch broom facilitates indigenous tree and shrub germination and establishment in dryland New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 39: 61-70.
- Bussan, A.J. y W.E. Dyer, 1999. Herbicides and rangeland, pp.116-132 en R.L. Sheley y J.K. Petroff (eds.), *Biology and Management of Noxious Rangeland Weeds*. Corvallis, Oregon State University Press. USA.
- Cairns J., 1991. The status of the theoretical and applied science of restoration ecology. *Environmental Professional*, 13: 186-194.
- Cairns, J., 2003. Ethical issues in ecological restoration. *Ethics in Science and Environmental Politics*. June 2003: 50-31.
- Callicott, J.B., 2002. Choosing appropriate temporal and spatial scales for ecological restoration. *Journal of Biosciences* 27: 409-420.
- Carpenter, S.R., C.E. Kraft, R. Wright, P.A. Soranno y J.R. Hodgson, 1992. Resilience and resistance of a lake phosphorus cycle before and after web manipulation. *The American Naturalist* 140: 781-798.
- Castellanos-Acuña, D., R.A. Lindig-Cisneros, M.A. Silva-Farías y C. Sáenz-Romero, 2014. Provisional altitudinal zoning of *Abies religiosa* in an area near the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Michoacán. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 20: 215-225.
- Castellanos-Castro, C. y C. Bonfil, 2013. Propagation of three *Bursera* species from cuttings. *Botanical Sciences* 91: 217-224.
- Castillo-Argüero, S., Y. Martínez-Orea y G. Barajas-Guzmán, 2014. Establecimiento de tres especies arbóreas en la cuenca del Río Magdalena, México. *Botanical Sciences* 92: 309-317.

- Ceccon, E. y C. Martínez-Garza, 2016. Experiencias mexicanas en la restauración de los ecosistemas. Primera edición. UNAM, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Ceccon, E. y P. Hernández, 2009. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 57: 257-269.
- Cervantes, V., J. Carabias y V. Arriaga, 2008. Evolución de las políticas públicas de restauración ambiental. En: *Capital Natural de México*, vol. III: Políticas Públicas y Perspectivas de Sustentabilidad. CONABIO, México, pp. 155-226.
- Christensen, N.L., A. Bartuska y J. Brown, 1996. The report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management. *Ecological Applications* 6: 665-91.
- Clements, F.E., 1936. Nature and Structure of the Climax. *Journal of Ecology* 24: 252-284.
- Cohen, J. E., 1978. *Food webs and niche space*. Princeton, N.J: Princeton University Press.
- Colas, B., F. Kirchner, M. Riba, I. Olivieri, A. Mignot, E. Imbert, C. Beltrame, D. Carbonell y F. Hélène, 2008. Restoration Demography: A 10-Year Demographic Comparison between Introduced and Natural Populations of Endemic *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Journal of Applied Ecology*, vol. 45: 1468-1476.
- Comisión Forestal del Estado de Michoacán (COFOM), 2002. Informe técnico de ejecución para la instrumentación en el Estado de Michoacán del Programa Nacional de Reforestación PRONARE. COFOM, Morelia, Michoacán, México. 8 mayo 2002. 14 p.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199 (4335): 1302-10.
- Connor, E.F. y D. Simberloff, 1979. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? *Ecology* 60: 1132-1140.
- Conzatti, C., 1914. La repoblación arbórea del Valle de Oaxaca. Secretaría de Fomento, Dirección General de Agricultura, México. *Bol. Est. Agr. Exp. Oaxaca* 1:13-13.
- Cornelissen, J.H.C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D.E. Gurvich, P.B. Reich, H. ter Steege, H.D. Morgan, M.G.A. van der Heijden, J.G. Pausas y H. Poorter, 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cortés-Flores, J., E. Andresen, G. Cornejo-Tenorio, G. Ibarra-Manríquez, 2013. Fruiting phenology of seed dispersal syndromes in a Mexican Neotropical temperate forest. *Forest Ecology and Management* 289: 445-454.
- Cotler, H., S. Cram, S. Martínez-Trinidad y V. Bunge, 2015. Evaluación de prácticas de conservación de suelos forestales en México: caso de las zanjas trincheras. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM, México*.
- Cottam, G. y H.C. Wilson, 1966. Community dynamics on an artificial prairie. *Ecology* 47: 88-96.
- Cowell, C.M., 1993. Ecological restoration and environmental ethics. *Environmental Ethics* 15:19-31.
- Cowles, H.C., 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette* 27: 95-117, 167-202, 281-307, 361-391.
- Cruickshank García, G., 1994. Proyecto Lago de Texcoco; rescate hidroecológico. Gerencia Regional de Aguas del Valle de México.
- Curtis, J.T., 1956. The modification of mid-latitude grasslands and forests by man, pp. 721-736 in W.L.J. Thomas, editor. *Man's role in changing the face of the earth*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Curtis, J.T., y M.L. Patch, 1948. Effect of fire on the competition between blue grass and certain prairie plants. *The American Midland Naturalist* 39: 437-433.

- D'Antonio, C.M. y M. Thomsen, 2004. Ecological Resistance in Theory and Practice. *Weed Technology* 18: 1572-1577.
- Daily, G. y S. Dasgupta, 2001. Concept of Ecosystem Services. *Encyclopedia of Biodiversity*, Vol. 2. Academic Press. EUA.
- Dancer, W.S., J.F. Handley, y A.D. Bradshaw, 1977. Nitrogen accumulation in kaolin mining wastes in Cornwall. II. Forage legumes. *Plant and Soil*, 48: 303-14.
- De la Peña-Domené, M., C. Martínez-Garza y H.F. Howe, 2013. Early recruitment dynamics in tropical restoration. *Ecological Applications*, 23: 1124-1134.
- De la Torre, Y., 1971. *Volcanes de México*. Editorial Aguilar. México.
- De Souza Gomes Guarino, E. y A. Scariot, 2014. Direct seeding of dry forest tree species in abandoned pastures: effects of grass canopy and seed burial on germination. *Ecological Research* 29: 473-482.
- De Steven, D., 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72: 1076-1088.
- De la Rosa-Mera, C.J. y A. Monroy-Ata, 2006. Mosaicos de vegetación para la restauración ecológica en una zona semiárida. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 9 (2): 96-100.
- Denevan W. M., 2011. The pristine myth revisited. *The Geographical Review* 101: 576-591.
- Denslow, J.S. y C.M. D'Antonio, 2005. After biocontrol: Assessing indirect effects of insect releases. *Biological Control* 35: 307-318.
- Dhillion, S.S., M. Aguilar-Støen y S.L. Camargo-Ricalde, 2004. Integrative ecological restoration and the involvement of local communities in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Environmental Conservation* 31: 1-3.
- Diamond, J.M., 1975. Assembly of species communities. En *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody and J.M. Diamond, eds.). Belknap Press, Cambridge, EUA. pp. 342-444.
- Diemont S.A.W., J.F. Martin, S.I. Levy-Tacher, R.B. Nigh, P. Ramírez-López y J.D. Golicher, 2006. Lacandon Maya forest management: Restoration of soil fertility using native tree species. *Ecological Engineering* 28: 205-212.
- DiTomaso, J.M., 2000. Invasive weeds in rangelands: Species, impacts, and management. *Weed Science* 48: 255-265.
- Dobson, A.P., A.D. Bradshaw y A.J.M. Baker, 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 277: 515-521.
- Dodd A.P., 1940. The biological campaign against prickly pear. *Commonwealth Prickly Pear Board Bulletin*, Brisbane, Australia.
- Doherty, J. M. y J.B. Zedler, 2015. Increasing substrate heterogeneity as a bet-hedging strategy for restoring wetland vegetation. *Restoration Ecology* 23: 15-25.
- Douterlungne, D., S.I. Levy-Tacher, D.J. Golicher y F.R. Dañobeytia, 2010. Applying indigenous knowledge to the restoration of degraded tropical rain forest clearings dominated by bracken fern. *Restoration Ecology* 8: 322-329.
- Dresp, B., 2006. Restoring is Believing. *Ecological Engineering* 28: 11-13.
- Durán-Altisent, J.M. y N. Retamal-Parra, 1998. Acondicionamiento mátrico y osmótico de semillas hortícolas. *Agricultura: Revista Agropecuaria* 787: 156-160.
- Egler, F.E., 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Vegetatio* 4: 412-417.
- Ehleringer, J.R. y D.R. Sandquist, 2006. Ecophysiological Constraints on Plant Responses in a Restoration Setting. En: Falk, D.A., M.A. Palmer y J.B. Zedler (editores). *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press. EUA.
- Ehrlich, P.R. y H.M. Mooney, 1983. Extinction, substitution and ecosystem services. *BioScience*, 33: 248-254.

- Elliot, R., 1994. Ecology and the Ethics of Environmental Restoration. *Philosophy*: 31-43.
- Elliot, R., 1997. *Faking Nature: The Ethics of Environmental Restoration*. Routledge. New York. EUA.
- Elton, C., 1927. *Animal Ecology*, Sedgwick and Jackson. Londres, Inglaterra.
- Estrada, A., 2014. Reintroduction of the scarlet macaw (*Ara macao cyanoptera*) in the tropical rainforests of Palenque, Mexico: project design and first year progress. *Tropical Conservation Science* 7: 342-364.
- Evans, R.D., A. Koyama, D.L. Sonderegger, T.N. Charlet, B.A. Newinghazm, L.F. Fenstermaker, B. Harlow, V.L. Jin, K. Ogle, D.D. Smith y R.S. Nowak, 2014. Greater ecosystem carbon in the Mojave Desert after ten years exposure to elevated CO₂. *Nature Climate Change* 4: 394-397.
- Ezcurra, E., 1990. De las chinampas a la megalópolis; el medio ambiente en la cuenca de México. Colección La ciencia desde México. FCE. México.
- Falk D.A., C.M. Richards, A.M. Montalvo y E.E. Knapp, 2006. Population and Ecological Genetics in Restoration Ecology. En: D.A. Falk, M.A. Palmer, y J.B. Zedler (Editores). *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press. EUA.
- FAO, 2000. Manual de prácticas integradas de manejo y conservación de suelos. Boletín de Tierras y Aguas de la Fao núm. 8. Roma, Italia.
- FAO, 2004. Preliminary review of biotechnology in forestry, including genetic modification. Forest Genetic Resources Working Paper FGR/59E. Forest Resources Development Service, Forest Resources Division. Rome, Italy.
- FAO, 2009. Guía para la Descripción de Suelos. Cuarta Edición. Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- Figueredo, C.J., A. Casas, P. Colunga-GarcíaMarín, J.M. Nassar y A. González-Rodríguez, 2014. Morphological variation, management and domestication of “maguey alto” (*Agave inaequidens*) and “maguey manso” (*A. hookeri*) in Michoacán, México. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 10: 66. <http://www.ethnobiomed.com/content/10/1/66>.
- Filazzola, A. y C.J. Lortie, 2014. A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1335-1345.
- Fischbein, D. y J.C. Corley, 2015. Classical Biological control of an invasive forest pest: a world perspective of the management of *Sirex noctilio* using the parasitoid *Ibalia leucospoides* (Hymenoptera: Ibalidae). *Bulletin of Entomological Research* 105: 1-12.
- Flores Olvera, H. y H. Ochoterera-Booth, 1991. José Ramírez (1852-1904) Vida y Obra. Cuadernos 11. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Flores-Verdugo, F., P. Moreno Casasola, C.M. Agraz Hernández, H. López-Rosas, D. Benítez-Pardo y A.C. Travieso-Bello, 2007. La topografía y el hidroperíodo: dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80 (supl.): 33-47.
- Foin, T.C., E.J. García, R.E. Gill, S.D. Culberson, y J.N. Collins, 1997. Recovery strategies for the California clapper rail (*Rallus longirostris obsoletus*) in the heavily-urbanized San Francisco estuarine ecosystem. *Landscape and Urban Planning* 38: 229-243.
- Fuentealba, B. y M. Martínez Ramos, 2014. Transplanting native tree seedlings to enrich tropical live fences: an ecological and socio-economic analysis. *Agroforestry Systems* 88: 221-236.
- Fukuoka, M., 1992. *The One-Straw Revolution: An Introduction to Natural Farming*. Other India Press Mapusa, Goa, India.
- Gárate-Díaz, M.H., 2010. Técnicas de Propagación por Estacas. Tesis. Univ. Nacional de Ucayali, Perú.
- García-Frapolli, E. y R. Lindig-Cisneros, 2011. Barreras e incentivos económicos para la restauración de la biodiversidad. *Acta Biológica Colombiana* 16: 269-280.
- García-Orth, X. y M. Martínez-Ramos, 2011. Isolated Trees and Grass Removal Improve Performance of

- Transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) Saplings in Tropical Pastures. *Restoration Ecology* 19: 24-34.
- Gelviz-Gelvez, S.M., N.P. Pavón, P. Iloldi-Rangel y C. Ballesteros-Barrera, 2015. Ecological niche modeling under climate change to select shrubs for ecological restoration in Central Mexico. *Ecological Engineering* 74: 302-309.
- Gilpin, M.E. y M.E. Soulé, 1986. Minimum viable population: Processes of species extinction. En: M.E. Soulé (editor). *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer. USA.
- Glaser, M., G. Krause, B. Ratter y M. Welp, 2008. Human-Nature-Interaction in the Anthropocene. Potential of Social-Ecological Systems Analysis. *Ecological Perspectives for Science and Society* 17: 77-80.
- Gleason, H.A., 1926. Further views on the succession concept. *Ecology* 8: 299-326.
- Gleason, H.A., 1939. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J.M. Gómez, J.A. Hódar, J. Castro y E. Baraza, 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- Gomez-Pompa, A. y A. Kaus, 1992. Taming the wilderness myth. *Bioscience* 42: 271-279.
- Gómez-Romero, M., R. Lindig-Cisneros y S. Galindo-Vallejo, 2006. Effect of tephra depth on vegetation development in areas affected by volcanism. *Plant Ecology* 183: 207-213.
- Gómez-Ruiz P. A., R. Lindig-Cisneros y O. Vargas-Ríos, 2013. Facilitation among plants: a strategy for the ecological restoration of the high-andean forest (Bogotá, Colombia). *Ecological Engineering* 57: 267-275.
- Govindaraju, D.R., 1990. Gene flow, spatial patterns and seed collection zones. *Forest Ecology and Management* 35: 291-302.
- Gowik, U., P. Westhoff, 2011. The Path from C 3 to C 4 Photosynthesis. *Plant Physiology* 155: 56-63.
- Greig-Smith, P., 1952. The Use of Random and Contiguous Quadrats in the Study of the Structure of Plant Communities. *Annals of Botany* 16: 293-316.
- Greig-Smith, P., 1979. Pattern in Vegetation. *Journal of Ecology* 67: 755-779.
- Greig-Smith, P. y K. A. Kershaw, 1958. The significance of pattern in vegetation. *Vegetatio* 8: 189-192.
- Grese, R.E., 1999. Restoration ecology and sustainable development. *Society & Natural Resources* 12: 706-708.
- Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- Gross, M. y H. Hofmann-Riem, 2005. Ecological restoration as a real-world experiment; designing robust implementation strategies in an urban environment. *Public Understanding of Science* 14: 269-284.
- Grossmann, W. D., 2000. Realising sustainable development with the information society - the holistic Double Gain-Link approach. *Landscape and Urban Planning* 50: 179-193.
- Gurría-Lacroix J., 1978. El Desagüe del Valle de México Durante la Época Novohispana. UNAM. Instituto de Investigaciones Históricas. Cuadernos: Serie Histórica.
- Hansen, M.M (edit.), 1996. *Handbook of Western Reclamation Techniques*. Office of Surface Mining Reclamation and Enforcement. Denver, Colorado, EUA.
- Hardy, G.H., 1908. Mendelian proportions in a mixed population. *Science*, 28: 49-50.
- Harper, J.L., J.T. Williams y G.R. Sagar, 1965. The behaviour of seeds in soil: I The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *The Journal of Ecology* 53: 273-286.
- Hernández-Ladrón de Guevara, I., O.R. Rojas-Soto, F. López-Barrera, F. Puebla-Olivares y C. Díaz-Castelazo, 2012. Dispersión de semillas por aves en un paisaje de bosque mesófilo en el centro de Vera-

- cruz, México: Su papel en la restauración pasiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 85: 89-100.
- Herrick, J.E., G.E. Schuman y A. Rango, 2006. Monitoring ecological processes for restoration projects. *Journal for Nature Conservation* 14: 161-171.
- Hewitt N., N. Klenk, A.L. Smith, D.R. Bazely, N. Yan, S. Wood, J.I. MacLellan, C. Lipsig-Mumme e I. Henriques, 2011. Taking stock of the assisted migration debate. *Biological Conservation* 144: 2560-2572.
- Hinke, N., 2000. La llegada del Eucalipto a México. *Ciencias* 58: 60-62.
- Hobbs, R. J. y D. A. Norton, 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* 4: 93-110.
- Hochstrasser T., J.D.A. Millington, V.P. Papanastasis, A.J. Parsons, P.P. Roggero, R.E. Brazier, J. Estrany, A. Farina y A. Puttock, 2014. The Study of Land Degradation in Drylands: State of the Art. En: *Patterns of Land Degradation in Drylands: Understanding Self-Organised Ecogeomorphic Systems*. E.N. Mueller, J. Wainwright, A.J. Parsons, L. Turnbull, editores. Springer. Dordrecht.
- Hodde, M.S., 2004. Restoring Balance: Using Exotic Species to Control Invasive Exotic Species. *Conservation Biology* 18: 38-49.
- Hoffmann, L.A., E.F. Redente y L.C. McEwen, 1995. Effects of Selective Seed Predation by Rodents on Shortgrass Establishment. *Ecological Applications* 5: 200-208.
- Holl K. y E. Quiros-Nietzen, 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* 87: 391-395.
- Holl, K.D. y R.B. Howarth, 2000. Paying for restoration. *Restoration Ecology* 8: 260-267.
- Holling, C.S., 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.
- Howe H.F, J.S. Brown y B. Zorn-Arnold, 2002. A rodent plague on prairie diversity. *Ecology Letters* 5: 30-36.
- Howe, H.F. y J.S. Brown, 2001. The ghost of granivory past. *Ecological Letters* 4: 371-378.
- Howe, H.F. y C. Martínez-Garza, 2014. Restoration as experiment. *Botanical Sciences* 92: 459-468.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.
- Ibewiro, B., N. Sanginga *et al.*, 2000. Evaluation of symbiotic dinitrogen inputs of herbaceous legumes into tropical cover-crop systems. *Biology and Fertility of Soils* 32 (3): 234-242.
- IPCC, 2013. Resumen para responsables de políticas. En: *Cambio Climático 2013: Bases físicas. Contribución del Grupo de trabajo I al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático* en Stocker, T.F., D. Qin, G.K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex y P.M. Midgley (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, EUA.
- IUCN/SSC, 2013. Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. Gland, Switzerland: IUCN Species Survival Commission, viiii + 57 pp.
- Jaramillo-López, P.F., M.I. Ramírez y D.R. Pérez-Salícru, 2015. Impacts of Bokashi on survival and growth rates of *Pinus pseudostrubus* in community reforestation projects. *Journal of Environmental Management* 150: 48-56.
- Ji, W., 2009. A review of the potential of fertility control to manage brushtail possums in New Zealand. *Human-Wildlife Conflicts* 3: 20-29.
- Jiménez, J., E. Jurado, O. Aguirre y E. Estrada, 2005. Effect of Grazing on Restoration of Endemic Dwarf Pine (*Pinus culminicola* Andresen et Beaman) Populations in Northeastern Mexico. *Restoration Ecology* 13: 103-107.

- Joern, B.C., y S.L. Brichford, 2015. Calculating Manure and Manure Nutrient Application Rates. Agronomy Guide. Purdue University Cooperative Extension Service. <https://www.extension.purdue.edu/extmedia/AY/AY-277.html>
- Johnson, G.R., F.C. Sorensen, J.B. St. Clair, y R.C. Cronn, 2004. Pacific Northwest forest tree seed zones: A template for native plants? *Native Plants Journal* 5: 131-140.
- Jones, L.C., S. Schwinning y T.C. Esque, 2014. Seedling Ecology and Restoration of Blackbrush (*Coleogyne ramosissima*) in the Mojave Desert, United States. *Restoration Ecology* 22: 692-700.
- Jordan W.R. y G.M. Lubick, 2011. Making nature whole: a history of ecological restoration. Island Press. Washington D.C. EUA.
- Jordan, W. R., 1984. Our first 50 years: the University of Wisconsin-Madison Arboretum 1934-1984. <http://digoColl.library.wisc.edu/cgi-bin/EcoNatRes/EcoNatRes-idx?id=EcoNatRes.ArbFirstYrs>. Consultado el 7 de octubre 2014.
- Jordan, W.R., M.E. Gilpin y J.D. Aber, 1987. *Restoration Ecology: a Synthetic Approach to Ecological Research*. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Jurado, E., J. Flores, A.G. Endress, M. Flores, E. Estrada y M. Pando, 2006. Seed Removal Rates Under Isolated Trees and Continuous Vegetation in Semi-arid Thornscurb. *Restoration Ecology* 14: 204-209.
- Katz, E., 1992. The Big Lie: Human Restoration of Nature'. *Research in Philosophy and Technology* 12: 231-241.
- Katz, E., 1993. Artifacts and Functions - a Note on the Value of Nature. *Environmental Values* 2: 223-232.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Keenan, R., D. Lamb, O. Woldring, T. Irvine y R. Jensen, 1997. Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in Northern Australia. *Forest Ecology and Management* 99: 117-131.
- Kidd, P.S., C. Becerra-Castro, M. García-Lestón y C. Monterroso, 2007. Aplicación de plantas hiperacumuladoras de níquel en la fitoextracción natural: el género *Alyssum* L. *Ecosistemas* 16: 26-43.
- Kindlmann, P. y F Burel, 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology* 23: 879-890.
- Knapp, E.E. y K.J. Rice, 1994. Starting from seed: General issues in using native grasses for restoration. *Restoration and Management Notes* 12: 40-45.
- Kolar, C.S. y D.M. Lodge, 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 199-204.
- Krebs, C.J., 2009. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Benjamin Cummings, EUA.
- Krohn, W. y P. Weingart, 1987. Nuclear power as a social experiment – European political “Fall out” from the Chernobyl “meltdown”. *Science, Technology and Human Values* 12: 52-58.
- Krumbein W.E. y B. Dyer, 1985. This planet is alive: weathering and biology, a multi-faceted problem. En: Drever J.I. (ed.) *The chemistry of weathering*, vol 149. Reidel, Dordrecht, pp. 143-160.
- Lacy, R.C., 1994. Managing genetic diversity in captive populations of animals. En: Bowles, M.L. y C.J. Whelan (editores). *Restoration of Endangered Species: Conceptual Issues, Planning, and Implementation*. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Lake, J.C. y M.R. Leishman, 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117: 215-226.
- Landé, R. y G.F. Barrowclough, 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. En: M.E. Soulé (editor). *Viable Populations*. Cambridge University Press.
- Landeros-Márquez, O., R. Trejo-Calzada, M. Revelles-Hernández, R.D. Valdez-Cepeda, J.G. Arre-

- ola-Ávila, A. Pedroza-Sandoval y J. Ruíz-Torres, 2011. Uso potencial del huizache (*Acacia farnesiana* L. Will) en la fitorremediación de suelos contaminados con plomo. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17: 11-20.
- Lathrop, R.C., B.M. Johnson, T.B. Johnson, M.T. Vogensang, S.R. Carpenter, T.R. Hrabik, J.F. Kitchell, J.J. Magnuson, L.G. Rudstam y R.S. Stewart, 2002. Stocking piscivores to improve fishing and water clarity: a synthesis of the Lake Mendota biomanipulation project. *Freshwater Biology* 47: 2410-2424.
- Law, R. y R.D. Morton, 1996. Permanence and the Assembly of Ecological Communities. *Ecology* 77: 762-775.
- Lawton, J.H. y P.H. Warren, 1988. Static and dynamic explanations for patterns in food webs. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 242-245.
- Ledig, F.T., G.E. Rehfeldt, C. Sáenz-Romero y C. Flores-López, 2010. Projections of suitable habitat for rare species under global warming scenarios. *American Journal of Botany* 97(6): 970-987.
- Ledig, F.T., J.G. Clark, y A.P. Drew, 1977. The effect of temperature treatment on photosynthesis of pitch pine from northern and southern latitudes. *Botanical Gazette* 138: 7-12.
- Leslie, P.H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- Levin, S.A., 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943-1967.
- Liao B.H. y X.H. Wang, 2010. Plant functional group classifications and a generalized hierarchical framework of plant functional traits. *African Journal of Biotechnology* 9: 9208-9213.
- Lins Neto, E.M.F., N. Peroni, A. Casas, F. Parra, X. Aguirre, S. Guillén y U.P. Albuquerque, 2014. Brazilian and Mexican experiences in the study of incipient domestication. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 10: 33. <http://www.ethnobiomed.com/content/10/1/33>
- Llerena, V., 1994. Massive propagation of halophytes (*Distichlis spicata* and *Tamarix* spp.) on the highly saline-alkaline soils in the ex-Lake Texcoco, Mexico. En: Squires, V. y A. Ayoub (eds.). *Halophytes as a resource for livestock and for rehabilitation of degraded lands*. Springer Netherlands.
- López-Martínez, R. y J.L. Oropeza-Mota, 2009. Presas de gaviones. SAGARPA. Subsecretaría de Desarrollo Rural. <http://www.sagarpa.gob.mx/desarrolloRural/Documents/fichasCOUSSA/10PresasdeGaviones.pdf>
- Lotka, A.J., 1932. The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 22: 461-469.
- Louda, S.M y P. Stiling, 2004. The Double-Edged Sword of Biological Control in Conservation and Restoration. *Conservation Biology* 18: 50-53.
- Lozano-Vilano, M.L., A.J. Contreras-Balderas y M.E. García-Ramírez, 2006. Eradication of spotted jewelfish, *Hemichromis guttatus*, from Poza San José del Anteojo, Cuatro Ciénegas Bolsón, Coahuila, México. *The Southwestern Naturalist* 51: 553-555.
- Lugo, A.E., 1997. The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. *Forestry Ecology and Management* 99: 9-19.
- Luna-Suárez, S., J.T. Frías-Hernández, V. Olalde-Portugal y L. Dendooven, 2000. Catclaw (*Mimosa bucinifera*): a pest or a means to restore soil fertility in heavily eroded soil from the central highlands of Mexico? *Biology and Fertility of Soils* 32: 109-113.
- Ma, T., C. Zhou y T. Pei, 2012. Simulating and estimating tempo-spatial patterns in global human appropriation of net primary production (HANPP): A consumption-based approach. *Ecological Indicators* 23: 660-667.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

- Magnuson, J.J., H.A. Regier, W.J. Christie y W.C. Sonzogni, 1980. To rehabilitate and restore Great Lakes Ecosystems. En: J. Cairns (editor). *The Recovery Process in Damaged Ecosystems*. Ann Arbor Science. EUA.
- Maher, N.M., 2002. A new deal body politic - Landscape, labor, and the civilian conservation corps. *Environmental History* 7: 435-461.
- Manahan, S.E., 2000. *Environmental Chemistry*. CRC Press LLC. EUA.
- Marrero-Coto, J., I. Amores-Sánchez y O. Coto-Pérez, 2012. Fitorremediación, una tecnología que involucra a plantas y microorganismos en el saneamiento ambiental. *ICIDCA* 46: 52-61.
- Mars, R.H. y Bradshaw, A.D., 1982. Nitrogen accumulation, cycling and the reclamation of china clay wastes. *Journal of Environmental Management* 15: 139-157.
- Marshall, R., 1930. The Problem of the Wilderness. *The Scientific Monthly* 30: 141-148.
- Martínez-Garza, C., F. Bongers y L. Poorter, 2013a. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures. *Forest Ecology and Management* 303: 35-45.
- Martínez-Garza, C., W. Tobon, J. Campo y H.F. Howe, 2013b. Drought mortality of tree seedlings in an eroded tropical pasture. *Land Degradation and Development* 24: 287-295.
- Martínez-Pérez G., A. Orozco-Segovia y C. Martorell, 2006. Efectividad de algunos tratamientos pregerminativos para ocho especies leñosas de la Mixteca Alta Oaxaqueña con características relevantes para la restauración. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79: 9-20.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Ort, 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80: 69-84.
- Maschinski, J., 2006. Implications of Population Dynamic and Metapopulation Theory for Restoration. En: Falk, D.A., M.A. Palmer y J.B. Zedler (eds.). *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press, EUA.
- Masera, O.R., 1995. Carbon mitigation scenarios for Mexican forests: methodological considerations and results. *Interciencia* 20: 388-395.
- May, R.M., 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269: 471-477.
- McHenry, W.B. y A.H. Murphy, 1985. Weed management of California rangeland. En Kurtz E.A. y F.O. Colbert (eds.). *Principles of Weed Control in California*. Fresno, California. Thomson Publishing, pp. 413-423.
- McLachlan J., J.J. Hellmann y M.W. Schwartz, 2007. A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation Biology* 21(2): 297-302.
- McQuillan, A.G., 1998. Defending the ethics of ecological restoration. *Journal of Forestry* 96: 27-31.
- Meagher, R.B., 2000. Phytoremediation of toxic elemental and organic pollutants. *Current Opinion in Plant Biology* 3:153-162.
- Medellin, R.A. y O. Gaona, 1999. Seed Dispersal by Bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 3: 478-485.
- Meli, P., M. Martínez-Ramos, J.M. Rey-Benayas y J. Carabias, 2014. Combining ecological, social and technical criteria to select species for forest restoration. *Applied Vegetation Science* 17: 744-753.
- Mendoza-Hernández, P.E., A. Orozco-Segovia, J.A. Meave, T. Valverde y M. Martínez-Ramos, 2013. Vegetation recovery and plant facilitation in a human-disturbed lava field in a megacity: searching tools for ecosystem restoration. *Plant Ecology* 214: 153-167.
- Meyer, S.T., C. Koch y W.W. Weisser, 2015. Towards a standardized Rapid Ecosystem Function Assessment (REFA). *Trends in Ecology and Evolution* 30: 390-397.

- Miceli-Méndez, C.L., B.G. Ferguson y N. Ramírez-Marcial, 2008. Seed Dispersal by Cattle: Natural History and Applications to Neotropical Forest Restoration and Agroforestry. En: R.W. Myster (editor). Post-Agricultural Succession in the Neotropics. Springer, EUA.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005a. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005b. Nutrient cycling. World Resources Institute, Washington, DC.
- Mitsch, W.J. y S.E. Jorgensen, 2003. Ecological engineering: a field whose time has come. *Ecological Engineering* 20: 363-377.
- Montes-Hernández, B. y F. López-Barrera, 2013. Seedling establishment of *Quercus insignis*: A critically endangered oak tree species in southern Mexico. *Forest Ecology and Management* 310: 927-934.
- Morrison, M.L., 2002. Wildlife Restoration. Techniques for habitat analysis and animal monitoring. Island Press. EUA.
- Morse, N.B., P. A. Pellissier, E.N. Cianciola, R.L. Breton, M.M. Sullivan, N.K. Shonka, T.B. Wheeler y W.H. McDowell, 2014. Novel ecosystems in the Anthropocene: a revision of the novel ecosystem concept for pragmatic applications. *Ecology and Society* 19(2): 12.
<http://dx.doi.org/10.5751/ES-06192-190212>.
- Muñiz-Castro, M.A., G. Williams-Linera y J.M. Rey Benayas, 2006. Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 22: 431-440.
- Murcia, C., J. Aronson, G.H. Kattan, D. Moreno-Mateos, K. Dixon y D. Simberloff, 2014. A critique of the "novel ecosystem" concept. *Trends in Ecology and Evolution* 29: 548-553.
- Nagler, P.L., O. Hinojosa-Huerta, E.P. Glenn, J. García-Hernández, R. Romo, C. Curtis, A.R. Huete y S.G. Nelson, 2005. Regeneration of Native Trees in the Presence of Invasive Saltcedar in the Colorado River Delta, Mexico. *Conservation Biology* 6: 1842-1852.
- National Research Council, 1992. Restoration of aquatic ecosystems. National Academies Press, Washington, District of Columbia, USA.
- Naveh, Z., 2005. Towards a transdisciplinary science of ecological and cultural landscape restoration. *Restoration Ecology* 13: 228-234.
- Newton, A.C., R.F. del Castillo, C. Echeverría, D. Geneletti, M. González-Espinosa, L.R. Malizia, A.C. Premoli, J.M. Rey Benayas, C. Smith-Ramírez y G. Williams-Linera, 2012. Forest Landscape Restoration in the Drylands of Latin America. *Ecology and Society* 17 (1): 21.
- Nicasio-Arzeta, S., M.E. Sánchez-Coronado, A. Orozco-Segovia y A. Gamboa-deBuen, 2011. Efecto del preacondicionamiento y el sustrato salino en la germinación y el crecimiento de plántulas de maíz, (*Zea mays*) raza Chalqueño. *Agrociencia* 45: 195-205.
- Nilsen, E.T. y D.M. Orcutt. 1996. The Physiology of Plants under Stress. Vol. I: Abiotic Factors. John Wiley & Sons, Inc., New York, EUA.
- Nuzzo, V.A. y E.A. Howell, 1990. Natural area restoration planning. *Natural Areas Journal*, v. 10, núm. 4, pp. 201-209.
- Oades, J.M., 1993. The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *Geoderma* 56: 377-400.
- Olvera-Morelas, D., S. Castillo-Argüero, P. Guadarrama, J. Ramos-Zapata, J. Álvarez-Sánchez y L. Hernández-Cuevas, 2011. Establecimiento de plántulas de *Quercus rugosa* Née inoculados con hongos micorrizógenos arbusculares en un bosque templado de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 89: 115-121.
- Ormerod, S. J., 2003. Restoration in applied ecology. *Journal of Applied Ecology* 40: 44-50.
- Orozco-Segovia, A., M.E. Sánchez-Coronado, J.A. Martínez-Villegas, L.V. Pedrero-López, A. Becerra

- Vázquez, A. Rosete-Rodríguez y H. Peraza-Villareal, 2014. Ecofisiología de semillas de plantas tropicales: el acondicionamiento mátrico, una herramienta útil para germinar especies nativas útiles para la restauración y conservación de especies. XI Congreso Latinoamericano de Botánica. Brasil.
- Packard, S. y C.F. Mutel, 2005. The Tallgrass Restoration Handbook: For Prairies, Savannas, and Woodlands (The Science and Practice of Ecological Restoration Series). Island Press. Washington D.C. USA.
- Padilla, F.M. y F.I. Pugnaire, 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2006 4: 196-202.
- Paine, R.T., 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667-685.
- Palmer M.A., R.F. Ambrose y N. LeRoy-Poff, 1997. Ecological Theory and Community Restoration Ecology. *Restoration Ecology* 5: 291-300.
- Parks, P. J., D.O. Hall, B. Kristrom, O.R. Maser, R.J. Moulton, A.J. Plantinga, J.N. Swisher, y J.K. Winjum, 1997. An economic approach to planting trees for carbon storage. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 27: S9-S21.
- Parrota, J.A., J.W. Turnbull y N. Jones, 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forestry Ecology and Management* 99: 1-7.
- Pedraza, R.A. y G. Williams-Linera, 2003. Evaluation of native tree species for the rehabilitation of deforested areas in a Mexican cloud forest. *New Forests* 26: 83-99.
- Pérez-Talavera, V.M., 2014. El Día del Árbol durante el período porfirista en Michoacán 1891-1910. *Boletín de Antropología Universidad de Antioquia* 29 (48): 119-143.
- Pfadenhauer, J., 2001. Some remarks on the socio-cultural background of restoration ecology. *Restoration Ecology* 9: 220-229.
- Pickett S.T.A., 1980 Non-equilibrium coexistence of plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 238-248.
- Pilon-Smits E.A.H. y J.L. Freeman, 2006. Environmental cleanup using plants: biotechnological advances and ecological considerations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 203-210.
- Poiani, K.A., J.V. Baumgartner, S.C. Buttrick, S.L. Green, E. Hopkins, G.D. Ivey, K.P. Seaton, y R.D. Sutte, 1998. A scale-independent, site conservation planning framework in The Nature Conservancy. *Landscape and Urban Planning* 43: 143-156.
- Quinn, J.A., 1978. Plant ecotypes: ecological or evolutionary units? *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 105: 58-64.
- Ramírez Trejo, M.R., B. Pérez-García, D.R. Pérez-Salícru y A. Orozco-Segovia, 2010. Effect of fire on the germination of spores of *Pteridium caudatum*, an invasive fern. *Journal of Tropical Ecology* 26: 457-465.
- Rehfeldt, G.E., N.M. Tchebakova, Y.I. Parfenova, W.R. Wykoff, N.A. Kuzmina y L.I. Milyutin, 2002. Intra-specific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology* 8: 912-929
- Reid, A.M., L. Morin, P.O. Downey, K. French y J.G. Virtue, 2009. Does invasive plant management aid the restoration of natural ecosystems? *Biological Conservation* 142: 2342-2349.
- Richardson D.M., J.J. Hellman, J.S. McLachlan, D.F. Sax, M.W. Schwartz, P. González, E.J. Breenman, A. Camacho, T.L. Root, O.E. Sala, S.H. Schneider, D.M. Ashe, J. Rappaport-Clark, R. Early, J.R. Ettersson, E.D. Filder, J.L. Gill, B.A. Minter, S. Polasky, H. Safford, A.R. Thompson y M. Vellend, 2009. Multidimensional evaluation of managed relocation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 9721-9724.
- Riedel-Lehrke, M., 1997. Biomanipulation: Food Web Management of Lake Ecosystems. *Restoration and Reclamation Review*. 2: 1-5.
- Rikoon, J.S., 2006. Wild horses and the political ecology of nature restoration in the Missouri Ozarks. *Geoforum* 37: 200-211.

- Rinella, M.J.R., B.D. Maxwell, P.K. Fay, T. Weaver y R.L. Sheley, 2009. Control effort exacerbates invasive-species problem. *Ecological Applications* 19: 155-162.
- Rojstaczer, S., S.M. Stirling y N.J. Moore, 2001. Human appropriation of photosynthesis products. *Science* 294: 2549-2552.
- Román-Dañobeytia, F.J., J. Castellanos-Albores, S.I. Levy-Tacher, J. Aronson, N. Ramírez-Marcial y R. Ribeiro Rodrigues, 2012b. Responses of transplanted native tree species to invasive alien grass removals in an abandoned cattle pasture in the Lacandon region, Mexico. *Tropical Conservation Science* 5: 192-207.
- Román-Dañobeytia, F.J., S.I. Levy-Tacher, J. Aronson, R. Ribeiro Rodrigues y J. Castellanos-Albores, 2012a. Testing the Performance of Fourteen Native Tropical Tree Species in Two Abandoned Pastures of the Lacandon Rainforest Region of Chiapas, Mexico. *Restoration Ecology* 20: 378-386.
- Rosenberg D.K., B.R. Noon, E.C. Meslow, 1997. Biological corridors: form, function, and efficacy. *Bioscience* 47: 677-687.
- Sáenz-Romero, C. y R. Lindig-Cisneros, 2004. Evaluación y propuestas para el programa de reforestación en Michoacán. *Ciencia Nicolaita* 37: 107-122.
- Sáenz-Romero, C., G.E. Rehfeldt, N.L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu y B.A. Richardson, 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102: 595-623.
- Sánchez-Coronado, M.E., R. Coates, L. Castro-Colina, A. Gamboa de Buen, J. Páez-Valencia, V.L. Barradas, P. Huante, A. Orozco-Segovia, 2007. Improving seed germination and seedling growth of *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae) for restoration projects in tropical rain forests. *Forest Ecology and Management* 243: 144-155.
- Sarr, D., K. Puettmann, R. Pabst, M. Cornett y L. Arguello, 2004. Restoration Ecology: new perspectives and opportunities for forestry. *Journal of Forestry* 102: 20-24.
- Sarukhan, J., 1980. Demographic problems in a tropical system. In *Demography and Evolution in Plant Populations* (Solbrig O.T. ed.), pp. 161-88. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Scheffer, M., S. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke y B. Walker, 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596.
- Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP), 2000. Informe Final Michoacán (Informe de la evaluación de las reforestaciones realizadas en 1999 en Michoacán). Reporte. México D.F., SEMARNAP, 18 p.
- SERI, 2004. Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. The SERI International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Shannon, C. E. y W. Weaver, 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27: 379-423 y 623-656.
- Shapiro, J., 1980. The Importance of Trophic-Level Interactions to the Abundance and Species Composition of Algae in Lakes. *Developments in Hydrobiology* 2: 105-116.
- Sharma, D. y S.F.W. Sunderraj, 2005. Species selection for improving disturbed habitats in Western India. *Current Science* 88: 462-467.
- Sheinbaum, C., y O. Masera, 2000. Mitigating carbon emissions while advancing national development priorities: The case of Mexico. *Climatic Change* 47: 259-282.
- Shelford, V.E., 1913. *Animal Communities in Temperate North America*. University of Chicago Press. EUA.
- Shelford, V.E., 1931. Some Concepts of Bioecology. *Ecology* 12: 455-467.
- Simberloff, D. y E.O. Wilson, 1969. Experimental Zoogeography of islands - colonization of empty islands. *Ecology* 50: 278-296.
- Simonian, L., 1999. La defensa de la tierra del jaguar: Una historia de la conservación en México. Instituto Nacional de Ecología, México.

- Simpson, E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Smallwood, K.S., 2001. Linking habitat restoration to meaningful units of animal demography. *Restoration Ecology* 9: 253-261.
- Smallwood, K.S., B. Wilcox, R. Leidy y K. Yarris, 1998. Indicators assessment for habitat conservation plan of Yolo County, California, USA. *Environmental Management* 22: 947-958.
- Smith, S.G., 1987. Typha: its taxonomy and the ecological significance of its hybrids. *Arch. F. Hydrobiol. Beih.* 27: 129-138.
- Snyder, T.A. III, 2004. A Spatial Analysis of Grassland Species Richness in Curtis Prairie. Master's Thesis, University of Wisconsin-Madison.
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group, 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org.
- Soils Science Society of America, 1979. Glossary of Soil Science Terms. Madison, Wisconsin, EUA.
- Soulé, M.E., 1990. The Onslaught of Alien Species, and Other Challenges in the Coming Decades. *Conservation Biology* 4: 233-239.
- Stiling, P., 2002. Potential non-target effects of a biological control agent, prickly pear moth, *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae), in North America, and possible management actions. *Biological Invasions* 4: 273-281.
- Stopes, C., S. Millington *et al.*, 1996. Dry matter and nitrogen accumulation by three leguminous green manure species and the yield of a following wheat crop in an organic production system. *Agriculture Ecosystems and Environment* 57(2-3): 189-196.
- Strange, E.M., K.D. Fausch y A.P. Covich, 1999. Sustaining ecosystem services in human-dominated watersheds: Biohydrology and ecosystem processes in the South Platte River Basin. *Environmental Management* 24: 39-54.
- Suazo-Ortuño, I., L. Lopez-Toledo, J. Alvarado-Díaz y M. Martínez-Ramos, 2015. Land-use Change Dynamics, Soil Type and Species Forming Mono-dominant Patches: the Case of *Pteridium aquilinum* in a Neotropical Rain Forest Region. *Biotrópica* 47: 18-26.
- Tansley, A.G., 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Tchebakova, N.M., G.E. Rehfeldt y E.I. Parfenova, 2005. Impacts of climate change on the distribution of *Larix* spp. and *Pinus sylvestris* and their climatypes in Siberia. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 11: 861-882.
- Thom, R.M., G.W. Williams y H.L. Diefenderfer, 2005. Balancing the need to develop coastal areas with the desire for an ecologically functioning coastal environment: Is net ecosystem improvement possible? *Restoration Ecology* 13: 193-203.
- Toledo V.M. y A. Castillo, 1999. La ecología en Latinoamérica: siete tesis para una ciencia pertinente en una región en crisis. *Interciencia* 24: 157-168.
- Turesson, G., 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*, 3: 211-350.
- Turner, M.G. y R.H. Gardner, 2015. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. Springer, New York, EUA.
- Urquiza García, J.H., 2015. Miguel Ángel de Quevedo y el proyecto de conservación hidrológica forestal de las cuencas nacionales de la primera mitad del siglo XX, 1900-1940. *Historia Caribe* vol. X (26): 212-255.
- USDA, 1987. Textural Soil Classification. United States Department of Agriculture. Soil Conservation Service. Estados Unidos de América.
- Valle-Díaz O, A. Blanco-García, C. Bonfil, H. Paz y R. Lindig-Cisneros, 2009. Altitudinal range shift detected through seedling survival of *Ceiba aesculifolia* in an area under the influence of an urban heat island. *Forest Ecology and Management* 258: 1511-1515.
- Van Andel J. y J. Aronson (eds.), 2006. *Restoration Ecology: the new frontier*. Blackwell Publishing. EUA.

- Vander Mijnsbrugge, K., A. Bischoff y B. Smith, 2010. A question of origin: Where and how to collect seed for ecological restoration. *Basic and Applied Ecology* 11: 300-311.
- Vargas, O., 2007. Guía Metodológica para la Restauración del Bosque Altoandino. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Vázquez-Yanes, C., A.I. Batis-Muñoz, M.I. Alcocer-Silva, M. Gual-Díaz y C. Sánchez-Dirzo, 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM.
- Veitch, C.R. y B.D. Bell, 1990. Eradication of introduced animals from the islands of New Zealand. En: Towns, D.R., C.H. Daugherty e I.A.E. Atkinson (eds.). *Ecological restoration of New Zealand islands*. Conservation Sciences Publication núm. 2. Department of Conservation, Wellington.
- Veitch, C.R. y M.N. Clout, 2002. Turning the tide: the eradication of invasive species (proceedings of the international conference on eradication of island invasives). Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission núm. 27.
- Velázquez, A., A. Torres y G. Bocco (compiladores), 2003. *Las Enseñanzas de San Juan: investigación participativa para el manejo integral de recursos naturales*. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT).
- Villarreal-Barajas, T. y C. Martorell, 2009. Species-specific disturbance tolerance, competition and positive interactions along an anthropogenic disturbance gradient. *Journal of Vegetation Science* 20: 1027-1040.
- Vinther, F.P. y E.S. Jensen, 2000. Estimating legume N-2 fixation in grass-clover mixtures of a grazed organic cropping system using two N-15 methods. *Agriculture Ecosystems and Environment* 78 (2): 139-147.
- Vitousek, P.M., P.R. Ehrlich, A.H. Ehrlich y P.A. Matson, 1996. Human Appropriation of the Products of Photosynthesis. *BioScience* 36: 368-373.
- Viveros-Viveros, H., A.R. Camarillo-Luna, C. Sáenz-Romero y A. Aparicio-Rentería, 2013. Altitudinal variation in morphological traits of *Pinus patula* populations from Oaxaca state, Mexico, and its use in the zoning. *Bosque* 34: 173-179.
- Viveros-Viveros, H., B.I. Tapia-Olivares y C. Sáenz-Romero, 2014. *Pinus pseudostrobus* Lindl. Isoenzymatic variation along an altitudinal gradient in Michoacán, México. *Agrociencia* 48: 713-723.
- Volterra, V., 1928. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. 3: 3-51.
- Wagner, M.R., W.M. Block, B.W. Geils y K.F. Wegner, 2000. Restoration Ecology: a new paradigm, or another merit badge for foresters. *Journal of Forestry* 98: 22-27.
- Walters, B.B., 1997. Human ecological questions for tropical restoration: experiences from planting native upland trees and mangroves in the Philippines. *Forest Ecology and Management* 99: 275-290.
- Ward, C.H., J.A. Cherry y M.R. Scaf, 1997. *Subsurface Restoration*. Ann Arbor Press, Inc. Chelsea, Michigan, EUA.
- Warman, P.R. y W.C. Termeer, 2005. Evaluation of sewage sludge, septic waste and sludge compost applications to corn and forage: yields and N, P and K content of crops and soils. *Bioresource Technology* 96: 955-961.
- Wefering, F.M., L.E. Danielson y N.M White, 2000. Using the AMOEBA approach to measure progress toward ecosystem sustainability within a shellfish restoration project in North Carolina. *Ecological Modelling* 130: 157-166.
- Weinberg, W., 1908. *Ueber den Nachweis der Vererbung beim Menschen*. *Jahreshefte d. Ver. f. vuterldindische Naturkunde in Württemberg*, 64: 368-82.
- Weinstein, M.P. y D.J. Reed, 2005. Sustainable coastal development: The dual mandate and a recommendation for "commerce managed areas". *Restoration Ecology* 13: 174-182.

- Westoby M., Walker B. y Noy-Meir I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.
- White, J y J.L. Harper, 1970. Correlated Changes in Plant Size and Number in Plant Populations. *Journal of Ecology* 58: 467-485.
- Whittaker, R. H., 1975. The design and stability of plant communities. En: *Unifying Concepts in Ecology* (Rep. Plenary Sessions, 1st Int. Cong. Ecology, The Hague, 1974), eds. W.H. van Dobben y R.H. Lowe-McConnell. The Hague. Junk and Wageningen, pp. 169-81
- Wilson, J.B., 1999. Guilds, Functional Types and Ecological Groups. *Oikos* 86: 507-522.
- With, K.A. y A.W. King, 1999. Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds. *Landscape Ecology* 14: 73-82.
- Wright, S., 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15: 323-354.
- Wright, S., 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution.*, 19: 395-420.
- Wright, S.F., M. Franke-Snyder, J.B. Morton y A. Upadhyaya, 1996. Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant Soil* 181: 193-203.
- Wunderle, J.M., 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235.
- Yates C.J. y Hobbs R.J., 1997. Woodland restoration in the western Australian wheat-belt: a conceptual framework using a state and transition model. *Restoration Ecology* 5: 28-35.
- Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa y K. Hozumi, 1963. Intraspecific competition among higher plants. XI. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. Biol. Osaka City Univ.* 14:107-129.
- Young, J.A., R.A. Evans, B.L. Kay, R. E. Owen, y F. L. Jurak, 1981. *Collecting, Processing, and Germinating Seeds of Western Wildland Plants*. Plant Materials núm. 27. Technical Notes. U.S. Department of Agriculture. Soil Conservation Service.
- Young, J.A. y C.G. Young, 2009. *Collecting, Processing and Germinating Seeds of Wildland Plants*. Timber Press. Portland Oregon, EUA.
- Young, T. P., 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73-83.
- Young, T.P., D.A. Petersen y J.J. Clary, 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8: 662-673.
- Zamora-Arroyo, F., P.L. Nagler, M. Briggs, D. Radtke, H. Rodríguez, J. García, C. Valdés, A. Huet y E.P. Glenn, 2001. Regeneration of native trees in response to flood releases from the United States into the delta of the Colorado River, Mexico. *Journal of Arid Environments* 49: 49-64.
- Zárate, D.A, E. Andresen, A. Estrada y J.C. Serio-Silva, 2014. Black howler monkey (*Alouatta pigra*) activity, foraging and seed dispersal patterns in shaded cocoa plantations versus rainforest in southern Mexico. *American Journal of Primatology* 76: 890-899.
- Zedler J.B. y R. Lindig-Cisneros, 2000. Functional Equivalency of Restored and Natural Salt Marshes. En: M.P. Weinstein y D.A. Kreeger, eds. *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*, Kluwer Academic Publishers. USA, pp. 565-582.
- Zedler, J.B y J.C. Callaway, 2003. Adaptive restoration: A strategic approach for integrating research into restoration projects, pp. 167-174 en Rapport D.J. , W.L. Lasley, D.E. Rolston, N.O. Nielsen, C.O. Qualset y A.B. Damania (eds.). *Managing for Healthy Ecosystems*. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida.
- Zedler, J.B., J.C. Callaway, J.S. Desmond, G. Vivian-Smith, G.D. Williams, G. Sullivan, A.E. Brewster y B.K. Bradshaw, 1999. Californian Salt-Marsh Vegetation: An Improved Model of Spatial Pattern. *Ecosystems* 2: 19-35.

- Zedler, J.B., 1999. The ecological restoration spectrum. En: Streever, W. (editor). *An International Perspective on Wetland Rehabilitation*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Zedler, J.B., 2003. Wetlands at your service: reducing impacts of agriculture at the watershed scale. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 65-72.
- Zedler, J.B. y S. Kercher, 2004. Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23 (5): 431-452.
- Zedler, J.B., Callaway, J.C. y G. Sullivan, 2001. Declining Biodiversity: Why Species Matter and How Their Functions Might Be Restored in Californian Tidal Marshes. *Bioscience* 51: 1005-1017.

Índice alfabético

A

adaptación evolutiva	76
adecuación	90
agregados	45
alelos	77
amensalismo	88
amplitud de la temperatura	38
arcilla	43
área mínima	101
arena	43

B

biogeografía de islas	101
biogeoquímicos	135
biología de la conservación	27
bióxido de carbono y germinación	61

C

clima	35
cloroplastos	56
coeficiente de endogamia	80
comensalismo	88
competencia	87, 172
competencia intraespecífica	72
comunidad clímax	15
conectividad	148
cronosecuencias	117
curvas de potencial hídrico	47

D

degradación	32
depredación	88, 172, 111
depresión endogámica	79
depresión exogámica	79
deriva génica	77
disturbio	116
diversidad	115
diversidad genética	76
diversidad interpoblacional	79
diversidad intrapoblacional	79
dosel	63

E

ecoquinas	84
ecosistema	32
ecotipo	84
ecuación de Arrhenius	100
efecto Allee	92
emigración	70
ensayos de jardín común	83
ensayos de procedencias	83
equilibrio Hardy-Weinberg	80
estabilidad	126
estructura del suelo	45

F

factores alógenos	119
factores autógenos	119
fenología.	104
fenotipo	77
fisonomía	103
fitocromo	62
fitorremediación	158
flujo génico	77
fotooxidación	58
fotosíntesis	56, 136
fotosistema I	56
fotosistema II	56
fuego	18

G

genes	77
genotipo	77
germinación	60
glomalina	45
gremio	105
grupo funcional	105

H

herbivoría	9, 24, 90, 91, 93, 134, 136,
.	137, 138, 140, 172 205,
.	222, 226, 227, 254, 106
hipótesis de disturbio intermedio	102
hipótesis de la composición florística inicial	118
hipótesis del gradiente de estrés ambiental	94

H

histéresis	127
horizontes del suelo	42
humedad	60
humedales	40

I

índice de fijación	80
índice de fijación general	80
índice de Shannon	98
índice de Simpson	98
ingeniería ambiental	26
inmigración	70
interacciones interespecíficas	87, 98
interacciones intraespecíficas	87
intercambio catiónico	48

L

Lago de Texcoco	37
latencia	62
latencia impuesta por la cubierta	62
ley del mínimo	53
límite de actividad	59
límite letal	59
limo	43
luz	56
luz y germinación	62

M

macronutrientes	43, 47
micronutrientes	43, 47
microtopografía	40
migración	77
modelo de Bradshaw	22
modelo de Lotka-Volterra	89
mortalidad	70
movimiento conservacionista	17
mutación	77
mutualismo	88

N

nicho fundamental	92
nicho realizado	92
nodricismo	93, 94
nutrientes	48, 134

O

óptimo ecológico	55
óptimo fisiológico	55
oxígeno y germinación	61

P

pH del suelo	48
plantas C3	57
plantas C4	57
población	69
potencial hídrico	46
potencial matricial	46
Pradera de Curtis	16, 17
principio de exclusión de Gause	91
principio de exclusión de Gause	88
productividad primaria	135
productividad primaria neta	154

R

radiación fotosintéticamente activa	56
rango ecológico	55
rango potencial	55
redes tróficas	134
resiliencia	126
resistencia	116
restauración ecológica	11
restauración ecocéntrica	14
riqueza de especies	98

S

selección	77
selección K	76
selección r	76
semilla	60
sucesión	15

T

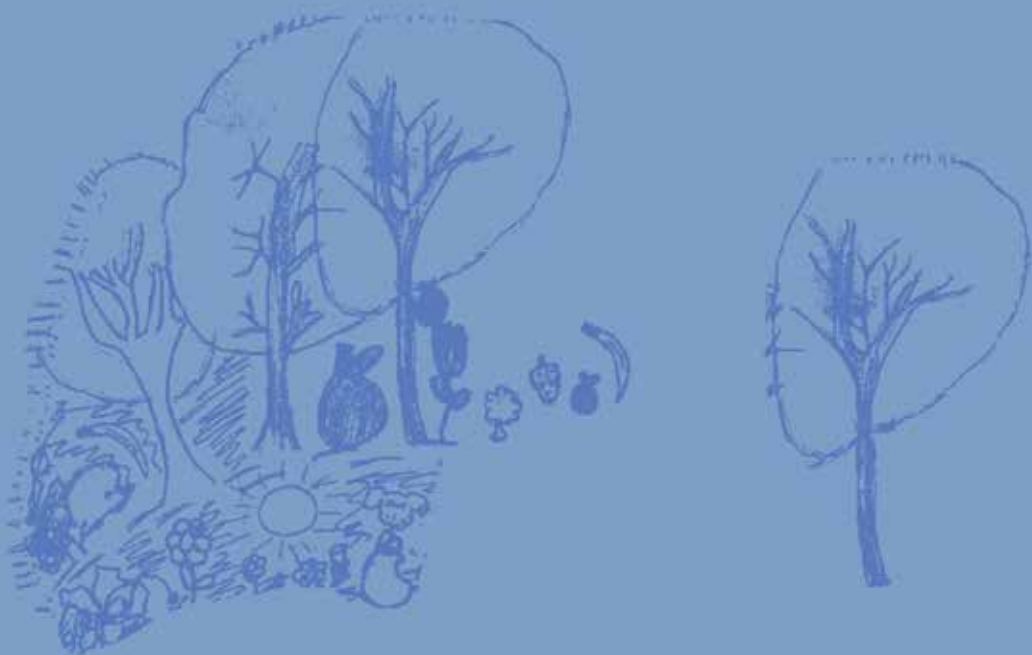
tamaño efectivo de población	78
temperatura	59
temperaturas cardinales	61
temperatura y germinación	61
teoría de la tolerancia	54
teoría sucesional	122
textura	43
topografía	35, 39
transiciones	123

Ecología de Restauración y Restauración Ambiental

de Roberto Lindig Cisneros

se terminó de editar el 31 de julio de 2017

El diseño y armado estuvieron a cargo de Tonalli / TPGmorelia;
se utilizó la fuente Helvetica Neue.



Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad
Coordinación de la Investigación Científica
Universidad Nacional Autónoma de México



ESCUELA
NACIONAL
de ESTUDIOS
SUPERIORES
UNAM
UNIDAD MORELIA

