

© 2022 Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 25: 1-6, 2022.

<https://doi.org/10.22201/fesz.23958723e.2022.479>

## Sucesión ecológica en un matorral xerófilo: una hipótesis explicativa

Yolanda Maribel Flores-Estrada<sup>1</sup> y Arcadio Monroy-Ata<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Estudios Superiores “Rosario Castellanos”. Posgrado en Ciencias de la Sustentabilidad.

Av. 506 s/n, San Juan de Aragón II, Ciudad de México, 07969, México. <sup>2</sup>Unidad de Investigación en

Ecología Vegetal, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de

México. Av. Guelatao # 66, Col. Ejército de Oriente, Ciudad de México, 09230, México.

E-mails: <sup>1</sup>maribel199@unam.mx, <sup>2</sup>arcadiom@unam.mx

### RESUMEN

La sucesión ecológica es un proceso de sustitución de una comunidad biótica por otra con una mayor estructuración y funcionalidad, durante la maduración de un ecosistema. También, es un proceso de autoorganización de las comunidades bióticas, en el que los organismos se relacionan o asocian para regular y controlar el flujo de la energía y los ciclos de la materia orgánica, lo cual normalmente se orienta a conformar sistemas ecológicos cada vez más resilientes. En este trabajo se presenta un análisis de los datos reportados sobre la sucesión vegetal en un matorral xerófilo del Valle del Mezquital, Hidalgo en México. Los resultados muestran que hay una secuencia gradual hacia una mayor estructuración y funcionalidad del ecosistema, durante la maduración del matorral xerófilo, que sustenta un creciente aprovechamiento de los recursos hídricos locales. Finalmente, se concluye que la tendencia sucesional no es hacia el incremento de la complejidad ecosistémica, sino hacia el aumento de la estructuración de la comunidad biótica, con organización cooperativa y mutualismos como interacciones dominantes, de tal forma que el ecosistema puede incrementar su funcionalidad.

**Palabras clave:** matorral xerófilo, sucesión ecológica, mutualismo, resiliencia.

### Ecological succession in a xeric shrub: an explicative hypothesis

### ABSTRACT

The ecological succession is a biotic community substitution process by other with more structuration and functionality, during the ecosystem maturation. As well, succession is a self-organization process in biotic communities, with organisms forming relationships and associations that regulate and control energy flux and organic matter cycles, in search of a growing resilience. In this work, it is presented an analysis of reported data on the plant succession of a xeric shrub at the Valle del Mezquital, Hidalgo State, Mexico. The results show there is a gradual sequency toward a more structuration and functionality within the ecosystem during xeric shrub maturation, that support better utilization of local water resources. Finally, it is concluded that the successional trend is not toward a more ecosystem complexity, but to the rise of its structuration, with cooperative organization and mutualisms as dominant interactions, in a way that ecosystem can increase its functionality.

**Key words:** xeric shrub, ecological succession, mutualism, resilience.

## INTRODUCCIÓN

**L**a sucesión ecológica es un proceso dinámico y secuencial de sustitución de una comunidad biótica por otra con mayor autoorganización estructural y funcional, durante la maduración de un ecosistema; estos cambios ocurren en las comunidades después de una perturbación que rebasa su umbral de resiliencia o por el establecimiento de especies pioneras que colonizan un nuevo hábitat (Laska, 2001). Desde otro enfoque, la sucesión ecológica es un proceso de autoorganización del ecosistema, que ocurre de manera análoga a los sistemas cibernéticos, mediante la comunicación, la regulación y el control de sus componentes (Margalef, 1968). Así, la sucesión es vista como la ocupación de un área por organismos, poblaciones y especies, que interactúan entre sí y con el medio ambiente formando ensamblajes de productores, consumidores y desintegradores, que con el tiempo modifican gradualmente el entorno y la composición de la comunidad biótica, en un continuo ajuste entre el conjunto de los seres vivos del ecosistema y las características abióticas del hábitat, con la tendencia a incrementar la resiliencia del sistema ecológico.

En ambientes terrestres como la tundra o el semidesierto, el clima ejerce una gran influencia sobre la comunidad biótica y limita su desarrollo a los periodos y eventos favorables de disponibilidad y captación de agua por las poblaciones vegetales (Monroy-Ata, Estevez-Torres, García-Sánchez & Ríos-Gómez, 2007). Por ello, en estos tipos de hábitat es posible estudiar el proceso sucesional de la vegetación desde las etapas pioneras hasta la fase con mayor estructuración y funcionalidad, mediante el análisis del aprovechamiento creciente de los recursos hídricos locales por las plantas, consumidores y desintegradores, al desarrollarse y madurar como ecosistema.

En ambientes semiáridos del Centro de México se ha caracterizado, de forma general, la secuencia de etapas sucesionales de la vegetación, que consiste en mosaicos de plantas (Monroy & Ramírez, 2018; De la Rosa-Mera & Monroy-Ata, 2006), dominados por una especie indicadora de la maduración del ecosistema, mediante sus rasgos estructurales y funcionales. Así, el proceso sucesional de una comunidad vegetal semiárida radica en que las plantas dominantes desarrollan paulatinamente una mayor biomasa (aérea y subterránea) y estructuración, lo que permite un mejor aprovechamiento de los recursos hídricos locales (Mackenzie, Ball & Virdee, 2001). En el caso de un matorral xerófilo del Valle del Mezquital, Hidalgo, se reportó una aproximación a la sucesión ecológica de la vegetación al dividir las fases de desarrollo vegetal en etapas serales continuas, es decir, con traslapes, como sigue: a) plantas pioneras o colonizadoras, b) plantas intermedias tempranas, c) plantas intermedias tardías y d) plantas de la etapa madura, de tal manera que la comunidad vegetal se desarrolla secuencialmente en cada etapa y cada

vez con una mayor estructuración, biomasa y funcionalidad (Monroy & Ramírez, 2018).

En el trabajo de Monroy & Ramírez (*op. cit.*) se hizo un análisis de cuatro mosaicos vegetales correspondientes a las fases sucesionales de un matorral xerófilo en el Valle del Mezquital, Hidalgo, en donde la planta dominante en la etapa madura es *Prosopis laevigata* (Humb. et Bonpl. ex Wild.) M.C. Johnst. (mezquite), que es un árbol o arbusto que bajo su cobertura forma un “microcosmos” (Bernal-Ramírez, Zavala-Hurtado, Jiménez, Cano-Santana & Fornoni, 2019), “islas de recursos” (Camargo-Ricalde & Dhillion, 2003) o “islas de fertilidad” (Olalde-Portugal, Frías-Hernández, Aguilar-Ledezma, Pescador & Aguilera-Gómez, 2000). A este tipo de comunidad vegetal se le ha denominado mezquital (González Medrano, 2003). Asimismo, el mezquite es una especie que promueve el establecimiento de otras plantas leñosas mediante la red hifal de hongos micorrizógenos (Monroy-Ata, Peña-Becerril & García-Díaz, 2016). La pregunta por responder con este estudio es: ¿Cómo se desarrolla la sucesión ecológica de la vegetación en un matorral xerófilo que tiende a formar un mezquital?

## METODOLOGÍA

**Zona de estudio.** Los datos para el análisis de las fases sucesionales proceden de mosaicos vegetales de un matorral xerófilo ubicado en el municipio de Santiago de Anaya, Hidalgo, en el Valle del Mezquital. El municipio se encuentra localizado en el paralelo 20° 23' 31" longitud Norte y en el meridiano 98° 58' 22" longitud Oeste, a una altitud de 2,054 m snm. El clima es seco con un periodo de lluvias que abarca de mayo a octubre, la precipitación media anual es de 418.6 mm y la temperatura media anual es de 16.7 °C (INEGI, 2000; Pavón & Meza-Sánchez, 2009).

**Análisis de datos de campo.** Para analizar las fases sucesionales se emplearon los datos reportados por Monroy & Ramírez (2018), para un matorral xerófilo que tiende a formar un mezquital dominado por *Prosopis laevigata*. Asimismo, se tomaron los datos de la fauna reportados por el Centro Nacional de Estudios Municipales (1988). El matorral xerófilo estudiado por Monroy & Ramírez (*op. cit.*) está ubicado en las cercanías (al Noroeste) del poblado de Santiago de Anaya, Hidalgo, en el municipio del mismo nombre y para el reporte se analizó la vegetación de dos mosaicos vegetales de cada una de cuatro fases sucesionales. Para este trabajo se hizo una interpretación estructural y funcional del proceso sucesional en este tipo de vegetación.

## RESULTADOS

En el Cuadro 1, se presenta una caracterización del hábitat de cuatro fases sucesionales, elegidas con base en la estructura y tamaño de la planta dominante en cada etapa seral del matorral xerófilo reportado por Monroy & Ramírez (2018). En los datos se observa que hay un incremento secuencial en el tamaño,

**Cuadro 1. Caracterización del hábitat de cuatro fases sucesionales de un matorral xerófilo con tendencia a un mezquital, en el municipio de Santiago de Anaya, Hidalgo.**

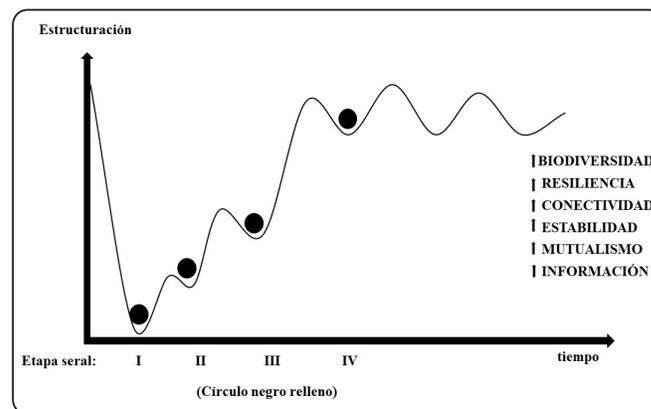
Etapa seral: Componente	Colonización	Intermedia Temprana	Intermedia Tardía	Madura
Profundidad del suelo (aproximadamente):	0.2 m	0.5 m	1 m	>2 m
Especie vegetal dominante:	<i>Buchloë dactyloides</i>	<i>Mimosa depauperata</i>	<i>Mimosa biuncifera</i>	<i>Prosopis laevigata</i>
Herbívoros y consumidores:	Insectos Lagartijas	Roedores Camaleones	Liebres Serpientes	Tlacuache Coyote
Desintegradores:	Bacterias Protozoos	Nematodos Escarabajos	Hongos saprófitos Líquenes	Insectos detritívoros
Formas de vida:	Pterofitas	Hemicriptofitas	Camefitas	Fanerofitas
Estrategia ecológica dominante:	r	r – K	K – r	K
Plantas dominantes:	Herbáceas anuales	Herbáceas perennes	Arbustivas	Arbóreas
Interacción dominante:	Competencia	Neutralismo	Protocooperación	Mutualismo
Colonización micorrízica: (Monroy <i>et al.</i> , 2018)	67%	88%	85%	86%

Estrategias r: canalizan su energía hacia la reproducción. Estrategas K: canalizan su energía hacia la eficiencia en el desarrollo. Pterofitas: plantas anuales. Hemicriptofitas: plantas rosetófilas. Camefitas: arbustos menores a 1 m. Fanerofitas: plantas leñosas mayores a 1 m.

biomasa y estructuración de la vegetación en cada etapa seral; sin embargo, en los mosaicos vegetales estudiados en el campo la sustitución de la comunidad vegetal previa se da gradualmente y no por un cambio abrupto. Así, en la fase de plantas **pioneras** o colonizadoras es dominante la gramínea *Buchloë dactyloides* (Nutt.) Engelm. (zacate búfalo con altura menor a 10 cm), en una segunda fase están las plantas **intermedias tempranas**, dominadas en este caso por el arbusto (menor a 50 cm) *Mimosa depauperata* Benth., en la tercera fase están presentes las plantas **intermedias tardías** dominadas por el arbusto (menor a 150 cm) *Mimosa biuncifera* Benth., finalmente, la fase de plantas **maduras** está dominada, en este matorral xerófilo, por árboles de mezquite (*Prosopis laevigata*) con una altura promedio mayor a 2 m. En el Cuadro 1, se incluyen grupos de organismos propios de cada etapa seral y que han sido observados o reportados por pobladores locales. Asimismo, se presentan las formas de vida dominantes en cada fase sucesional, en las que se puede ver un incremento secuencial en la estructuración y biomasa de las especies dominantes, así como un aumento en la conectividad entre las especies, expresada como interacciones poblacionales de tipo mutualista y por el porcentaje de colonización micorrízica de las raíces en cada etapa sucesional que, desde la segunda fase, es superior al 80%.

En la Figura 1, se expone una hipótesis explicativa del proceso sucesional en un matorral xerófilo, con las cuatro fases

sucesionales descritas en el Cuadro 1. En la gráfica se puede ver que la variable que se incrementa secuencialmente en el tiempo de maduración de la comunidad vegetal es la estructuración (en tamaño y biomasa) de las plantas y que la tendencia del sistema es hacia una mayor biodiversidad, resiliencia, conectividad, estabilidad y mutualismos, característico de las



**Figura 1. Interpretación de las etapas sucesionales de un matorral xerófilo con tendencia a formar un mezquital mediante cambios tipo saltos. Dominancia de plantas en las etapas serales: I herbáceas anuales y perennes, II arbustos rastreros (< 50 cm), III arbustos medianos (<1.5 m), IV árboles (>2 m). Esquema modificado de Godron (1984).**

fases sucesionales maduras de los ecosistemas. En la Figura 1, se observan transiciones de la fase sucesional mediante “saltos”, pero también se pueden presentar cambios graduales como los que representan las curvas de tipo sigmoideo, es decir, asíntotas a un punto con cada vez mayor estructuración que sería el inicio de la siguiente etapa (Figura 2). En los ecosistemas semiáridos, los cambios de fase son normalmente graduales con traslapes de las plantas dominantes durante la maduración de la vegetación, pero al crecer las plantas leñosas incrementan su cobertura cambiando la composición y dominancia de la comunidad. Los “saltos” en la composición de una comunidad vegetal semiárida están relacionados con perturbaciones severas como el fuego, el sobrepastoreo y la tala de árboles.

### DISCUSIÓN

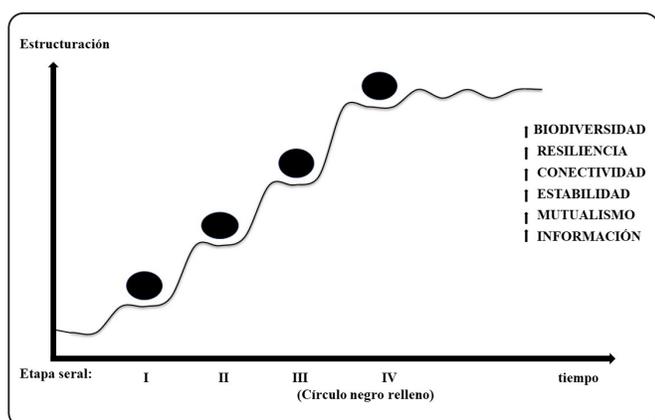
Margalef (1968) menciona que durante la sucesión ecológica en los ecosistemas “hay una tendencia hacia el incremento en biomasa, estratificación, complejidad y diversidad” y que también se ha reportado un cambio gradual hacia la maximización de la producción total. Esto significa que el ecosistema aprovechará al máximo los recursos disponibles para el desarrollo de los organismos, cuya base es la productividad primaria neta. En el caso del matorral xerófilo y debido a que la disponibilidad del agua para el crecimiento de las plantas es el factor más limitante del desarrollo de la comunidad vegetal, la maduración ecosistémica tiene que ver con un mayor aprovechamiento de los recursos hídricos. Por ello, las plantas dominantes en estos ambientes suelen ser freatofitos, como los mezquites (*Prosopis* spp.) y huizaches [*Vachellia farnesiana* (L.) Wight & Arn.], con raíces de 50 m de profundidad (Hernández, 2006) en las etapas serales maduras. Asimismo, la vegetación del semidesierto tiene mecanismos de aprovechamiento hídrico como el metabolismo

ácido de las crasuláceas (CAM) o la ruta fotosintética C4 y múltiples funcionalidades de tolerancia, resistencia y evasión al estrés hídrico. También, en comunidades vegetales de zonas semiáridas se presenta la condensación de neblina en la época seca y fría, en las madrugadas y antes de la salida del sol, que aporta recursos hídricos fuera del periodo de lluvias.

Por otra parte, en la Figura 1, la pregunta fundamental del proceso de sucesión ecológica en un matorral xerófilo es: ¿Cuál es la causa de que el ecosistema tienda a una mayor estructuración que incremente su resiliencia ante factores climáticos extremos? La complejidad en sí misma no tiene un significado ecológico que aumente la funcionalidad ecosistémica, sino la organización cooperativa de la comunidad biótica (Stewart, 2014). Desde esta perspectiva, tiene sentido la definición de sucesión ecológica de Margalef (1968), como un proceso autoorganizativo sustentado en la comunicación, regulación y control entre sus componentes, y que es también equivalente a un proceso de acumulación de información, a la manera que ocurre en los sistemas cibernéticos. Esto da lugar a que cuando en un sistema se alcanza una masa crítica de información (genes, células, estructuras, biomasa), se conforma un nuevo nivel de organización, donde surgen las llamadas propiedades emergentes con una mayor funcionalidad que en el nivel anterior. Así, en el ecosistema se configuran estructuras poblacionales, de gremios, de subcomunidades y de la comunidad biótica como sistema unitario, donde la comunicación, interacciones, retroalimentación negativa (como el sistema depredador-presa), conectividad, cooperación y mutualismos permiten la regulación y control de un sistema cada vez más resiliente.

Entonces, la hipótesis explicativa de la sucesión ecológica en un matorral xerófilo, en su fase inicial, es que la acumulación paulatina de información estructural y funcional, así como un incremento en la conectividad entre sus componentes, permite lograr una creciente regulación, control y resiliencia del ecosistema frente a factores climáticos extremos. La conectividad entre los organismos se logra mediante las simbiosis mutualistas, por ejemplo, si la especie A tiene 4 cualidades o funciones de apropiación de recursos y se asocia con una especie B que tiene otras 4 cualidades diferentes a las de A, entonces, el conjunto tendrá 16 binomios de cualidades que pueden utilizar para incrementar su funcionalidad, como es el caso de la simbiosis cosmopolita entre plantas y hongos micorrízicos (García-Sánchez, Monroy-Ata & Chimal-Sánchez, 2008).

Por lo anterior, al aumentar la estructuración y la funcionalidad durante las fases sucesionales, se conforman niveles de organización más integrativos en sus componentes bióticos y abióticos, ya que son conjuntos de organismos interrelacionados entre sí y estrechamente ligados a su medio ambiente físico o biotopo, que constituyen los *niveles de organización ecológicos*



**Figura 2. Interpretación de las etapas sucesionales de un matorral xerófilo con tendencia a formar un mezquital mediante cambios graduales. Dominancia de plantas en las etapas serales: I herbáceas anuales y perennes, II arbustos rastreros (< 50 cm), III arbustos medianos (<1.5 m), IV árboles (>2 m). Esquema modificado de Godron (1984).**

(grupos de organismos, más su medio ambiente abiótico) y que están organizados jerárquicamente al interior del ecosistema. En estas asociaciones entre organismos en un hábitat determinado, los mutualismos son determinantes en el aprovechamiento de los recursos disponibles, porque al asociarse los individuos se complementan e incrementan su adecuación conjunta. Así, en el caso de la sucesión ecológica de un matorral xerófilo, al alcanzar una estructuración determinada, por ejemplo, por la biomasa de la planta dominante, surgen propiedades emergentes o de mayor alcance como la generación de microclimas bajo la cobertura de las plantas, condensación hídrica en la época seca invernal, protección contra heladas a la vegetación establecida bajo las plantas leñosas, aportación de biomasa al suelo en la época seca, entre otros factores, que muestran una tendencia a un mejor aprovechamiento hídrico y a una mayor resiliencia.

### CONCLUSIONES

Con el fin de comprender el proceso sucesional de la vegetación en un matorral xerófilo, es útil dividir el desarrollo ecosistémico en etapas o fases estructurales, de acuerdo al tamaño en altura y biomasa de las plantas dominantes. Aunque los cambios entre etapas no suceden de forma abrupta, sino que normalmente ocurren de manera gradual y con traslapes, al identificar y caracterizar las estructuras de las plantas dominantes, se observan tendencias en las que coinciden los modelos y tablas de variación de parámetros ecológicos durante el proceso sucesional. No obstante, en la parte funcional de la sucesión ecológica no se ha profundizado en las causas fundamentales de que sea un proceso gradual, por lo que en este trabajo se retoma el planteamiento hecho por Ramón Margalef (*op. cit.*), de que la sucesión ecológica es equivalente a un proceso de acumulación de información, similar a lo que ocurre al formarse nuevos niveles de organización en los seres vivos. La complejidad, por sí misma, no tiene un significado ecológico, sino que es la estructura de un sistema la que está ligada a una o más funciones en los seres vivos. Así, la estructuración como proceso autoorganizativo, sustenta la funcionalidad de la comunicación, conectividad, regulación y control jerárquico entre los elementos del sistema.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen las correcciones realizadas al manuscrito original por anónimos revisores, la lectura crítica del documento original por parte del M. en C. Juan Carlos Peña Becerril, así como el financiamiento para este estudio por parte de la DGAPA, UNAM, mediante el proyecto PAPIIT IN218121.

### REFERENCIAS

Bernal-Ramírez, L. A., Zavala-Hurtado, J. A., Jiménez, M., Cano-Santana, Z. & Fornoni, J. (2019.) Los microcosmos de *Prosopis laevigata* albergan una alta diversidad florística en el Valle de Zapotitlán, Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **90**, 1-14, e902662

- Camargo-Ricalde, S. L. & Dhillion, S. S. (2003). Endemic *Mimosa* species can serve as mycorrhizal “resource islands” within semiarid communities of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza*, **13**, 129-136.
- Centro Nacional de Estudios Municipales. (1988). Los municipios de Hidalgo. Colección: Enciclopedia de los Municipios de México. Centro Nacional de Estudios Municipales. Secretaría de Gobernación. Ciudad de México, México, 302 pp.
- De la Rosa-Mera, C. J. & Monroy-Ata, A. (2006). Mosaicos de vegetación para la restauración ecológica de una zona semiárida. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, **9(2)**, 96-100.
- García-Sánchez, R., Monroy-Ata, A. & Chimal-Sánchez, E. (2008). Hongos micorrizógenos arbusculares asociados a diferentes plantas y matorrales del Valle del Mezquital, Hidalgo, México. In: Montañón, N. M., Camargo-Ricalde, S. L., García-Sánchez, R., Monroy-Ata, A. (eds) *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos*. Mundi-Prensa, México, pp 123-136.
- Godron, M. (1984). *Ecologie de la végétation terrestre*. Ed. Masson. París, Francia. 196 pp.
- González Medrano, F. (2003). Las comunidades vegetales de México. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología. Ciudad de México, México. 77 pp.
- Hernández, H. M. (2006.) *La vida en los desiertos mexicanos*. Fondo de Cultura Económica. Colección La Ciencia para Todos No. 213. Ciudad de México, México, 188 pp.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. (2000). Cuaderno Estadístico Municipal. Ayuntamiento Constitucional de Santiago de Anaya. Gobierno del Estado de Hidalgo. INEGI. Aguascalientes, México.
- Laska, G. (2001). The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology*, **157**, 77-99. DOI: 10.1023/A: 10137600320805
- Mackenzie, A., Ball, A. S. & Virdee, S. R. (2001). *Ecology. Instant Notes Series*. 2a. edición. BIOS Scientific Publishers Limited. Oxford, Reino Unido, 340 pp.
- Margalef, R. (1968). *Perspectives in Ecological Theory*. The University of Chicago Press. Chicago, E.U.A. 111 pp.
- Monroy Ata, A. & Ramírez Saldívar, K. Y (2018). Relación entre sucesión ecológica vegetal y hongos micorrizógenos arbusculares en un matorral xerófilo en el Centro de México. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, **21(2)**, 13-29.
- Monroy-Ata, A., Estevez-Torres, J., García-Sánchez, R. & Ríos-Gómez, R. (2007). Establecimiento de plantas mediante el uso de micorrizas y de islas de recursos en un matorral xerófilo deteriorado. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **80S**, 49-57.
- Monroy-Ata, A., Peña-Becerril, J. C. & García-Díaz, M.

- (2016). Chapter 4. Mycorrhizal Symbiosis Organization of Dominant Tree *Prosopis laevigata* (Mesquite) in a Xeric Shrub of Central Mexico. En: Pagano, M.C. (Ed.). *Recent Advances on Mycorrhizal Fungi*. Springer International Publishing. Suiza, pp: 35-45.
- Olalde-Portugal, V., Frías-Hernández, J. T., Aguilar-Ledezma, A. L., Pescador, N. & Aguilera-Gómez, L. I. (2000), Caracterización microbiológica de suelos de islas de fertilidad de mezquite [*Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Wild.) M.C. Johnst.] en ambientes semiáridos. En: *El mezquite árbol de usos múltiples. Estado actual del conocimiento en México*. Universidad de Guanajuato y UAM-Iztapalapa, pp: 95-107.
- Pavón, N. P. & Meza-Sánchez, M. (2009). Cambio Climático en el estado de Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo, p 125-126.
- Stewart, J. E. (2014). The direction of evolution: The rise of cooperative organization. *ByoSystems*, **123**, 27-36.