

Origen, evolución y ecología de la selva seca

♦ Marcela Osorio Beristain

De los catorce grandes biomas reconocidos en el mundo, los bosques tropicales y subtropicales son los que cubren la mayor superficie del planeta. El interés por comprender la ecología y la evolución en los sistemas tropicales se ha centrado en los bosques perennifolios o selva húmeda, probablemente por su enorme riqueza específica y por la complejidad de sus procesos ecológicos. En contraste, la atención que se le ha prestado a la selva tropical seca ha sido más limitada, a pesar de que esta tiene una mayor extensión en el mundo, así como características ecológicas y evolutivas singulares que le otorgan particularidades diferentes a las registradas en la selva húmeda. El interés reciente de los biólogos por la selva seca se ha centrado en las zonas tropicales de América, ya que aunque la selva seca también existe en Eurasia y África, los bosques tropicales caducifolios americanos corresponden a cerca del 70% del total en el mundo.¹

Fisionómicamente, la selva seca se caracteriza por un estrato arbóreo dominante, en el que la mayoría de las especies no presenta hojas enteras, sino que estas suelen dividirse en unidades pequeñas llamadas foliolos. Además, muchas plantas presentan espinas que, junto con la reducción

foliar, disminuyen la pérdida de agua. Entre los elementos más conspicuos de la selva seca se encuentran especies que pueden almacenar agua en sus tallos. Aquí, los árboles asignan una gran cantidad de su energía a la construcción y mantenimiento de grandes sistemas radiculares. Sin duda, la característica más distintiva de estas selvas es la foliación discontinua a lo largo del año, en la que durante varios meses, la mayoría de los árboles tira las hojas. En conjunto, estas características se han interpretado como adaptaciones a condiciones de menor disponibilidad de agua, al menos durante una época del año.

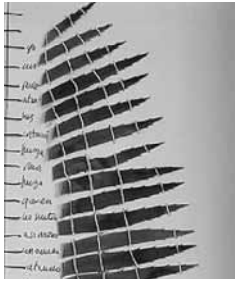
Sellos ecológicos de la selva seca

Entre las familias de plantas que más especies aportan se encuentran *Leguminosae* y *Bignoniaceae*, y en menor medida, *Anacardiaceae*, *Capparidaceae*, *Euphorbiaceae*, *Flacourtiaceae*, *Myrtaceae*, *Rubiaceae*, *Sapindaceae* y *Zygophyllaceae*. Los árboles en general son bajos [(4)-10-(20) m], comparados con la altura que alcanzan en la selva húmeda. En el extremo inferior del continente americano (es decir, Sudamérica) la selva seca, también llamada bosque subtropical, se mezcla con matorrales xerófitos. En el extremo superior



¹ Lera Miles, Adrian C. Newton, Ruth S. DeFries, Corinna Ravilious, Ian May, Simon Blyth, Valerie Kapos y James E. Gordon, "A global overview of the conservation status of tropical dry forests", *Journal of Biogeography*, vol. 33, núm. 3, 2006, pp. 1365-2699.

♦ Profesora e investigadora, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC), UAEM. En la elaboración de este artículo también participaron los investigadores Raúl Alcalá, Néstor Mariano, Cristina Martínez Garza y David Valenzuela Galván, pertenecientes al Cuerpo Académico Ecología Evolutiva.



(Norteamérica) se da el mismo patrón que hacia el sur, excepto que las “fronteras” no son claras, pues predomina la colindancia con selva mediana y bosques de encino, debido a un patrón más altitudinal que latitudinal.

La fisonomía y dinámica ecológica de la selva seca está determinada sobre todo por la cantidad total de la precipitación pluvial y su variación intra-anual, la temperatura y la fertilidad del suelo. En general, la selva seca se ubica en sitios con suelos fértiles y someros, con temperaturas que no alcanzan los cero grados, y en los que la cantidad de lluvia anual no excede los 1 600 mm; tienen también una marcada época seca en la que la precipitación suele ser menor de 100 mm.

De manera secundaria, la fisonomía de estos bosques y la variación en la proporción de especies semi o perennifolias puede ser el resultado de variaciones locales en los tipos de suelo, altitud, microclima y pendiente, entre otros. La evolución de la selva seca, asociada con su distribución en zonas del planeta marcadas por su estacionalidad climática, ha dejado *sellos* muy notables que, en el nivel ecológico, diferencian claramente la selva seca de la húmeda. En el nivel sistémico, la productividad primaria neta de la selva seca es menor, ya que el crecimiento de las plantas es interrumpido por la época seca, que puede durar hasta seis meses. Por otra parte, la selva seca presenta una acumulación de hojarasca mayor, debido a que la radiación solar alcanza el suelo en la época seca, lo que aminora la tasa de descomposición de las hojas.

Otro de los aspectos que difieren entre ambos tipos de selva son las interacciones bióticas entre

insectos y árboles. El área total anual de hojas que se pierde por consumo de insectos es más alta para las especies de la selva seca que la registrada en la selva húmeda. La tasa más alta de herbivoría en la selva seca se ha interpretado como el resultado de la mayor sincronía de la actividad de herbívoros, dado que la foliación está fuertemente concentrada en algunos meses. Esta sincronía asociada con la estacionalidad climática también es característica de otras interacciones entre los árboles y grupos de insectos funcionalmente muy distintos de los herbívoros.

A diferencia de la selva húmeda, la floración y fructificación ocurren, en general, durante la época más seca, una vez que las plantas han producido los recursos necesarios durante la época favorable para sostener los costos asociados con su reproducción. Esta fenología de la selva seca repercute en su oferta de recursos (agua, alimento) para los animales polinizadores y frugívoros en la época de mayor “estrés ambiental”. En estas selvas, la proporción de especies arbóreas con flores grandes y de árboles dispersados por el viento es mayor con respecto a la de la selva húmeda.

Un aspecto biológico relevante de la selva seca, producto de la historia evolutiva, es que tiene una baja similitud florística entre diferentes localidades (diversidad beta), aun entre distancias cortas, de algunos cientos de kilómetros. Estas diferencias geográficas, en su composición, evidencian una *historia* que contrasta con la de la selva húmeda, cuya similitud florística entre sus localidades suele ser tres o cuatro veces mayor. Por lo tanto, desde una perspectiva evolutiva, particularmente en América, es posible que la selva seca se haya mol-

deado por medio de una serie de procesos relacionados con una historia biogeográfica compleja, que ha determinado una amplia distribución en un eje norte-sur, particularmente desde los 30° N en el noroeste de México, hasta cerca de los 15° S en Bolivia y el norte de Argentina. Además, otra característica de las selvas secas es que se distribuyen de manera fragmentada, aun sin la intervención del ser humano, en contraste con la distribución más continua de la selva húmeda. La amplia distribución de esta selva parece determinar una relación negativa entre la riqueza de árboles (diversidad alfa) y la latitud geográfica, relación que contrasta con la observada en general para las especies de la selva húmeda.²

Los estudios sobre los efectos de las glaciaciones del pleistoceno basados en la teoría del refugio han dado evidencia sobre el origen y la expansión de la selva seca en los neotrópicos, particularmente en Sudamérica. El conjunto de evidencias sugiere que la distribución original de la selva húmeda en la Amazonia se fragmentó por la reducción en la precipitación pluvial durante la última glaciación. Sin embargo, menos atención se le ha prestado al tipo de vegetación que resultó de la fragmentación de la selva seca. El registro de los cambios de vegetación en África ha conducido a pensar que en Sudamérica el tipo de vegetación que pudo adaptarse a condiciones más secas fue la sabana, dada la extensa superficie de este bioma actualmente en las zonas bajas de la Amazonia. Sin embargo, el

registro fósil de la cuenca del Amazonas muestra escasez de polen de pastos que no es compatible con la dominancia de la sabana durante la fase final del pleistoceno.

La ausencia de polen de pastos y la presencia de polen de algunas especies de origen templado se interpretó también a la luz de otra hipótesis. Por ejemplo, una hipótesis sostiene que la fragmentación de la selva seca pudo ocurrir mediante la expansión de tipos de vegetación que se adaptaron a la baja temperatura, en lugar de a la baja precipitación. Una última hipótesis sostiene que la fragmentación se debió a la expansión de especies más tolerantes a la sequía. El análisis de polen que documenta la presencia de treinta y dos especies de árboles que actualmente forman parte de la selva seca, sugiere que la evolución temprana de este tipo de vegetación en Sudamérica pudo haber ocurrido durante la última fase del pleistoceno. Con base en la presencia de al menos cuarenta especies en los diferentes núcleos de selva seca a lo largo de América, se ha postulado que la distribución disyunta actual pudo ser el resultado de la fragmentación de un bosque estacional mucho más continuo y ampliamente extendido durante la fase más seca y fría del pleistoceno.

Sin embargo, la información más reciente no sustenta la hipótesis de la existencia de una selva seca continua y ampliamente extendida durante el pleistoceno. Por una parte, se ha sugerido que la inferencia biogeográfica a partir de especies con

² David M. Olson, Eric Dinerstein, Eric D. Wikramanayake, Neil D. Burgess, George V. N. Powell, Emma C. Underwood, Jennifer A. D'Amico, Illanga Itoua, Holly E. Strand, John C. Morrison, Colby J. Loucks, Thomas F. Allnutt, Taylor H. Ricketts, Yumiko Kura, John F. Lamoreux, Wesley W. Wettengel, Prashant Hedao y Kenneth R. Kassem, "Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth", *BioScience*, vol. 51, núm. 11, 2001, pp. 933-938.



distribución disyunta debe tomarse con precaución, dado que de unas tres mil ochocientas especies arbóreas características de la selva seca, menos de 2% corresponde a especies ampliamente distribuidas y presentes en varios de los fragmentos de selva.

En el caso de México, con base en el patrón de diversificación del género *Bursera*, se ha inferido que la evolución y expansión de la selva seca pudo haber iniciado hace al menos unos veinte millones de años. Dado que la mayor diversificación de linajes ocurrió entre los veinte y los cinco millones de años y que los linajes más antiguos se encuentran en el noroeste de México, se propone que la selva seca pudo haber evolucionado en estas latitudes y se extendió al sur posteriormente. Si el patrón de diversificación para *Bursera* es un reflejo de la evolución de la selva seca en México, entonces no coincide con lo esperado para un proceso de especiación derivado de una fragmentación reciente.³

El efecto de factores biogeográficos que han operado diferencialmente en nivel regional en la selva seca, particularmente en América, ha permitido distinguir, además de los sellos ecológicos mencionados anteriormente, un sello filogenético que ha conducido a un fenómeno interesante: la conservación de nicho. Estudios de las relaciones evolutivas realizados con genes nucleares han mostrado la existencia frecuente de linajes monofiléticos que indican una evolución antigua en el nivel local. Esta evolución, altamente asociada con las condiciones originales, ha determinado que la probabilidad de colonizar sitios lejanos de selva

seca sea más alta que la probabilidad de que especies de biomas diferentes, aunque cercanos, se adapten a la selva seca. Esta historia evolutiva ha redundado también en una mayor presencia de linajes endémicos, comparada con la que se registra en la selva húmeda.

Explotación y deterioro

La selva seca ha enfrentado mayores amenazas antropogénicas que la selva húmeda desde la época precolombina, debido a los mayores asentamientos humanos, relacionados con la mayor fertilidad de sus suelos y la facilidad para cortar árboles más pequeños. El registro de la superficie correspondiente a selva seca indica una deforestación que oscila entre 2% (Asia) y 18% (Madagascar) entre 1991 y 2001. Durante este periodo, el porcentaje de área deforestada en Latinoamérica fue de 12%, tasa que compromete por sí misma la permanencia de este tipo de vegetación. La amenaza puede ser mayor si se consideran las limitantes en la regeneración natural, vía la germinación de semillas en estos bosques. La germinación está fuertemente limitada no solo por la marcada ausencia de agua durante la época seca, sino por la elevada insolación que alcanza el nivel del suelo, debido a la pérdida del follaje de los árboles. La amenaza que enfrenta la selva seca puede agudizarse en un futuro cercano, debido a los cambios asociados con el calentamiento global.

La exploración del origen y evolución de la selva seca nos enseña que este bioma, uno de los

³ R. Toby Pennington, Matt Lavin y Ary Oliveira-Filho, "Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests", *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 40, 2009, pp. 437-457.

más diversos del planeta, se encuentra en mayor medida en los neotrópicos. Por otra parte, en este ecosistema se localiza la mayor diversidad de comunidades humanas y, en consecuencia, las mayores tasas de deforestación. Por ello es fundamental la inclusión de mayor superficie de selva seca bajo una política de protección, junto con el conocimiento científico sobre su funcionalidad, en coexistencia con las comunidades humanas. Estas acciones, así como el trabajo participativo, garantizarán la permanencia de dicho ecosistema.

En México, las selvas secas abarcan un 35% de la superficie, y dentro de Morelos la cifra se eleva al 70%. Dada la importancia de este ecosistema en este estado, se cuenta con la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (Rebiosh), que abarca una superficie de cerca de 59 031 hectáreas. En esta área protegida se ha comenzado a profundizar en la ecología de la selva seca. Las áreas que fueron deforestadas durante pocos años para la agricultura de temporal y luego abandonadas son selvas jóvenes, llamadas *selvas secundarias*,⁴ las cuales muestran una diversidad y estructura distinta que la de las selvas más viejas o primarias.

Estudios detallados sobre el proceso de recuperación natural de la vegetación después de un disturbio en la selva seca (llamado *sucesión natural*) muestran que en los estados tempranos de esta sucesión, la densidad de árboles jóvenes es muy alta. Esta densidad disminuye a costa del aumento en el área basal de unos pocos árboles adultos en los estados tardíos.⁵ Así, una selva después de una

perturbación tardaría de sesenta a ochenta años en alcanzar la estructura de una selva primaria. La identidad de las especies típicas de cada estado sucesional, es decir, la composición, es la siguiente: las especies de los estados tempranos, llamadas comúnmente pioneras, son plantas que llegan primero a los sitios perturbados debido a que sus semillas son pequeñas y muy vágiles; además, las plantas crecen rápido y se reproducen pronto bajo las condiciones de mucha luz de los sitios perturbados; estas especies representan cerca de 20% de los árboles en una selva. Por otra parte, las especies no pioneras, que son el 80% de las especies, tienen semillas más grandes, generalmente dispersadas por animales, las cuales crecen lentamente y tardan muchos años en alcanzar la edad reproductiva; las especies no pioneras son, entonces, las que forman la selva en estados tardíos de sucesión. Mientras la estructura de la selva se puede recuperar relativamente pronto, la composición es más difícil de recuperar, y en algunos sitios que fueron perturbados, probablemente nunca se obtendrá.

El equilibrio de las selvas secas y de sus procesos naturales de recuperación además es alterado por las actividades humanas que se realizan en estos lugares, como la ganadería extensiva y la extracción selectiva de recursos. En la ganadería extensiva que se realiza en estas zonas el ganado se estabula ahí durante la época de secas para su alimentación, mientras que en la época de lluvia se permite que el ganado tenga acceso a la selva (principalmente la de tipo secundario) y se ali-

⁴ Brian Finegan, "Forest succession", *Nature*, vol. 312, 1984, pp. 109-114.

⁵ D. K. Kennard, "Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia", *Journal of Tropical Ecology*, vol. 18, 2002, pp. 53-66.



mente de la vegetación del estrato herbáceo de la selva, de retoños y de las hojas de la copa baja de los árboles.⁶

Dentro de la extracción selectiva de recursos se incluye la extracción de leña para cocinar y construir, así como de frutos y semillas para consumo humano y de hierbas para la preparación de medicamentos y también para consumo.⁷ Evaluaciones sobre el efecto de estas actividades en los ecosistemas muestran que la ganadería extensiva es la que tiene mayores repercusiones.⁸ La alteración de la vegetación debido a las actividades humanas resulta en la interrupción del proceso de sucesión, es decir, la estructura y la composición de especies se queda detenida en un estado permanentemente temprano de sucesión.

Restauración ecológica

Teóricamente, si la perturbación se detiene, los procesos naturales de sucesión avanzarían nuevamente y se obtendría vegetación primaria. Sin embargo, dado que esta vegetación ha sido crónicamente perturbada, no sabemos cuántos años se tendría que esperar para que se recupere la vegetación. En sitios altamente degradados se manipulan experimentalmente los procesos de suce-

sión natural para obtener vegetación primaria en menos tiempo, lo cual es uno de los objetivos de la llamada restauración ecológica. La restauración ecológica se define como el conjunto de actividades humanas que buscan recuperar la riqueza y composición de los ecosistemas que han sido degradados o destruidos.⁹

La restauración ecológica se apoya en los conocimientos obtenidos por la ecología de la restauración, área de la ecología que estudia las leyes del ensamblaje de las comunidades y las interacciones entre plantas y animales para que, al manipularlas, se obtenga un ecosistema que funcione como el original. La ecología de la restauración se sirve de los estudios de sucesión natural para resolver los problemas de la restauración ecológica. Si las especies pioneras llegan primero a los sitios que han sido perturbados, la ecología de la restauración establece que al introducir las especies no pioneras en sitios bajo sucesión temprana se aceleraría el proceso de recuperación de la selva.¹⁰

Una parte importante del trabajo del Cuerpo Académico en Ecología Evolutiva del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (Cibyc) consiste en la evaluación de la ecología de plantas y animales en 3.5 hectáreas de selva pri-

⁶ M. Trujillo, *El significado de la práctica ganadera en Ixtlilco El Grande, Morelos: una construcción desde los actores*, tesis de doctorado, UAM, México DF, 2009.

⁷ Belinda Maldonado, *Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla Morelos, México*, tesis de Maestría en Biología, UNAM-Facultad de Ciencias, México DF, 1997.

⁸ Manuel Maass, A. Búrquez, Irma Trejo, David Valenzuela, M. A. González, M. Rodríguez y H. Arias, "Amenazas", en G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury, R. Dirzo (eds.), *Diversidad, amenazas y regiones prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, FCE/Conabio/Conanp/Alianza WWF-Telcel/Ecociencia SC/Telmex, México DF, 2010, pp. 321-346.

⁹ *The SER International Primer on Ecological Restoration*, SER Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group, octubre de 2004, en SER online, <http://www.ser.org>, consultado en febrero de 2012.

¹⁰ Cristina Martínez Garza y Henry F. Howe, "Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss", *Journal of Applied Ecology*, vol. 40, 2003, pp. 423-429.

maria o secundaria distribuidos en catorce parcelas de 50 x 50 m bajo los siguientes tratamientos: 1) ocho parcelas de selva secundaria excluidas de la perturbación; en cuatro de ellas se plantaron árboles de dieciocho especies no pioneras; 2) cuatro parcelas en la selva secundaria bajo perturbación crónica; 3) cuatro parcelas en la selva más conservada y con mínima o nula perturbación.

Con este proyecto se busca responder a las preguntas centrales planteadas por la ecología de la restauración: ¿avanzarían nuevamente los procesos naturales de sucesión y se obtendría una vegetación primaria si la perturbación se detiene?; ¿cuánto se acelera el proceso de sucesión al introducir especies no pioneras? Adicionalmente, se buscan formas de manejar los recursos que permitan la coexistencia de la biodiversidad (en su acepción más amplia: diversidad de plantas, animales, su variabilidad genética y los procesos evolutivos que les dieron origen) con las actividades económicas propias de la región como la ganadería extensiva y la extracción selectiva de recursos.

Uno de los efectos inmediatos de la exclusión de la perturbación en las áreas experimentales ha sido el cambio en las densidades de algunas plantas y animales que responden rápido a los cambios en la calidad de los hábitats. Se ha notado un aumento en la densidad de hormigas y roedores, en la biomasa de hierbas¹¹ y en la densidad de las semillas que caen en las parcelas, traídas por el viento

o por animales, con el tiempo de exclusión de la perturbación.¹² Es indiscutible que la exclusión del consumidor principal de hierbas (el ganado) produjo una *cascada* de efectos en las exclusiones; sin embargo, la mecánica de este proceso puede explicarse a partir de dos teorías.

La primera, la teoría ascendente, aboga por un control de los ecosistemas “de abajo hacia arriba” (*bottom-up*). Esta teoría explicaría que el aumento de la biomasa de hierbas (producción primaria) provoca el incremento en la densidad de hormigas y roedores (consumidores primarios), atrae a las aves depredadoras de insectos (consumidores secundarios) que también consumen fruta y, finalmente, provoca el incremento en la caída de semillas dispersadas por animales. Finalmente, se considera que el aumento en biomasa también aumentaría la densidad de carnívoros de aves y grandes consumidores nativos de hierbas, como el venado.

La segunda teoría, la del control descendente, defiende que los ecosistemas están bajo un control “de arriba hacia abajo” (*top-down*), y postula que la biomasa aumentaría debido a la llegada de mayor diversidad de aves a las exclusiones, las cuales, al alimentarse de los insectos herbívoros, permiten que la vegetación prospere. En las exclusiones se ha encontrado una mayor cantidad de especies de aves de sotobosque con los siguientes hábitos de forrajeo: insectívoras de madera, insectívoras de hojas y frugívoras. Las aves insectívoras (consumidores se-

¹¹ Jessica de la O Toriz, *Efecto de la ganadería extensiva en el estrato herbáceo de la selva baja caducifolia en El Limón de Cuauchichinola, Sierra de Huautla, Morelos, México*, UAEM-FCB, Cuernavaca, 2009.

¹² Cristina Martínez Garza, Marcela Osorio-Beristain, David Valenzuela Galván y Alondra Nicolás, “Inter and intra-annual variation in seed rain in a secondary tropical forest excluded from chronic perturbation”, *Forest Ecology and Management*, vol. 262, núm. 12, 2011, pp. 2207-2218.



cundarios) disminuyen la densidad de insectos (consumidores primarios) que depredan semillas y plántulas, lo cual permite que se recupere la biomasa de hierbas más allá de lo que no fue consumido por el ganado y que aumente la densidad de árboles.

Estas interacciones entre plantas y animales tienen elementos complementarios que sugieren interacciones posteriores. Por ejemplo, los insectos que comen partes de plantas, como hojas o flores (herbívoros), muchos de los cuales son lepidópteros, es decir, se convertirán en mariposas, se benefician del aumento en la biomasa dentro de las exclusiones porque tienen más comida. El aumento de estos lepidópteros, cuando son orugas, resulta en el aumento en el consumo de plantas, aunque nunca en las cantidades que consumían las vacas. Las orugas, al consumir materia vegetal, desechan compuestos que se reintegran al suelo para el reciclaje de nutrientes, lo que a su vez resulta en un suelo más rico para el crecimiento de las plantas. Las orugas también pueden afectar la reproducción de las plantas que consumen, al afectar la cantidad de flores que estas producen y, más tarde, la cantidad de semillas.

Por otra parte las orugas, al convertirse en mariposas, dejan de ser consumidoras de plantas y se convierten en polinizadores, lo que permite el intercambio de genes entre las plantas para la producción de frutos con mayor variación genética. El número de especies en un área enriquece y hace más complejas estas interacciones entre plantas y animales. Debido a que ciertas orugas consumen

solo ciertas plantas, el aumento en la riqueza de plantas resultaría en el aumento en la riqueza de orugas, las cuales, al convertirse en mariposas, aumentarían el número de plantas que podrían polinizar. Esto es un ejemplo de lo que significa la recuperación de la biodiversidad, no solo de las plantas o los animales, sino también del equilibrio en la producción, el consumo y el reciclaje de energía, es decir, en la función del ecosistema.

La interacción entre plantas y animales está, además, delicadamente regulada por las particularidades en el comportamiento de los animales. Por ejemplo, las hormigas cosechadoras, típicas de los sitios abiertos, consumen granos de hierbas y de algunos árboles. Estas hormigas limpian continuamente sus nidos, por lo que dejan áreas abiertas donde no hay vegetación sino únicamente suelo desnudo. Si las hierbas son consumidas por el ganado, la altura de la vegetación es baja, entre diez y veinte centímetros, lo cual permite a las hormigas hacer fácilmente sus caminos en esta vegetación y cosechar muchas semillas que se encuentran en el suelo. Esto se ha medido como el éxito que tienen las hormigas en cosechar semillas. En nuestras parcelas experimentales, cuando aumentó la biomasa de hierbas debido a la exclusión del ganado, la altura de la vegetación aumentó hasta 150 cm, la caída de semillas creció, y al llegar la temporada de lluvias germinaron miles de ellas en las áreas limpiadas por las hormigas.

Por su parte, las hormigas salieron de inmediato a limpiar nuevamente sus nidos, lo que les tomó

mucho más tiempo, además de que disminuyó su éxito en la cosecha de semillas, por tener que cruzar áreas de hierba más alta. Algunos nidos dentro de las exclusiones comenzaron a desaparecer y las hormigas salieron de estas áreas con vegetación herbácea alta para ocupar otras más abiertas con vegetación corta. Estas hormigas se utilizan como indicadores de sitios muy abiertos, con vegetación pobre, donde son dominantes; ahora, empiezan a ser desplazadas por otras especies características de sitios con vegetación más abundante. El que ciertas especies sean remplazadas por otras durante la sucesión natural es un hecho ampliamente documentado, y el mecanismo que explica este remplazo de especies se dilucida mediante experimentos intensivos de conducta animal.

Como ya se dijo, el número de especies en un área enriquece y hace más complejas las interacciones entre plantas y animales. Este es el objetivo de la plantación de especies no pioneras para acelerar los procesos de sucesión natural. Al introducir dieciocho especies de este tipo en las exclusiones se ha aumentado la riqueza de árboles, con lo cual se esperaba que dicho incremento afectara positivamente la riqueza de las plantas y animales que interactúan con las especies introducidas. Se ha descubierto que el “Palo Brasil” (*Haematoxylum brasiletto*) y el *tlahuitol* (*Lysiloma divaricata*) sobreviven y crecen bien en los sitios perturbados. En general, todos los árboles sembrados han tenido un

crecimiento muy lento, característico de sus respectivas especies, y su tamaño apenas rebasa los dos metros de altura. Sin embargo, para los anfibios y reptiles que habitan en esta selva, un juvenil de árbol de la selva madura representa un refugio durante la larga temporada de sequía, que puede durar hasta ocho meses.¹³

Los anfibios y reptiles refugiados en las plantaciones podrían consumir más insectos, lo que potencialmente disminuiría la herbivoría en las plantaciones, en comparación con los sitios que solo fueron excluidos de la perturbación. También se ha registrado un aumento en la riqueza y densidad de semillas dispersadas por animales que llegan a las plantaciones, aunque estos juveniles aún no tienen frutos que atraigan a los animales frugívoros; suponemos que los juveniles de árboles han afectado positivamente la lluvia de semillas debido a dos razones: primera, porque los juveniles, aunque pequeños, ya pueden ser usados como perchas por las aves, y segunda, porque una mayor riqueza de plantas podría estar atrayendo insectos especialistas de estas especies no pioneras, que a su vez atraerían a las aves y murciélagos que los consumen ocasionalmente, aunque la mayor parte del tiempo son consumidores de frutos carnosos (frugívoros). Las plantaciones de especies no pioneras están provocando otras *cascadas* tróficas que aún faltan por dilucidar, pero que seguramente resultarán en un aumento en la biodiversidad.

¹³ Jaime Orea, *Efecto de plantaciones mixtas sobre la diversidad herpetofaunística en selva baja caducifolia de Sierra de Huautla, Morelos*, UAEM-FCB, Cuernavaca, 2010.