



FACULTAD DE INGENIERÍA Y ARQUITECTURA
ESCUELA PROFESIONAL DE INGENIERÍA AMBIENTAL

Metaboloma en la ecología funcional: Revisión sistemática

TESIS PARA OBTENER EL TÍTULO PROFESIONAL DE:
INGENIERA AMBIENTAL

AUTORA:

Rondinel Ochoa, Hylenne Sarahi (ORCID: 0000-0001-8224-1649)

ASESOR:

Dr. Lozano Sulca, Yimi Tom (ORCID: 0000-0002-0803-1261)

LÍNEA DE INVESTIGACIÓN:

Calidad y Gestión de los Recursos Naturales

LIMA – PERÚ

2022

Dedicatoria

A mi amado hijo Adriano por ser la fuente de motivación e inspiración de mi lucha constante.

A mis padres que me dieron la confianza y optimismo para superar situaciones adversas, y especialmente a mi madre que es un ejemplo de vida y ser mi apoyo constante.

A mi familia que me empuja a cumplir con mis metas propuestas.

Agradecimiento

A Dios, por brindarme salud y sabiduría.

A mi familia, por ser mi impulso.

A la Universidad por brindarme los conocimientos esenciales para el desarrollo de mi carrera.

Índice de contenidos

Carátula	i
Dedicatoria	ii
Agradecimiento	iii
Índice de Contenidos	iv
Índice de Tablas	v
Índice de Figuras	vi
Resumen	vii
Abstract	viii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. MARCO TEÓRICO	7
III. METODOLOGÍA	15
3.1. Tipo y diseño de investigación	15
3.2. Categorías, subcategorías y matriz de categorización apriorística	16
3.3. Escenario de estudio	17
3.4. Participantes	17
3.5. Técnicas e instrumentos de recolección de datos	17
3.6. Procedimientos	18
3.7. Rigor científico	18
3.8. Aspectos éticos	19
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	20
4.1. El metaboloma en la ecología vegetal	20
4.2. Medición, interpretación y contextualización del metaboloma vegetal	26
4.3. Contenido de características especiales	35
V. CONCLUSIONES	40
VI. RECOMENDACIONES	41
REFERENCIAS	43

Índice de Tablas

Tabla Nº 1. Matriz de categorización apriorística

16

Índice de Figuras

Figura N° 1. Contextualizando el metaboloma vegetal	2
Figura N° 2. La dimensionalidad y resolución del metaboloma versus rasgos funcionales	5
Figura N° 3. Superposición entre metabolómica y ecología.	28
Figura N° 4. Necesidades de investigación para la integración del metaboloma en la ecología funcional	38

Resumen

Un objetivo principal de la ecología es mejorar los atributos de los individuos para comprender los procesos a escala de población, comunidad y ecosistema. Dichos atributos generalmente se describen utilizando rasgos funcionales, es decir, características estandarizadas que afectan la aptitud a través de efectos sobre la supervivencia, el crecimiento y/o la reproducción. Sin embargo, los rasgos funcionales de uso común están siendo cada vez más criticados por no ser verdaderamente mecanicistas y por ser predictores cuestionables de los procesos ecológicos. Aquí se revisa y estudia cómo el metaboloma (es decir, los miles de metabolitos únicos que sustentan la fisiología) pueden mejorar la ecología basada en rasgos y nuestra comprensión del funcionamiento de las plantas y los ecosistemas. Se explora cómo el metaboloma se relaciona con los rasgos funcionales de las plantas, con referencia a las compensaciones de la historia de vida que rigen la aptitud entre generaciones y la plasticidad que da forma a la aptitud dentro de las generaciones. También se identifican soluciones a los desafíos de adquirir, interpretar y contextualizar los datos del metaboloma, y se propone una hoja de ruta para integrar el metaboloma en la ecología. Se demuestra el potencial del metaboloma para mejorar el poder mecánico y predictivo en ecología al proporcionar un acoplamiento de alta resolución entre fisiología y estado físico. Sin embargo, la aplicación de la metabolómica a las cuestiones ecológicas está actualmente limitada por la falta de marcos conceptuales, técnicos y de datos, que deben superarse para aprovechar todo el potencial del metaboloma para la ecología.

Palabras clave: Ecofisiología, Rasgos funcionales, Historia de vida, Metabolito, Metabolómica.

Abstract

A primary goal of ecology is to improve the attributes of individuals to understand population, community, and ecosystem-scale processes. These attributes are usually described using functional traits, that is, standardized characteristics that affect fitness through effects on survival, growth and/or reproduction. However, functional traits in common use are increasingly being criticized for not being truly mechanistic and for being questionable predictors of ecological processes. Here we review and study how metaboloma (that is, the thousands of unique metabolites that support physiology) can improve trait-based ecology and our understanding of how plants and ecosystems work. It explores how metaboloma relates to the functional traits of plants, with reference to the trade-offs of life history that govern intergenerational fitness and plasticity that shapes fitness within generations. It also identifies solutions to the challenges of acquiring, interpreting and contextualizing metaboloma data, and proposes a roadmap for integrating metaboloma into ecology. It demonstrates the potential of metaboloma to improve mechanical and predictive power in ecology by providing a high-resolution coupling between physiology and fitness. However, the application of metabolomics to ecological issues is currently constrained by the lack of conceptual, technical and data frameworks, which must be overcome to harness the full potential of metaboloma for ecology.

Keywords: Ecophysiology, Functional traits, Life history, Metabolite, Metabolomics.

I. INTRODUCCIÓN

Los rasgos funcionales se han utilizado ampliamente para caracterizar organismos en todo el árbol de la vida. Sin embargo, su origen y uso más común es con referencia al reino vegetal (Echeverri et al. 2020). Por ejemplo, los rasgos funcionales de las plantas se han utilizado para explicar la variación en las compensaciones de la historia de vida de las plantas, la composición de la comunidad, interacciones entre especies y procesos ecosistémicos (Lundgren et al. 2021).

Sin embargo, los rasgos funcionales de las plantas más utilizados (p. ej., altura de la planta, masa de la semilla, área foliar, SLA y contenido de carbono, nitrógeno y fósforo de la hoja; dejan sin explicar una gran fracción de la variación en los procesos ecológicos, lo que limita la posibilidad de proporcionar información mecanicista sobre los efectos de las plantas en los procesos del ecosistema (Laughlin et al. 2020).

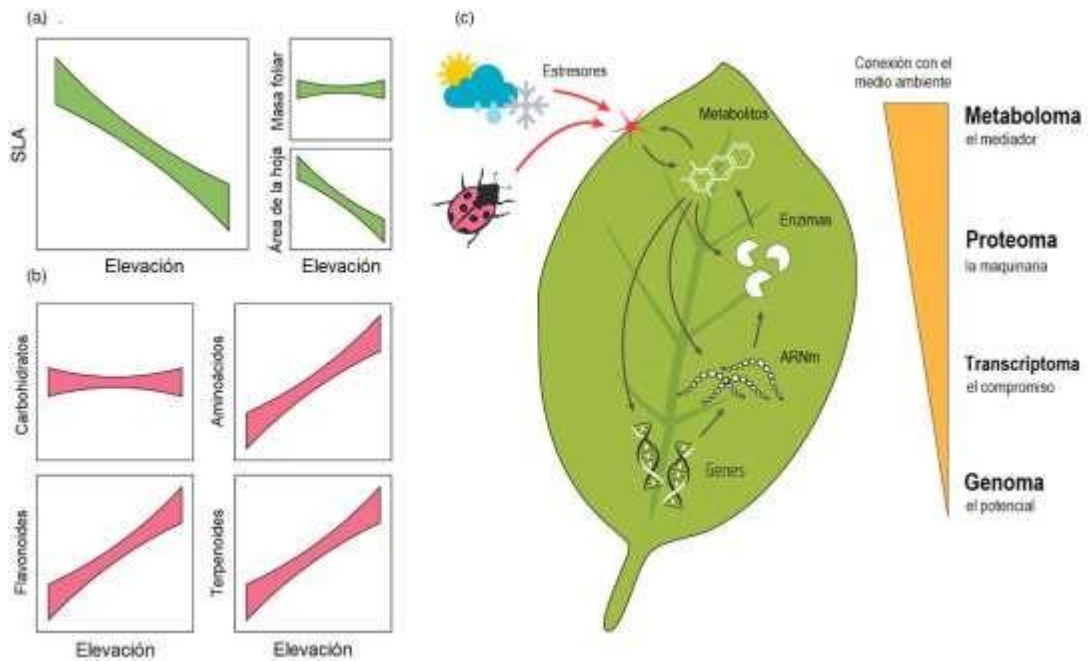
Comprender cómo las características funcionales de las plantas, como el tamaño de la planta, el área foliar y el tamaño de la semilla, influyen en la aptitud a través de sus efectos en las tasas vitales es un objetivo central de la ecología funcional. La suposición de que el desempeño demográfico de las plantas se puede predecir a partir de los rasgos funcionales es fundamental para su aplicación en la ecología comunitaria y la dinámica de los ecosistemas. Sin embargo, a pesar de ser una base clave de la ecología basada en rasgos, la evidencia que sustenta las relaciones entre los rasgos de las plantas y las tasas vitales o la historia de vida es mixta, con estudios encontrando relaciones relativamente débiles a escalas globales (van der Plas et al. 2020).

Tal complejidad en la interpretación de la base mecanicista de los rasgos funcionales puede enmascarar la verdadera naturaleza de los vínculos entre la fisiología y un proceso ecológico de interés (Funk et al. 2017). Como consecuencia, mientras que los rasgos funcionales son fundamentales para

caracterizar cómo funcionan las plantas, son sustitutos imperfectos de la fisiología y, por lo tanto, a menudo no pueden proporcionar una base mecánica para el funcionamiento de las plantas y su influencia sobre las poblaciones, comunidades o ecosistemas (Figura 1a, b).

El metaboloma, como algunos rasgos funcionales, se encuentra en la interfaz entre los genes y el medio ambiente (Figura 1c), pero es único porque abarca los procesos fisiológicos que actúan para maximizar la aptitud física tanto durante la vida de un individuo como entre generaciones. Por lo tanto, al comprender la composición, la abundancia y la interacción de muchos miles de metabolitos, el metaboloma proporciona una medida directa y multidimensional de los mecanismos moleculares a través de los cuales los procesos evolutivos y ecológicos dan forma al funcionamiento de las plantas, pero no agrega dichos mecanismos en un pequeño número de variables (Van Dam y Van Der Meijden 2018). De esto se deduce que el metaboloma en sí mismo es un vasto depósito de rasgos funcionales. Sin embargo, el metaboloma permanece en la periferia de la ecología y se han realizado pocos intentos para integrar el metaboloma en enfoques basados en rasgos.

Figura N° 1. Contextualizando el metaboloma vegetal



(a) Una relación hipotética entre la elevación sobre el nivel del mar y SLA, incluidas sus características constituyentes (masa y área de la hoja), según la cual una interpretación sería que las hojas se vuelven menos productivas a mayor altitud. (b) La misma relación capturada a través de cambios dentro del metaboloma de la planta, a saber, concentraciones de carbohidratos, aminoácidos, flavonoides y terpenoides, a través de la cual está claro que las reducciones en SLA están influenciadas por una mayor inversión en defensa tisular (es decir, flavonoides, terpenoides) en mayor elevación. (c) Un esquema que muestra cómo el metaboloma de la planta es la interfaz entre los genes y el medio ambiente.

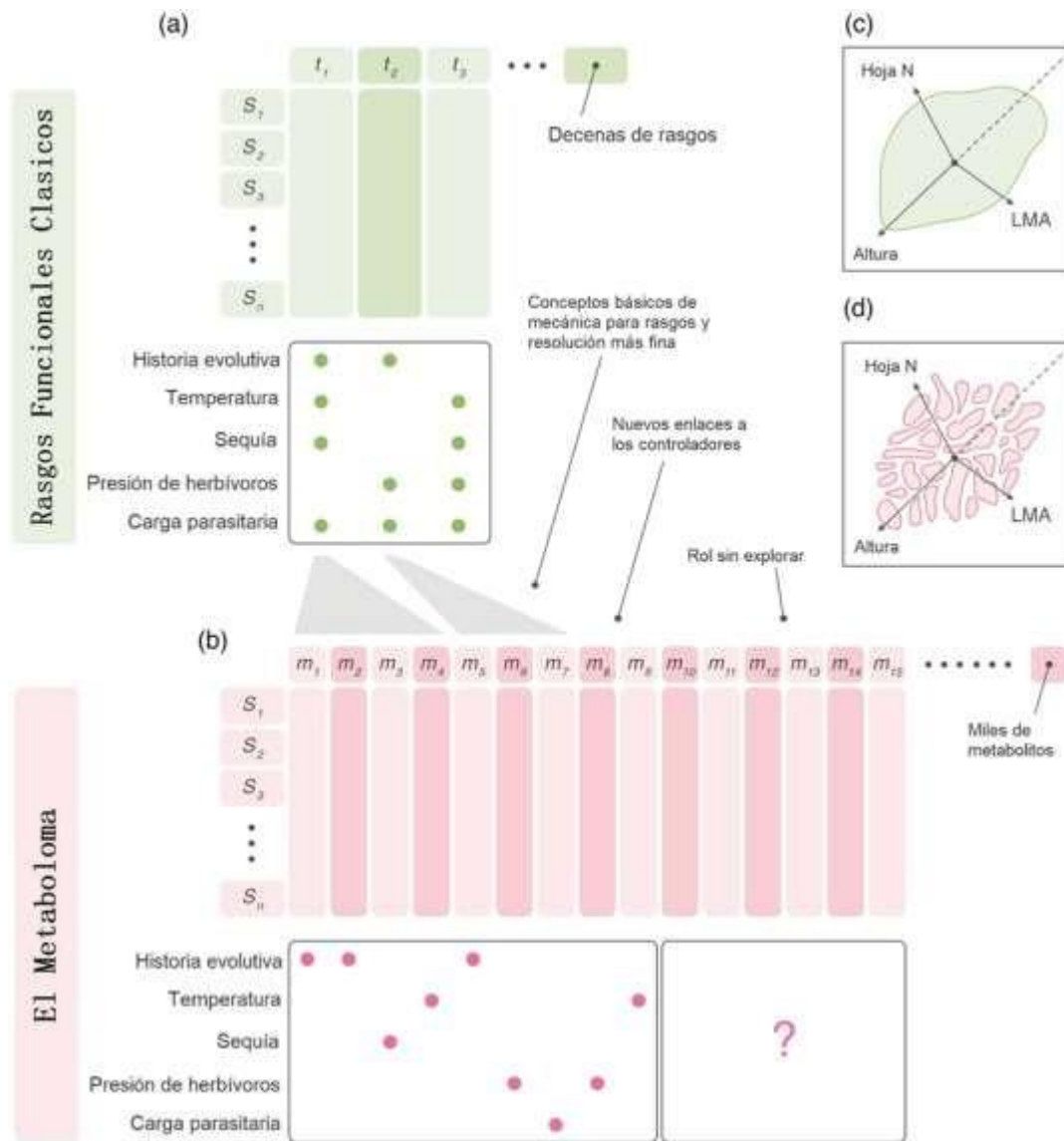
En realidad, es poco probable que cualquier conjunto de rasgos funcionales medidos abarque todas las variaciones en la aptitud o función de la planta (Díaz et al. 2016). La metabolómica avanzada permite la combinación de rasgos fenotípicos de plantas tradicionales (biomasa, probabilidad de floración) con fenotipos químicos de plantas. Sin embargo, la realización del verdadero potencial de la ecometabolómica se ve obstaculizada porque las disciplinas que la componen difieren mucho en sus enfoques experimentales, flujos de trabajo y normas (Figura 2b). Estas diferencias presentan desafíos que deben superarse si las dos disciplinas constituyentes se integran con éxito y el potencial de la ecometabolómica se realiza con éxito.

La cantidad de información biológica capturada por el metaboloma también debería permitir una separación mucho mayor de las especies a lo largo de las compensaciones establecidas de la historia de vida (Díaz et al. 2016) que los rasgos funcionales clásicos (Figura 2c, d), aunque esto sigue pendiente probarse empíricamente. Es importante destacar que los roles de la mayoría de los metabolitos en la configuración de la función y la aptitud de las plantas siguen sin explorarse (Figura 2b), lo que convierte al metaboloma en una frontera para mejorar el poder explicativo en la ecología basada en rasgos.

Esta característica especial representa un esfuerzo coordinado para centrar la atención en el potencial del metaboloma para proporcionar una visión mecanicista más profunda y un poder predictivo para una variedad de preguntas ecológicas. En este editorial, nos enfocamos en el vínculo entre el metaboloma y los rasgos funcionales de la planta, que son métricas establecidas y de uso común del funcionamiento de la planta.

Se consideró la capacidad del metaboloma para arrojar luz sobre los mecanismos detrás de los rasgos funcionales de las plantas y desbloquear una nueva generación de rasgos funcionales moleculares que sustentan los vínculos entre la fisiología y los procesos ecológicos (Sardans et al. 2020), poniendo especial énfasis en las compensaciones de la historia de vida que gobiernan la aptitud a lo largo de múltiples generaciones y la plasticidad que da forma a la aptitud durante la vida de un individuo.

Figura N° 2. La dimensionalidad y resolución del metaboloma versus rasgos funcionales.



(a, b) Tablas que ilustran la dimensionalidad de los datos que describen (a) rasgos funcionales clásicos (verde) o (b) el metaboloma (rojo) de n especies (filas). Las columnas representan una pequeña selección de rasgos (t_x) o metabolitos (m_x), y se dan estimaciones del número total de rasgos/metabolitos que se pueden obtener de un esfuerzo de muestreo. También se muestran relaciones hipotéticas entre rasgos/metabolitos y algunos impulsores de la aptitud o función de la planta (recuadros blancos, puntos de colores), así como un acoplamiento plausible entre algunos rasgos funcionales y algunos metabolitos (sombreado gris). (c, d) Separaciones hipotéticas de especies de (a, b) en grupos distintos usando ordenaciones basadas en (c) rasgos funcionales clásicos o (d) el metaboloma.

Luego se examinan y proponen soluciones a los principales desafíos de adquirir, interpretar y contextualizar datos metabolómicos en estudios ecológicos. Finalmente, se sintetizan estos conocimientos para construir una hoja de ruta para integrar la metabolómica en la ecología, incluidas preguntas clave para futuras investigaciones.

Sobre la base de realidad problemática presentada se planteó el problema general y los problemas específicos de la investigación. El problema general de la investigación fue ¿Cómo los metabolomas contribuyen a la Ecología Funcional? Los problemas específicos de la investigación fueron los siguientes:

- **PE1:** ¿Cuál es la participación del metaboloma en la ecología vegetal?
- **PE2:** ¿Cómo medir, interpretar y contextualizar el metaboloma vegetal?
- **PE3:** ¿Qué características especiales componen al metaboloma respecto a la ecología funcional?

El objetivo general fue Revisar los aportes del metaboloma a la Ecología Funcional. Los objetivos específicos fueron los siguientes:

- **OE1:** Explicar la participación del metaboloma en la ecología vegetal.
- **OE2:** Analizar la medición, interpretación y contextualización del metaboloma vegetal.
- **OE3:** Explorar las características especiales que componen al metaboloma respecto a la ecología funcional.

II. MARCO TEÓRICO

A continuación, se presentan los antecedentes más relevantes en respuesta a revisar la literatura sobre los aportes del metaboloma a la Ecología Funcional; y cómo esto podría vincularse a un marco para la generación de estrategias de manejo y conservación ecológicas.

Sytiuk et al. (2022) evaluaron si *Sphagnum* predice una variación adicional en la composición y el funcionamiento de la comunidad microbiana de las turberas más allá de lo que se podría predecir a partir de las características ambientales. Recolectaron *Sphagnum* y datos microbianos de cinco turberas europeas distribuidas a lo largo de un gradiente latitudinal. Evaluaron los rasgos anatómicos y morfológicos y los metabolitos de *Sphagnum*, usando modelos de ecuaciones estructurales (SEM) y análisis de distancia filogenética. La composición y los rasgos de la comunidad microbiana variaron independientemente tanto de la *Sphagnum* como del gradiente latitudinal. Específicamente, la adición de *Sphagnum* a variables climáticas y edáficas al SEM le permitió explicar una mayor proporción de la varianza explicada. Esta observación fue más evidente para la biomasa de los descomponedores (+42 %) y fotótrofos (+19 %), así como para los rasgos microbianos de rendimiento de crecimiento (+10 %). Como tal, *Sphagnum* fueron importantes impulsores de la estructura y los rasgos de la comunidad microbiana, pero fueron malos predictores.

Rawlings et al. (2022) examinaron las respuestas metabólicas de *Mucidula mucida*, un componente dominante de las comunidades pioneras en las ramas de haya en los bosques británicos, y *Exidia glandulosa*, un componente seleccionado por estrés de las mismas comunidades, en respuesta a la temperatura constante y cíclica diurna. Aplicaron metabolómica y proteómica no dirigidas a bloques de madera de haya, colonizados por *M. mucida* o *E. glandulosa* y expuestos a ciclos diurnos (media 15 ± 10 °C) o temperatura constante (15 °C), en un diseño totalmente factorial. Los metabolitos y las proteínas vinculados a la degradación de la

lignina, el ciclo del ácido cítrico, la vía de las pentosas fosfato, el metabolismo de los carbohidratos, el metabolismo de los ácidos grasos y la biosíntesis y el recambio de proteínas estaban insuficientemente enriquecidos a temperaturas fluctuantes, en comparación con temperaturas estables, en el generalista *M. mucida*. Por el contrario, *E. glandulosa* mostró poca respuesta diferencial a los tratamientos experimentales.

Williams et al. (2022) plantearon la hipótesis de que las altas tasas de exudación de las raíces se vinculan con los rasgos de las raíces que indican un crecimiento de explotación. Recolectaron exudados de raíces de plantas cultivadas en suelo de campo, así como lixiviados de todo el sistema planta-suelo, para evaluar tanto la cantidad como la calidad de los exudados de raíces, y su interacción con el metaboloma del suelo, en 18 especies comunes de pastizales. Encontraron que la exudación variaba con el grupo funcional de la planta y que las diferencias dependían de las características. En particular, el diámetro de la raíz, la densidad del tejido de la raíz y el contenido de nitrógeno de la raíz explicaron gran parte de la variación en el metaboloma del exudado, junto con la filogenia de la planta. La tasa específica de exudación de la raíz fue más alta en las hierbas y se correlacionó negativamente con la densidad del tejido de la raíz, un rasgo indicativo de una estrategia conservadora de uso de recursos, y se correlacionó positivamente con el diámetro de la raíz, que se asocia con la colaboración microbiana y la 'contratación' de recursos.

Weinhold et al. (2022) postularon que la diversidad química de hojas, raíces y exudados de raíces aumenta con la diversidad de árboles. Se tomaron muestras de raíces, exudados de raíces y hojas de cuatro especies de árboles (*Cinnamomum camphora*, *Cyclobalanopsis glauca*, *Daphniphyllum oldhamii* y *Schima superba*) de parcelas seleccionadas en BEF-China. Los metabolomas de exudado se normalizaron sobre su nivel de carbono orgánico no urgente. Se aplicaron análisis multivariados para identificar el efecto de los árboles vecinos (locales) y la diversidad de la parcela en los metabolomas de los árboles. Los metabolitos específicos de la especie y de

la muestra se asignaron a las principales clases de compuestos utilizando la herramienta *ClassyFire*, mientras que los metabolitos potenciales relacionados con los efectos de diversidad se anotaron manualmente. Las especies de árboles individuales mostraron distintos metabolomas de hojas, raíces y exudado de raíces. La principal clase de compuestos en las hojas fueron los flavonoides, mientras que los ácidos carboxílicos, los lípidos de prenol y los alcaloides específicos fueron más prominentes en los exudados de las raíces y las raíces.

Philbin et al. (2022) exploraron el desarrollo de la complejidad estructural y la diversidad composicional resultante de diferentes interacciones bióticas y abióticas en *Piper kelleyi* Tepe (*Piperaceae*). Utilizaron el arbusto tropical *P. kelleyi*, como un sistema modelo para examinar las interacciones entre los factores ecológicos y las dimensiones de la diversidad fitoquímica. También compararon la diversidad composicional y la complejidad metabólica mediante cromatografía líquida y ¹H NMR, para examinar las ventajas y desventajas entre la diversidad composicional y la complejidad estructural. Los cambios sutiles en la luz del sotobosque del bosque se asociaron con aumentos en la herbivoría que aumentaron directamente la diversidad composicional e indirectamente redujeron la complejidad estructural en *P. kelleyi*. Esto se atribuyó a productos de oxidación resultantes de la descomposición impulsada por la herbivoría de compuestos de defensa estructuralmente complejos. Este tipo de resultado complejo permanecería sin detectar utilizando enfoques de ecología química estándar y explica los cambios moleculares detallados que probablemente afecten las interacciones de las especies.

Fernandez-Conradi et al. (2022) utilizaron el conocimiento previo de la composición fitoquímica a nivel de especie para más de 400 especies de plantas de los Alpes suizos. Usando experimentos de jardín comunes, estimaron el daño de los herbívoros durante toda la temporada en comunidades de plantas de diversidad fitoquímica baja (promedio de 3,500 moléculas únicas) y alta (promedio de 4,500 moléculas únicas) que se

plantaron en los sitios de vegetación colline, montañosa y alpina a lo largo de dos transectos de elevación en el Alpes. Encontraron que las comunidades de plantas de alta diversidad fitoquímica mostraron niveles reducidos de daño por herbívoros en los sitios de colline (baja elevación), pero este patrón se revirtió en los sitios alpinos (alta elevación). Sus resultados sugieren que el resultado de la diversidad fitoquímica en las interacciones planta-herbívoro depende de las características de las comunidades locales de herbívoros, junto con las compensaciones entre las defensas químicas y otras características de la planta (es decir, las defensas físicas y la palatabilidad de la planta).

Monson et al. (2022) unieron la teoría ecológica con los descubrimientos en biología multiómica para comprender mejor cómo la selección ha dado forma a los mecanismos de las compensaciones crecimiento (G) sobre la defensa (D) G-D. Los estudios multiómicos revelan patrones estratégicamente coordinados en la asignación de recursos que están habilitados por la diafonía de fitohormonas y las cascadas de señales transcripcionales. La asignación coordinada de recursos justifica el marco de la teoría de la optimización, al tiempo que proporciona una visión mecánica de las retroalimentaciones y los centros de control que calibran los compromisos de compensación de G-D. Se usó la literatura existente para describir la hipótesis de asignación coordinada de recursos (CoRAH) que explica los controles celulares equilibrados durante la expresión de las compensaciones de G-D, mientras mantiene los grupos de recursos almacenados para amortiguar los impactos de tensiones futuras. Los mecanismos integradores del CoRAH unifican las perspectivas del lado de la oferta y la demanda de las teorías previas de compensación de G-D.

Se procede a explicar las bases teóricas y conceptos asociados a la participación del metaboloma en la ecología vegetal; la medición, interpretación y contextualización del metaboloma vegetal; y las características especiales que componen al metaboloma respecto a la ecología funcional.

Un principio central de la ecología funcional es la comprensión de que los organismos muestran características que van más allá de la taxonomía al explicar cómo afectan y responden a su entorno (Calow 1987). Esta comprensión ha llevado a la adopción generalizada de enfoques basados en rasgos para vincular el funcionamiento de los organismos con los procesos ecológicos que operan a escala de población, comunidad y ecosistema.

Los enfoques basados en rasgos se encarnan de manera más famosa en el concepto de rasgos funcionales: un conjunto de características morfológicas, fisiológicas, fenológicas o de comportamiento de un organismo que impactan en la aptitud a través de sus efectos sobre la supervivencia, el crecimiento y/o la reproducción (Violle et al. 2007).

El término 'rasgo funcional' se ha aplicado ampliamente a los análisis de los rasgos de las especies, y el significado del término ha variado cuando se aplica a través de escalas de organización ecológica (Violle et al. 2007). El reconocimiento del vínculo entre los rasgos funcionales y los procesos a través de múltiples escalas ecológicas (p. ej., aptitud, asamblea comunitaria, función del ecosistema) ha provocado una oleada de investigaciones para mejorar los enfoques basados en rasgos (Gross et al. 2017). El metaboloma, es decir, el nombre colectivo de las decenas de miles de metabolitos que son los sustratos y productos de las reacciones enzimáticas ofrece un puente mecánico entre la fisiología vegetal y los procesos ecológicos (Figura 1c).

Las plantas producen cientos de miles de pequeñas moléculas conocidas como metabolitos especializados, muchas de las cuales tienen importancia económica y ecológica. Esta notable variedad es consecuencia de la diversidad y rápida evolución de rutas metabólicas especializadas. Estas nuevas rutas biosintéticas se originan a través de la duplicación de genes o de la divergencia funcional de los genes existentes y, posteriormente, evolucionan a través de la selección y/o la deriva (Wang et al. 2019). Los estudios de las últimas dos décadas revelaron que diversas vías metabólicas

especializadas han resultado de la incorporación de enzimas metabólicas primarias (Peters et al. 2019).

Si bien algunas familias de metabolitos están restringidas a taxones particulares, como los glucosinolatos en Brassicales, muchos se producen en todo el reino vegetal (Fahey, Zalcmann y Talalay 2001). Por lo tanto, el metaboloma varía entre órganos, individuos, poblaciones y especies debido a factores genéticos y ambientales que operan en múltiples escalas de tiempo (Schuman y Baldwin 2016).

En este sentido, el metaboloma está regulado por el mismo conjunto de procesos evolutivos y ecológicos que limitan la interpretación de los rasgos funcionales clásicos. Sin embargo, el metaboloma puede proporcionar una mejor comprensión mecánica en contextos ecológicos y evolutivos.

En el nivel más básico, los conjuntos de datos que describen los rasgos funcionales clásicos y el metaboloma comparten una estructura similar (Figura 2a, b), aunque comprenden decenas de rasgos frente a miles de metabolitos (comúnmente expresados como presencias/ausencias o abundancias). Sin embargo, una faceta única de los datos de metabolómica es la provisión adicional de información química de fondo sobre los metabolitos detectados (ver Cuadro 2).

Dicha información química permite a los investigadores caracterizar no solo los metabolitos asociados con un cambio entre muestras, sino también los tipos de estructuras químicas y/o rutas bioquímicas involucradas (Djoumbou Feunang et al. 2016). Como tal, las mediciones del metaboloma proporcionan una gran cantidad de contexto molecular con el que interpretar cada variable en él, lo que no es automáticamente el caso de los rasgos funcionales clásicos.

Para ilustrar aún más el poder explicativo del metaboloma, imaginemos que un conjunto de rasgos funcionales medidos es suficiente para capturar todas

las variaciones en la aptitud o función de la planta entre las muestras. En esta situación, la medición de los metabolomas de las mismas muestras proporcionaría dos herramientas interpretativas más. Primero, al identificar qué metabolitos son responsables de los cambios en los rasgos (Figura 2a, b: sombreado gris), sería posible determinar los mecanismos moleculares detrás de los cambios entre las muestras (Walker et al. 2019).

En segundo lugar, la mayoría de los rasgos funcionales son la agregación de muchos procesos fisiológicos que interactúan, lo que dificulta aislar los efectos de factores externos, como la historia evolutiva, el clima o las interacciones entre organismos, en la aptitud de la planta (Figura 2a) (Walker et al. 2020).

El metaboloma proporciona una medida directa de tales procesos fisiológicos, lo que facilita identificar qué factores externos afectan qué aspectos de la aptitud o función de la planta (Figura 2b , recuadro blanco) (Van Dam y Van Der Meijden 2018). En resumen, al medir el metaboloma junto con los rasgos funcionales clásicos, los investigadores obtendrían una mayor comprensión de los mecanismos y una resolución más fina que la proporcionada por los rasgos funcionales solos.

La notable diversidad de metabolitos especializados producidos por las plantas ha inspirado varias décadas de investigación y generado una larga lista de teorías para guiar los estudios ecológicos empíricos. Sin embargo, las restricciones analíticas y la falta de flujos de trabajo de procesamiento no dirigidos han impedido durante mucho tiempo la elaboración de perfiles completos de metabolitos y, en consecuencia, la recopilación de monedas críticas para probar las predicciones teóricas sobre las funciones ecológicas de la diversidad metabólica de las plantas. (Wishart 2005).

Los avances en la metabolómica de la espectrometría de masas (EM) han revolucionado el inventario a gran escala y la anotación de sustancias químicas a partir de muestras biológicas. Por lo tanto, la próxima generación

de metabolómica de la EM impulsada por los nuevos desarrollos de la bioinformática proporciona un marco largamente esperado para revisar las cuestiones ecológicas centradas en el metabolismo, al igual que los avances en la secuenciación de próxima generación de las últimas dos décadas impactaron todos los horizontes de investigación en genómica. (Yang et al. 2019).

Los primeros estudios en ecología química utilizaron estándares analíticos para determinar la presencia o abundancia de un conjunto limitado de metabolitos predeterminados en una muestra. El campo ahora se ha desplazado hacia la metabolómica no dirigida, que en cambio intenta detectar e identificar todos los miles de metabolitos en una muestra (Schrimpe-Rutledge et al. 2016).

La metabolómica no dirigida es una poderosa herramienta holística que requiere solo pequeñas cantidades de material y utiliza extracciones de laboratorio simples en comparación con otros enfoques ómicos. Sin embargo, emplea una tubería analítica compleja y produce muchos miles de metabolitos a menudo desconocidos, los cuales crean grandes desafíos para la interpretación (Allard, Genta-Jouve y Wolfender 2017).

En consecuencia, la mayoría de los estudios de metabolómica ecológica se limitan a las plantas, en particular especies modelo o comparaciones de tratamiento dentro de la especie, con pocos estudios que intenten comparaciones de múltiples especies (Ristok et al. 2019). Impulsos recientes hacia la ecología de "grandes datos", junto con costos analíticos decrecientes y mejores herramientas de análisis de datos, hacen cada vez más posible realizar los estudios de múltiples especies necesarios para explorar la relevancia del metaboloma para las evaluaciones basadas en rasgos del funcionamiento de las plantas y los ecosistemas. Sin embargo, aún no existe un marco coherente para armonizar la adquisición, la estandarización y el análisis de datos en dichos estudios (Katz et al. 2021).

III. METODOLOGÍA

3.1. Tipo y diseño de investigación

En el nivel más básico, los conjuntos de datos que describen los rasgos funcionales clásicos y el metaboloma comparten una estructura similar (Figura 2 a, b), aunque comprenden decenas de rasgos versus miles de metabolitos (comúnmente expresados como presencias/ausencias o abundancias). Sin embargo, una faceta única de los datos de metabolómica es la provisión adicional de información química de fondo sobre metabolitos detectados.

Dicha información química permite a los investigadores caracterizar no solo los metabolitos asociados con un cambio entre muestras, sino también los tipos de estructuras químicas y/o vías bioquímicas involucradas (Djoumbou Feunang et al. 2016). Como tal, las mediciones del metaboloma proporcionan una gran cantidad de contexto molecular con el que interpretar cada variable en él, lo que no es automáticamente el caso de los rasgos funcionales clásicos.

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

Esta investigación cumple con el propósito fundamental de producir conocimiento y teorías, investigación básica (Hernández Sampieri & Mendoza Torres, 2018, p. 29), puesto que responde al propósito de responder los aportes del metaboloma a la Ecología Funcional; y cómo esto podría vincularse a un marco para la generación de estrategias de manejo y conservación ecológicas.

3.2. Categorías, subcategorías y matriz de categorización apriorística

Tabla N° 1. Matriz de categorización apriorística

OBJETIVO GENERAL	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	PROBLEMAS ESPECÍFICOS	CATEGORÍA	SUBCATEGORÍA
Revisar los aportes del metaboloma a la Ecología Funcional.	Explicar la participación del metaboloma en la ecología vegetal.	¿Cuál es la participación del metaboloma en la ecología vegetal?	El Metaboloma en la Ecología vegetal	<ul style="list-style-type: none"> • El metaboloma y la historia de vida de las plantas. • El metaboloma y la plasticidad fenotípica de las plantas.
	Analizar la medición, interpretación y contextualización del metaboloma vegetal.	¿Cómo medir, interpretar y contextualizar el metaboloma vegetal?	Medición, interpretación y contextualización del metaboloma vegetal.	<ul style="list-style-type: none"> • Desafío 1: Diseño de estudios de metabolómica ecológica. • Desafío 2: adquisición de datos de metabolómica. • Desafío 3: Estadísticas para la metabolómica ecológica.
	Explorar las características especiales que componen al metaboloma respecto a la ecología funcional.	¿Qué características especiales componen al metaboloma respecto a la ecología funcional?	Contenido de características especiales.	<ul style="list-style-type: none"> • Mecanismos detrás del ensamblaje de la comunidad vegetal. • Interacciones planta-organismo. • Efectos de las plantas y los microorganismos del suelo en los procesos del ecosistema. • Mejorar las predicciones de estos.

3.3. Escenario de estudio

Para ilustrar aún más el poder explicativo del metaboloma, se visualiza que un conjunto de rasgos funcionales medidos es para capturar todas las variaciones en la aptitud o función de la planta entre las muestras.

3.4. Participantes

En primer lugar, una vez identificados los metabolitos que carrejan los cambios en los rasgos funcionales (Figura 2 a, b: sombreado gris), se permite determinar los mecanismos moleculares detrás de los cambios entre las muestras (por ejemplo, Walker et al. 2019)). En segundo lugar, la mayoría de los rasgos funcionales son la agregación de muchos procesos fisiológicos que interactúan (Funk et al. 2017), lo que dificulta aislar los efectos de factores externos, como la historia evolutiva, el clima o las interacciones entre organismos, en la aptitud de la planta (Figura 2a, blanco).

Los avances en metabolómica de la planta han permitido los análisis a gran escala que han identificado la variación cualitativa y cuantitativa en el contenido metabólico de diversas especies, y esta variación se ha vinculado a los factores genéticos a través de genético-enfoques cartográficos, proporcionando una visión de la arquitectura genética del metaboloma de la planta (Van Dam y Van Der Meijden 2018), lo que facilita identificar qué factores externos afectan qué aspectos de la aptitud o función de la planta (Figura 2b, recuadro blanco).

3.5. Técnicas e instrumentos de recolección de datos

Se realizó un mapeo sistemático para catalogar la evidencia de manera transparente y objetiva. Se revisó el alcance de la pregunta, la cadena de búsqueda, los criterios de selección de estudios y el marco de codificación transversal histórica, con documentos referidos a la ecología vegetal o/y funcional, los enfoques basados en análisis que empleaban metabolomas.

La búsqueda exhaustiva en la literatura anterior resultó en la recuperación de numerosos artículos, pero el enfoque se centró en los que eran relevantes para la pregunta de investigación según los criterios definidos en la sección anterior.

Los criterios de selección de la muestra fueron los siguientes: (a) el artículo debía tratar sobre ecología y debía incluir al menos una de las categorías antes mencionadas (vegetal y/o funcional), (b) el artículo debía tener usos prácticos del metaboloma, (c) el artículo tenía que ser un trabajo de investigación publicado en una revista internacional, (d) los trabajos de congresos se incluían si estaban indexados en la base de datos *Scopus*.

Además, no se incluyeron capítulos de libros ni notas de investigación en la muestra. Mediante el uso de estos criterios, se seleccionaron un total de 89 artículos de *Scopus* y *ScienceDirect*, que se redujeron a 65 artículos después de una mayor selección y evaluación.

3.6. Procedimientos

Se resumieron los estudios que componen la revisión, que utilizaron el metaboloma para examinar los mecanismos detrás del ensamblaje de la comunidad vegetal, las interacciones planta-organismo y los efectos de las plantas y los microorganismos del suelo en los procesos del ecosistema.

3.7. Rigor científico

En realidad, es poco probable que cualquier conjunto de rasgos funcionales medidos abarque toda variación en la aptitud o función de la planta (Adier et al. 2014; Díaz et al. 2016). Las mediciones del metaboloma proporcionan así un depósito extenso de la información molecular con la cual capturar la variación perdida por rasgos funcionales clásicos. Por ejemplo, al cuestionar los vínculos entre factores externos y aquellos metabolitos no relacionados con rasgos funcionales existentes, puede ser posible identificar nuevos

rasgos funcionales moleculares que caracterizan la variación entre muestras aparentemente similares (Figura 2b).

La cantidad de información biológica capturada por el metaboloma también debería permitir una separación mucho mayor de las especies a lo largo de los intercambios de historia de vida establecidos (por ejemplo, Díaz et al. 2016) que los rasgos funcionales clásicos (Figura 2 c, d), aunque esto aún no se ha probado empíricamente. Es importante destacar que los roles de la mayoría de los metabolitos en la formación de la aptitud y la función de las plantas siguen siendo inexplorados (Figura 2 b, caja blanca), haciendo del metaboloma una frontera para mejorar el poder explicativo en la ecología basada en rasgos.

3.8. Aspectos éticos

Con el fin de exponer el interés por indagar la realidad en forma sistemática proponiendo soluciones a las problemáticas ambientales respecto a qué tanto se conoce sobre los metabolomas y cómo estos contribuyen a la Ecología Funcional; la participación del metaboloma en la ecología vegetal; la medición, interpretación y contextualización del metaboloma vegetal y; las características especiales componen al metaboloma respecto a la ecología funcional. Siendo así, se destaca lo siguiente sobre esta investigación:

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

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. El metaboloma en la ecología vegetal

4.1.1. El metaboloma y la historia de vida de las plantas

Una contribución clave de la ecología basada en rasgos ha sido la descripción de amplias compensaciones en el funcionamiento de las plantas que ocurren en todo el reino vegetal (Díaz et al. 2016). Un ejemplo notable es el espectro de la economía de la hoja, que describe las correlaciones entre los rasgos de la hoja a lo largo de un eje, desde hojas pequeñas, de larga vida e improductivas (p. ej., SLA bajo, tasas fotosintéticas bajas) hasta hojas grandes y de vida corta, hojas productivas (por ejemplo, alto SLA, altas tasas fotosintéticas).

Estos rasgos también se correlacionan con la importancia relativa de la supervivencia, el crecimiento y la reproducción para el desempeño de la población de plantas, lo que demuestra su relevancia para la historia de vida. Otros esquemas han buscado clasificar las plantas en estrategias de historia de vida utilizando rasgos funcionales, por ejemplo, distinguiendo especies competitivas de especies ruderales y tolerantes al estrés (Pistón et al. 2019).

Independientemente del sistema conceptual utilizado, las ventajas y desventajas de la historia de vida basadas en rasgos reflejan características relativamente conservadas de las especies generadas por la selección y las restricciones filogenéticas que operan durante milenios, aunque se debe tener en cuenta que la adaptación local durante varias generaciones también puede impulsar la historia de vida. variación a nivel de la población (Halbritter et al. 2018).

Los estudios disponibles demuestran que las técnicas eco metabolómicas tienen una gran sensibilidad para detectar los mecanismos fenotípicos y las moléculas clave que subyacen a las respuestas del organismo a los cambios

ambientales abióticos a las interacciones bióticas (Endara et al. 2018). Pero tales estudios aún son escasos y en la mayoría de los casos se limitan a los efectos directos de un solo factor abiótico o de interacciones bióticas entre dos niveles tróficos en condiciones controladas.

Estas interacciones pueden estudiarse desde individuos a poblaciones, que pueden relacionarse con los campos tradicionales de la ecofisiología y la ecología, y desde efectos instantáneos a escalas de tiempo evolutivas, estas últimas posibilitando estudios de adaptación genética (Bruehlheide, Dengler y Purschke 2018). Las plantas están constantemente expuestas a los microorganismos del medio ambiente y, como resultado, han desarrollado mecanismos intrincados para reconocer y defenderse de patógenos potenciales. Una de estas respuestas es la regulación a la baja de la fotosíntesis y otros procesos asociados con el metabolismo primario que son esenciales para el crecimiento de las plantas (Sardans et al. 2020).

Dichos metabolitos se pueden producir a lo largo del crecimiento y desarrollo de una planta (es decir, constitutivamente) o en respuesta a un evento específico. Estudios recientes que examinan los metabolomas de especies de plantas tropicales y templadas sugieren que la herbivoría generalmente selecciona genotipos que poseen metabolomas más diversos (Sedio et al. 2018).

Las plantas se protegen contra la herbivoría con una diversa gama de metabolitos secundarios repelentes o tóxicos que refleja una compensación entre la inversión en metabolismo especializado (p. ej., flavonoides, antocianinas) frente al metabolismo central (p. ej., aminoazúcares, nucleótidos de azúcar) (Gargallo-Garriga et al. 2020).

Las cantidades de Compuestos Orgánicos Volátiles que las plantas difunden a la atmósfera (COV o BVOC por su origen 'biogénico') son enormes. Por ejemplo, se estima que las plantas terrestres liberan alrededor de 500 teragramos de carbono al año en forma de isopreno y probablemente una

cantidad similar de carbono en forma de monoterpenos. Otros volátiles de plantas incluyen volátiles de hoja verde, compuestos que contienen nitrógeno y compuestos aromáticos (Defosse et al. 2021). Desde el punto de vista de la biología vegetal, las emisiones de COV, por lo tanto, pueden reducir sustancialmente la cantidad de carbono fijado por la vegetación y, en consecuencia, pueden afectar la fisiología y la productividad de las plantas (Walker et al. 2019).

En general, las especies con valores de características funcionales en el extremo conservador del espectro económico de la hoja o ejes competidor-estrés-ruderal son más resistentes a los herbívoros y se adaptan mejor al frío climas Por lo tanto, proponemos que el metaboloma no solo respalda las compensaciones de la historia de vida de las plantas, sino que también tiene el potencial de proporcionar una mayor comprensión mecánica de tales compensaciones al describir una variación de escala más fina anidada dentro de ellas (Tabla N° 1) (Forrister et al. 2019).

Si bien se necesita más trabajo para explorar la interacción completa entre el metaboloma y la historia de vida de la planta, los ejemplos discutidos aquí brindan pistas sobre qué esperar. Por ejemplo, podríamos esperar que los metabolitos que se asocian con las compensaciones de la historia de vida muestren fuertes señales filogenéticas que reflejen restricciones conocidas en las estrategias ecológicas (p. ej., gimnospermas frente a angiospermas) (Díaz et al. 2016).

También podríamos suponer que dichos metabolitos brindan beneficios de aptitud física de por vida y, por lo tanto, estarán presentes a lo largo de la vida de un individuo o entre cohortes de hojas, a pesar de las fluctuaciones diurnas o estacionales en otras partes del metaboloma. Finalmente, dado que todas las compensaciones de historia de vida basadas en rasgos hacen una distinción entre especies adquisitivas (es decir, de crecimiento rápido) y conservadoras (es decir, de crecimiento lento), es probable que tal distinción también exista en el metaboloma (Díaz et al. 2016).

Esto podría, por ejemplo, manifestarse como una inversión variable en el metabolismo central frente al especializado o cambios en la abundancia de metabolitos asociados con tasas de crecimiento rápidas. Si bien la idea de una base metabólica para la historia de la vida no es nueva (Coley, Bryant y Chapin 1985), solo ahora es posible ir más allá de los ejemplos aislados y examinar cómo el metaboloma sostiene y expande la vida establecida. -la historia se compensa ampliamente en todo el reino vegetal.

4.1.2. El metaboloma y la plasticidad fenotípica de las plantas

Además de describir amplias compensaciones en la historia de vida de las plantas, los rasgos funcionales se usan comúnmente para caracterizar la plasticidad fenotípica de las plantas en respuesta a las condiciones ambientales cambiantes. Sin embargo, con notables excepciones (Siefert et al. 2015), los rasgos funcionales clásicos generalmente no se miden con la frecuencia suficiente para capturar cambios en el funcionamiento de la planta en escalas temporales cortas. Incluso cuando lo han sido, los rasgos funcionales de uso común, como las concentraciones de carbono y nitrógeno en las hojas y SLA, muestran respuestas fuertes, mixtas o nulas al cambio ambiental a corto plazo (Firn et al. 2019).

Como se discute a continuación, la falta documentada de plasticidad consistente de los rasgos funcionales podría no deberse a que no ocurran cambios en el funcionamiento de la planta, sino a que los rasgos funcionales clásicos son demasiado toscos para detectarlos (Figura 1a, b) o no capturan aspectos de la fisiología que responden a los cambios ambientales (Cuadro 1). Aquí, proponemos que las mediciones del metaboloma ofrecen potencial para expandir la información mecanicista proporcionada por los rasgos funcionales existentes.

Ya existen revisiones exhaustivas sobre los efectos del estrés por temperatura, la sequía, la disponibilidad de nitrógeno y las interacciones bióticas en el metaboloma de la planta (Sardans et al. 2020). En general, el

estrés por temperatura o sequía estimula rápidamente la producción de azúcares simples y aminoácidos, así como de compuestos fenólicos, como los flavonoides (Yang et al. 2018).

Por el contrario, se ha demostrado que el calentamiento de leve a moderado, que puede ocurrir durante horas o días en ecosistemas templados y durar días o semanas durante las olas de calor, reduce las concentraciones de compuestos fenólicos en varias especies de plantas vasculares y briófitas (Pellissier et al. 2014). También se sabe que el inicio de la herbivoría, así como el ataque de patógenos, aumenta la producción de compuestos fenólicos, así como alcaloides, terpenoides y otras moléculas especializadas, en muchas especies de plantas (Peters et al. 2019).

La producción de metabolitos especializados en respuesta al estrés biótico o abiótico actúa para maximizar la aptitud al priorizar la defensa inmediata sobre el crecimiento o la reproducción. Sin embargo, aunque se ha encontrado un acoplamiento dinámico entre el metaboloma de la planta y los rasgos de la hoja, no se deduce que tal plasticidad en el metaboloma siempre es evidente en los rasgos funcionales clásicos, por dos razones (Monson et al. 2022).

Dado que el metabolismo especializado de las plantas no modelo está restringido taxonómicamente, las bases de datos de metabolitos ofrecen una representación deficiente de la diversidad química de las plantas, y es necesario el reconocimiento y descubrimiento de novo de la química de los metabolitos (Züst y Agrawal 2017). La gama de metabolitos especializados en el reino vegetal es asombrosa, pero las exploraciones profundas en los metabolomas de plantas no modelo enfrentan conjuntos de datos enormes y se beneficiarían de herramientas que guíen un enfoque en clases biosintéticas específicas (Campbell y Vallano 2018).

Junto con esto, los metabolitos involucrados en una respuesta plástica generalmente componen solo una pequeña fracción de la masa total del

tejido (Heiling et al. 2010) y, por lo tanto, pueden afectar la aptitud sin afectar los rasgos funcionales basados en la masa (por ejemplo, masa foliar, SLA, altura de la planta, masa de semillas). En segundo lugar, la producción de metabolitos especializados normalmente induce una regulación a la baja de los procesos de crecimiento a través de la señalización, incluso si la energía o los nutrientes no son limitantes, lo que puede afectar la aptitud sin afectar los rasgos funcionales (Guo et al. 2018).

De hecho, ahora se sabe que la inversión en el crecimiento de las plantas frente a la defensa está coordinada a escala celular por dos factores de transcripción y es ampliamente detectable en el metaboloma de las plantas afectadas, mientras que los cambios asociados a los rasgos funcionales solo pueden ocurrir en generaciones posteriores, si es que ocurren (Schuman y Baldwin 2016).

De manera más general, los cambios en el metaboloma ocurren en cuestión de segundos a horas de un estímulo ambiental, mientras que los cambios en los rasgos funcionales pueden tardar semanas o años en manifestarse (Jassey y Signarbieux 2019). Como tal, mientras que los efectos de los factores estresantes efímeros (p. ej., la sequía) y los entornos fluctuantes sobre la aptitud de la planta son detectables en el metaboloma, los rasgos funcionales clásicos pueden pasarlos por alto por completo.

En resumen, la variación ambiental a lo largo de la vida de una planta individual provoca alteraciones en el metaboloma de la planta que afectan directamente el funcionamiento y la aptitud de la planta. Como tal, considerar el metaboloma probablemente mejorará el poder de los rasgos funcionales para explicar los mecanismos detrás del funcionamiento de las plantas y los ecosistemas.

Por ejemplo, los estudios de metabolómica han demostrado de manera convincente cómo la identidad y la diversidad de las plantas vecinas afectan el rendimiento de las plantas y han proporcionado una base mecánica para

la competencia de raíces efectos de retroalimentación planta-suelo y facilitación (Chiapusio et al. 2018).

Tanto las plantas como los animales exhiben comportamiento, pero el comportamiento de las plantas se examina con mayor frecuencia en el contexto del crecimiento morfológicamente plástico. La producción y liberación rápida y reversible de metabolitos secundarios también es un mecanismo clave por el cual se comportan las plantas. La rápida inducción y atenuación de los metabolitos secundarios de la planta se produce como forrajeo de raíces mediado químicamente, defensa de la planta, aleloquímica y para regular las relaciones mutualistas.

También podemos plantear la hipótesis de que, con la excepción de los metabolitos restringidos a taxones específicos (p. ej., glucosinolatos), tales metabolitos plásticos muestran una señal filogenética más débil, aunque la capacidad de modificar sus concentraciones en respuesta a factores estresantes puede todavía estar bajo una fuerte selección (Kergunteuil, Röder y Rasmann 2019).

4.2. Medición, interpretación y contextualización del metaboloma vegetal

La investigación ecológica gravita cada vez más hacia los estudios de big data que emplean grandes campañas de muestreo o se basan en vastos repositorios de datos para hacer inferencias más allá de los factores específicos del sitio y la dependencia del contexto (Dietze y Lynch 2019).

En el futuro, los estudios de metabolómica ecológica también deberán incluir comparaciones de múltiples especies y múltiples biomas para explorar la relevancia total del metaboloma para la ecología. Para lograr esto, los investigadores deberán superar los desafíos conocidos relacionados con el diseño de estudios de metabolómica ecológica y la adquisición y análisis de datos de metabolómica.

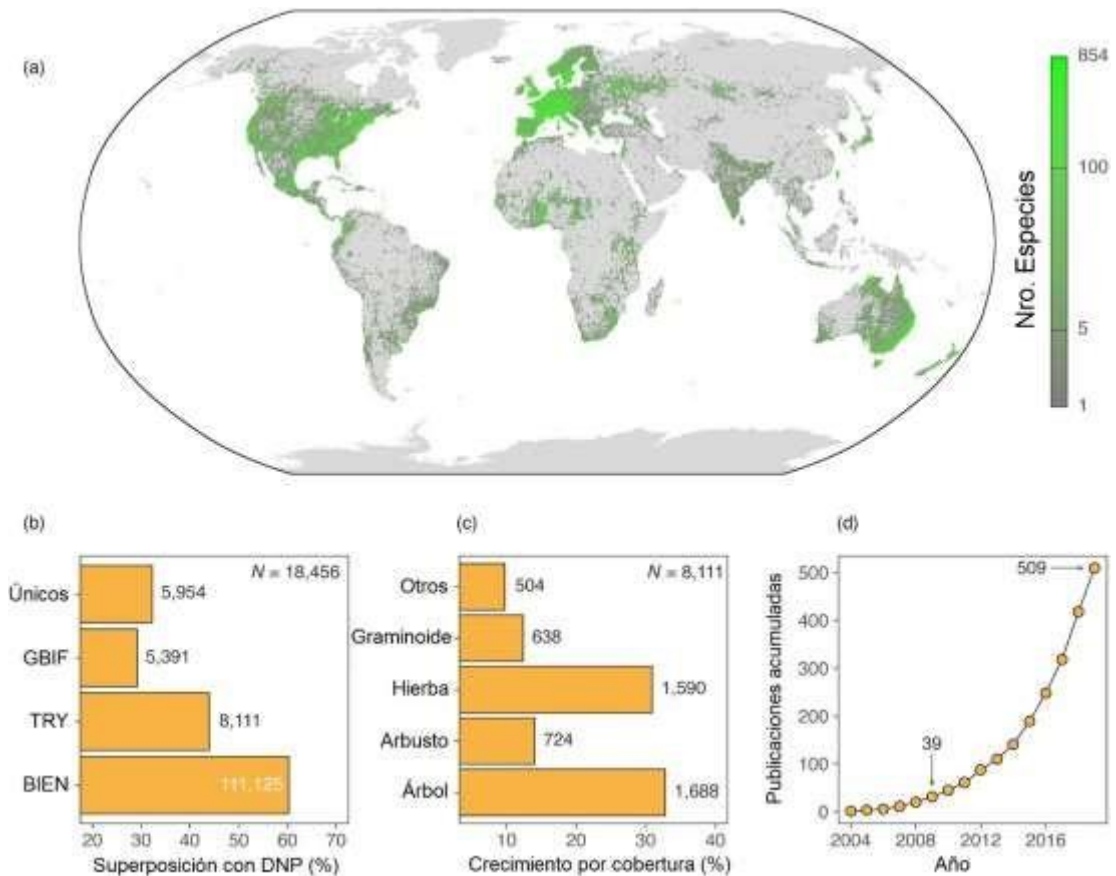
Los investigadores también deberán identificar las limitaciones de aplicar la metabolómica a cuestiones ecológicas, tanto en general como en comparación con los enfoques existentes basados en rasgos, que actualmente se desconocen. En esta sección, se resumen esos desafíos conocidos y proponemos soluciones para ayudar a la metabolómica ecológica a ingresar a la era de la ecología de los grandes datos.

4.2.1. Desafío 1: Diseño de estudios de metabolómica ecológica

El desarrollo reciente de enfoques de ciencia de datos adaptados específicamente a conjuntos de datos grandes y complejos brinda posibilidades emocionantes para que los ecólogos interroguen los vínculos entre el metaboloma de la planta y la teoría de rasgos funcionales en grandes escalas espaciales, ambientales o taxonómicas. Al mismo tiempo, los movimientos para hacer que los datos científicos estén disponibles abiertamente están motivando a compartir datos metabolómicos sin procesar en plataformas digitales, como GNPS, *Metabolomics Workbench* y *MetaboLights* (Wang et al. 2016).

Sin embargo, inferir vínculos entre el metaboloma de la planta y la variación en los rasgos funcionales clásicos requiere que haya suficiente superposición entre las bases de datos metabolómica y ecológica (Kattge 2020). Este no es el caso actualmente. Los biólogos moleculares aplican la metabolómica principalmente a un pequeño número de especies de plantas modelo y, a menudo, a órganos o tejidos específicos.

Figura Nº 3. Superposición entre metabolómica y ecología.



(a) La distribución geográfica estimada de todas las especies de plantas se comparó con los datos de metabolómica del Diccionario de Productos Naturales (DNP; N = 18 456 especies; (Chassagne et al., 2019) con registros de ocurrencia limpios en GBIF (www.gbif.org). Cada punto denota la presencia de al menos una especie en una celda de cuadrícula de 0,25°, y la intensidad del color aumenta en función del número de especies presentes (máximo 854 especies, escala logarítmica natural). (b) El porcentaje de coincidencias entre especies de plantas en el DNP y especies de plantas en las bases de datos GBIF, TRY (Kattge et al., 2020) y BIEN (Maitner et al., 2018). (c) El porcentaje de cobertura de las diferentes formas de crecimiento de las plantas presentes en el DNP, considerando las especies para las que hay datos disponibles (N = 8111; otros: briófitos, helechos, hierba/arbusto, arbusto/árbol, hierba/arbusto/árbol). (d) El número acumulativo de manuscritos publicados sobre metabolómica ecológica (de una búsqueda en *Web of Science* de las palabras clave 'ecolog* AND metabolom*'). Los puntos anotados destacan el rápido cambio en los últimos 10 años.

A pesar de la superposición limitada entre los datos ecológicos y metabolómicos existentes, ahora están comenzando a surgir estudios comparativos de metabolómica ecológica, lo que demuestra los esfuerzos de los ecologistas para superar estos problemas (Sedio et al. 2018) (Figura 3d).

Además, se estima que ya existe suficiente superposición entre la metabolómica y las bases de datos de rasgos ecológicos para dar un comienzo hacia un estudio de metabolómica ecológica comparativa global (Figura 3a-c). Tal esfuerzo dependería en gran medida de la compatibilidad entre los análisis y requeriría un intercambio activo de información entre dos campos distintos. Por el lado de la metabolómica, la inclusión de datos sin procesar y metadatos jugará un papel crucial al permitir que los investigadores reprocesen los datos dentro del contexto de su estudio.

Por el lado de la ecología, existe la necesidad de involucrar a los investigadores de metabolómica desde el principio en un ciclo de proyecto, preferiblemente antes de muestrear especies o ecosistemas de interés. A pesar de los desafíos que se avecinan, el éxito de la revolución de la genómica ecológica es una clara demostración de que la combinación de distintos campos es posible y tiene la capacidad de generar una poderosa herramienta para la ecología (Baldwin 2012).

4.2.2. Desafío 2: adquisición de datos de metabolómica

Incluso después de que se hayan seleccionado las muestras, los datos que arrojan son sensibles a una serie de decisiones tomadas durante la recolección y el análisis. Esto solía ser cierto para los rasgos funcionales clásicos, pero se eliminó efectivamente debido al gran esfuerzo de los ecologistas para establecer y compartir las mejores prácticas para adquirir datos de rasgos estandarizados (Dawson et al. 2019).

La búsqueda de las mejores prácticas en metabolómica ecológica ya ha comenzado, aunque aún falta un manual en el campo que establezca enfoques estandarizados para adquirir y analizar la metabolómica datos en aplicaciones ecológicas. Desarrollar un manual de este tipo será un paso esencial para llevar los enfoques de la metabolómica a la ecología (Sedio et al. 2018).

Durante el trabajo de campo, los investigadores deben decidir si enfriar o congelar las muestras inmediatamente o dejarlas secar al aire. La congelación instantánea de muestras en nitrógeno líquido proporciona la visión más holística del metaboloma, ya que evita que los metabolitos menos estables se descompongan antes del análisis (Sedio et al. 2018).

La congelación (o al menos el enfriamiento) de las muestras en la recolección puede ser importante en situaciones en las que el metaboloma cambia sutilmente durante la manipulación (p. ej., plasticidad), pero es prácticamente un desafío, especialmente en ubicaciones remotas. Por esta razón, el secado al aire de las muestras es una práctica común en algunas disciplinas (Chassagne et al. 2019).

Al decidir secar las muestras al aire, los investigadores sacrifican la capacidad de detectar metabolitos menos estables en favor de recolectar más muestras en general. Por lo tanto, dicho enfoque puede ser adecuado para estudios de metabolómica comparativa, como la detección de diferencias persistentes en los metabolomas entre una gran cantidad de especies (por ejemplo, variación del ciclo de vida).

Decidir sobre un método de extracción apropiado para los estudios de metabolómica ecológica es una tarea constante para los ecólogos y los investigadores de metabolómica. También se necesita más trabajo para armonizar el lado analítico de la metabolómica, que varía mucho entre los estudios debido a la variabilidad intrínseca en la espectrometría de masas (Richards et al. 2018).

En resumen, la cromatografía de gases y líquidos, junto con la espectroscopia de masas, caracterizan las muestras mediante la cuantificación de un conjunto único de características espectrales. Cada característica se describe en función de su intensidad de señal relativa, tiempo de retención (es decir, propiedades fisicoquímicas) y espectro de masas (es decir, relación masa-carga de la característica intacta y de espectrometría de masas en tándem, fragmentada).

Si bien la intensidad relativa de la señal se usa como indicador de la abundancia relativa, también es una función de la respuesta de ionización de una característica, que puede variar debido a la estructura química de una característica, la composición general de una muestra o el diseño o protocolo de un instrumento (De Vijlder et al. 2018).

Además, el tiempo de retención, que se utiliza para alinear características entre muestras, es variable entre ejecuciones en el mismo instrumento, y mucho menos entre laboratorios (Watrous et al. 2017). Como tal, si bien la síntesis de conjuntos de datos de múltiples fuentes es una práctica común en ecología, es un desafío hacerlo con conjuntos de datos de metabolómica no específicos.

Tal enfoque puede ignorar deliberadamente el tiempo de retención y la intensidad de la señal y, por lo tanto, puede aplicarse a múltiples conjuntos de datos simultáneamente. Además, la información espectral relacionada con cada grupo se puede comparar con bibliotecas públicas para anotarla con una estructura química putativa o un nombre de metabolito, lo que es útil para la interpretación. Sin embargo, aunque la generación de grupos espectrales es razonablemente robusta, asignarles estructuras químicas no lo es.

La anotación de metabolitos sigue siendo un cuello de botella importante en la metabolómica y está lejos de ser una operación de rutina (Cuadro 2) (Peters et al. 2018). Sin embargo, al tratar la información química asignada

como supuesta, todavía es posible obtener una visión ecológica de los metabolomas de múltiples especies, y el paso de anotación se puede repetir a medida que se desarrollan nuevos enfoques.

La metabolómica que utiliza espectrometría de masas en tándem no dirigida puede detectar miles de moléculas en una muestra biológica. Sin embargo, la anotación de moléculas estructurales se limita a estructuras presentes en bibliotecas o bases de datos, lo que restringe el análisis y la interpretación de datos experimentales (Lipinski y Hopkins 2004).

Como tal, normalmente solo entre el 2 % y el 5 % de las características detectadas durante un análisis de espectrometría de masas no específico se comparan con metabolitos conocidos en bibliotecas públicas (Da Silva, Dorrestein y Quinn 2015). La asignación de estructuras químicas a los espectros, es decir, la anotación de metabolitos es un objetivo de investigación importante y el tema de desarrollos recientes en metabolómica computacional. Aquí, se presentan algunos de los enfoques más prometedores que surgen de tales desarrollos.

Ahora es posible propagar información química de metabolitos conocidos en una muestra a características desconocidas utilizando redes moleculares (Wang et al. 2016). Al mismo tiempo, la cobertura de estructuras químicas en bibliotecas espectrales públicas existentes se está mejorando utilizando enfoques como *in silico*, coincidencia de huellas dactilares espectrales con bases de datos estructurales y descubrimiento de subestructuras sin supervisión (Dührkop et al. 2019).

Los enfoques de anotación de metabolitos se han mejorado aún más al incluir información taxonómica (p. ej., mejoras de hasta siete veces) o combinándolas (p. ej., 60 % de características anotadas) (Ernst et al. 2019). Además, los investigadores pueden aumentar la cantidad de características anotadas mediante la agregación en niveles organizacionales más amplios de una taxonomía química (por ejemplo, subclase química, a clase, a

superclase) (Djoumbou Feunang et al. 2016) o propagando clasificaciones químicas a compuestos no anotados que son espectralmente similares (por ejemplo, entre grupos de una red molecular). Sin embargo, hacerlo implica un compromiso entre precisión y confianza.

Es aceptable una pérdida de precisión en la anotación de metabolitos, ya que permite a los usuarios eliminar sesgos de instrumentos y protocolos en datos sin procesar y estandarizar datos entre plataformas analíticas. Sin embargo, una vez que se han generado los grupos espectrales, la combinación de información química en categorías más amplias sacrifica la precisión por la confianza en la interpretación. Por ejemplo, en un conjunto de datos que describe los metabolomas de 472 especies de plantas tropicales (datos no publicados), identificamos un total de 515 metabolitos anotados de 7649 grupos espectrales, pero esto podría colapsarse en 146 clases de metabolitos o 15 superclases de metabolitos.

Quedan varios desafíos emocionantes por lograr mediante el uso de la eco metabolómica en condiciones de campo, involucrando más de dos niveles tróficos, o combinando los efectos de los gradientes abióticos con relaciones intraespecíficas e interespecíficas (Bahram et al. 2018). La combinación de estudios eco metabolómicos con genómica, transcriptómica, estequiometría de ecosistemas, biología comunitaria y biogeoquímica puede proporcionar un paso adelante en muchas áreas de las ciencias ecológicas, incluidas las respuestas al estrés, el estilo de vida de las especies, la variación del ciclo de vida, la estructura de la población, la interacción trófica, el ciclo de nutrientes, nicho ecológico y cambio global (Figura 3) (Baldwin 2012).

4.2.3. Desafío 3: Estadísticas para la metabolómica ecológica

La cantidad de información presente en los datos metabolómicos no específicos proporciona un gran recurso para examinar los vínculos entre el metaboloma y los procesos ecológicos. Sin embargo, los matices y la

complejidad de estos datos crean tres trampas comunes para los estadísticos.

En primer lugar, no tiene sentido comparar la abundancia de diferentes características metabólicas dentro de una muestra, porque la abundancia de una característica también depende de su estructura química. Esto impide el uso de índices de diversidad ecológica comunes (p. ej., Shannon, Simpson), que comparan las abundancias entre características metabólicas y dentro de ellas. Por lo tanto, la diversidad metabólica actualmente solo puede expresarse con confianza como riqueza de características metabólicas.

En segundo lugar, los conjuntos de datos de metabolómica contienen una gran cantidad de ceros, debido a que muchas características son exclusivas de las muestras individuales, al mismo tiempo que poseen muchas características que no covarían. Esto es importante porque es común reducir la complejidad de los datos metabolómicos mediante la realización de ordenaciones (por ejemplo, análisis de componentes principales, análisis de coordenadas principales y escalado multidimensional no métrico), que pueden ser sensibles a estos dos factores. Los métodos como el análisis disperso de mínimos cuadrados parciales, el bosque aleatorio o las máquinas de vectores de soporte se aplican cada vez más a los datos de metabolómica (Defosse et al. 2021) porque están menos sesgados hacia los datos inflados con ceros que las ordenaciones clásicas.

Finalmente, las matrices de distancia más utilizadas asumen que todas las características metabólicas son independientes y no tienen en cuenta los diversos grados de similitud química o relación entre ellas. Por esta razón, el desarrollo de enfoques estadísticos que reflejen con precisión el espacio químico de los datos metabolómicos es objeto de investigación activa. Por ejemplo, varios grupos de investigación están desarrollando métricas químicamente informadas que tienen en cuenta la relación espectral entre las características metabólicas individuales (Endara et al. 2018).

Otros grupos están utilizando estructuras de árbol con información química para restringir las métricas de distancia basadas en árboles (Junker 2018). Hasta que surja un consenso, las ordenaciones de los datos metabolómicos deben realizarse con cuidado e interpretarse con precaución. Suponiendo que se eviten estas trampas, los datos de metabolómica son similares a otros datos multivariados, con la excepción de que contienen miles de características metabólicas (Cuadro 1) y brindan a los usuarios la flexibilidad de elegir qué tan precisa o confiable debe ser su interpretación (Cuadro 2).

4.3. Contenido de características especiales

Hasta el momento, se ha proporcionado evidencia de que las mediciones del metaboloma, una vez incorporadas adecuadamente a la teoría clásica de los rasgos funcionales, pueden mejorar nuestra comprensión del acoplamiento entre la fisiología y la aptitud en los estudios basados en rasgos. Los artículos de esta revisión especial se basan en esta base para explorar cómo el metaboloma puede ayudar a caracterizar los mecanismos detrás del ensamblaje de la comunidad vegetal, las interacciones planta-organismo y los efectos de las plantas y los microorganismos del suelo en los procesos del ecosistema, así como para mejorar las predicciones de estos.

Comenzando con la asamblea de la comunidad de plantas, Endara et al. (2022) combinan análisis filogenéticos y metabolómicos del género neotropical de árboles *Inga* en cinco lugares de la Amazonía para mostrar que es más probable que coexistan individuos con metabolomas diferentes, pero que la variación regional en los metabolitos relacionados con la defensa de los herbívoros ocurre independientemente de la filogenética. relación Estos hallazgos sugieren que la metacomunidad para cualquier comunidad regional en el Amazonas es potencialmente todo el Amazonas, y que el ensamblaje de la comunidad en esta región probablemente depende de cómo interactúan los herbívoros con la diversidad metabólica de las plantas.

La biodiversidad terrestre está dominada por las plantas y los herbívoros que las consumen, y son uno de los principales conductos del flujo de energía hacia los niveles tróficos superiores. La reconstrucción filogenética de los estados ancestrales ha revelado evidencia de una escalada en la potencia o variedad de las defensas químicas de los linajes de plantas; sin embargo, la escalada de defensa ha sido moderada por compensaciones y estrategias alternativas (p. ej., tolerancia o defensa por agentes bióticos) (Fernandez-Conradi et al. 2022).

Una explicación para los hallazgos de Fernández-Conradi et al. (2022) es que la riqueza de metabolitos representa solo un aspecto de la diversidad metabólica de las plantas que tiene consecuencias para las interacciones planta-herbívoro. De hecho, Philbin et al. (2022) realizan análisis metabolómicos en dos Piper para mostrar que los herbívoros interactúan con dos aspectos distintos de la diversidad metabólica de las plantas, a saber, la composición metabólica y la complejidad estructural de los metabolitos. Esta distinción explica cómo las especies estrechamente relacionadas sustentan diversos conjuntos de herbívoros y confirma que las plantas pueden aprovechar múltiples aspectos de la diversidad metabólica en respuesta a la presión de los herbívoros.

Otra explicación para los hallazgos de Fernandez-Conradi et al. (2022) podría ser que el metaboloma no es estático y representa el resultado colectivo de muchos factores bióticos y abióticos que interactúan. En este sentido, Weinhold et al. (2022) explotan un experimento de funcionamiento del ecosistema de biodiversidad en China para mostrar que la diversidad de árboles es un determinante importante del metaboloma de la hoja en cuatro especies de árboles subtropicales.

Al mismo tiempo, Rawlings et al. (2022) utilizan experimentos controlados con hongos de descomposición de la madera en bosques de hayas del Reino Unido para demostrar que las especies pioneras generalistas y tolerantes al

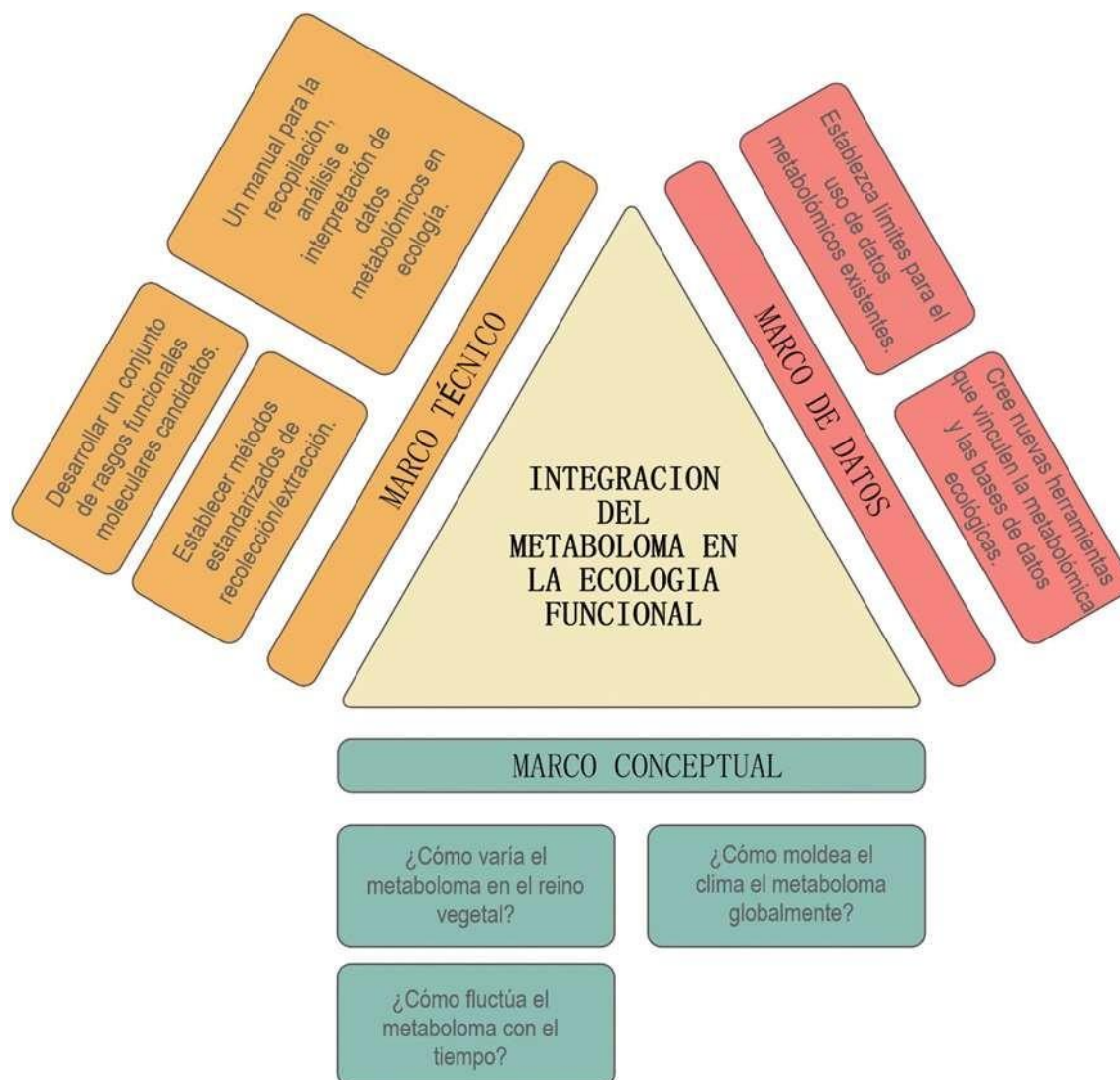
estrés muestran respuestas metabólicas contrastantes a regímenes de temperatura constantes frente a fluctuantes.

Finalmente, los estudios de Fernandez-Conradi et al. (2022) y Philbin et al. (2022) sugieren que el metaboloma responde no solo directamente a los cambios abióticos (en ambos estudios inducidos por el cambio de elevación), sino también indirectamente a través de interacciones entre el metaboloma y los herbívoros, que alteran la capacidad de una planta para responder al cambio abiótico en sí.

Los estudios anteriores demuestran colectivamente que el metaboloma proporciona una visión mecanicista más profunda del ensamblaje de la comunidad vegetal y las interacciones planta-herbívoro. Sin embargo, también sugieren que el metaboloma es un importante regulador de los procesos del ecosistema. De hecho, Fernández-Conradi et al. (2022) y Philbin et al. (2022) muestran que el metaboloma de la planta da forma a la dinámica de la comunidad de herbívoros, y Endara et al. (2022) sugieren que el metaboloma dicta los procesos de ensamblaje de la comunidad vegetal.

Del mismo modo, Rawlings et al. (2022) muestran el potencial de los hongos de descomposición de la madera con diferentes estrategias ecológicas para mostrar diferentes respuestas metabólicas a la temperatura fluctuante, con consecuencias para la descomposición de la madera, un proceso biogeoquímico importante en los ecosistemas forestales.

Figura N° 4. Necesidades de investigación para la integración del metaboloma en la ecología funcional.



Los marcos conceptuales (verde), técnicos (amarillo) y de datos (rojo) necesarios para establecer las mediciones del metaboloma en un marco de características funcionales.

Los artículos restantes de este artículo especial examinan el metaboloma como la base de las interacciones planta-suelo. Específicamente, Williams et al. (2022) caracterizan los rasgos de las raíces y las tasas y la composición metabólica de los exudados de las raíces en experimentos con 18 especies de pastizales europeos. Muestran que el metaboloma del exudado de la raíz es un componente clave del funcionamiento de la raíz y postulan que el

metaboloma del exudado de la raíz caracteriza un aspecto del espacio funcional de la raíz que actualmente no se describe en los marcos de rasgos funcionales existentes.

Finalmente, Sytiuk et al. (2022) realizan un estudio comparativo en cinco ecosistemas de turberas europeos en un gradiente latitudinal para determinar cómo el clima, las características edáficas y la filogenia, los rasgos funcionales y los metabolitos de los Sphagnum afectan la composición y el funcionamiento de las comunidades microbianas del suelo de las turberas. Encuentran que Sphagnum tienen la influencia más fuerte sobre la red alimentaria microbiana del suelo, lo que revela que el Sphagnum es un regulador importante de los procesos del suelo de las turberas.

V. CONCLUSIONES

Las conclusiones de la investigación fueron las siguientes:

1. En esta revisión, se ha demostrado que el metaboloma comprende el grupo de mecanismos moleculares que sustentan la fisiología y representa una lente altamente resuelta a través de la cual examinar la aptitud de la planta, tanto entre generaciones como dentro de ellas.
2. Al centrarse en el metaboloma como la base bioquímica del funcionamiento de los organismos y el lenguaje de las interacciones de los organismos, los estudios que forman esta característica especial ilustran cómo la metabolómica puede proporcionar una visión mecanicista más profunda de las cuestiones ecológicas abiertas, y muestran cómo usar el metaboloma dentro de un marco de ecología funcional como una gran promesa para mejorar el poder predictivo en ecología.
3. La aplicación de enfoques de metabolómica a cuestiones ecológicas requiere un diseño experimental cuidadoso, así como el desarrollo de enfoques estandarizados para adquirir y analizar datos de metabolómica ecológica.
4. Los ecólogos y los investigadores en metabolómica ahora deben trabajar juntos para desarrollar tres marcos clave necesarios para integrar el metaboloma de la planta en la ecología: (a) un marco conceptual, colocando el metaboloma dentro del contexto de enfoques y teorías establecidas basadas en rasgos; (b) un marco técnico, equipando a los ecólogos con las herramientas y la experiencia para medir el metaboloma en una amplia gama de especies; y (c) un marco de datos, que proporciona la infraestructura digital y las canalizaciones de procesamiento de datos necesarias para el uso de datos metabolómicos de alto rendimiento existentes y futuros en estudios ecológicos comparativos.

VI. RECOMENDACIONES

Las recomendaciones para futuras investigaciones de la metabolómica ecológica son las siguientes:

1. Respecto al marco conceptual, se recomienda ampliar la investigación en cuanto a cómo varía el metaboloma en el reino vegetal, además de qué aspectos están fuertemente restringidos filogenéticamente y cuáles se relacionan con las compensaciones establecidas de la historia de vida. Si la medición del metaboloma captura ejes adicionales de especialización que no son evidentes en los rasgos funcionales clásicos
2. En ese sentido, el cómo la variación ambiental global (por ejemplo, el clima) da forma al metaboloma de la planta, si las especies con rangos geográficos más grandes poseen metabolismos más diversos o menos especializados y, si las especies de distintos contextos ambientales también poseen metabolomas distintos.
3. Sumado a ello, el cómo fluctúa el metaboloma con el tiempo, qué aspectos permanecen estáticos (es decir, brindan un beneficio de aptitud física de por vida) y qué aspectos son dinámicos (es decir, brindan un beneficio de aptitud física de corta duración). Si se puede utilizar este conocimiento para desentrañar los mecanismos detrás de la falta de variación de los rasgos funcionales clásicos bajo el cambio ambiental a corto plazo
4. Respecto al marco técnico, se recomienda ampliar la investigación en si es posible combinar las ideas del marco conceptual anterior, así como del creciente número de estudios de metabolómica ecológica (Figura 3d), para derivar un conjunto de rasgos funcionales moleculares candidatos que se pueden medir en el metaboloma

5. Investigar cuáles son las limitaciones del uso de enfoques metabolómicos en ecología y, para qué aplicaciones y en qué situaciones el metaboloma no proporciona un valor adicional a los enfoques existentes basados en rasgos.
6. Además de cuáles son los métodos de recolección y extracción de muestras más apropiados para la metabolómica ecológica, si existe una solución única para todos, o los investigadores deberían elegir entre varias opciones estandarizadas, cada una con sus propios beneficios y limitaciones.
7. En base a ello, si es posible desarrollar un manual para la recopilación, adquisición y análisis estandarizados de datos de metabolómica ecológica.
8. Respecto al marco de datos, se recomienda ampliar la investigación en hasta qué punto se pueden utilizar los datos metabolómicos existentes en estudios ecológicos comparativos, además de qué comparaciones son válidas (es decir, cuáles son los límites de las inferencias), y para qué especies y ecosistemas ya existe suficiente cobertura y dónde debemos centrar los esfuerzos futuros.

Sumado a si es posible generar un mayor impulso para compartir y reutilizar datos de metabolómica alojados en repositorios en línea, y qué herramientas son necesarias para integrar y sintetizar datos metabolómicos y ecológicos existentes y futuros (por ejemplo, explotación de gráficos de conocimiento, R, nuevos métodos estadísticos, diálogo entre propietarios de bases de datos, metadatos adecuados).

REFERENCIAS

- ADIER, P.B., SALGUERO-GÓMEZ, R., COMPAGNONI, A., HSU, J.S., RAY-MUKHERJEE, J., MBEAU-ACHE, C. y FRANCO, M., 2014. Functional traits explain variation in plant lifehistory strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [en línea], vol. 111, no. 2, pp. 740-745. ISSN 10916490. DOI 10.1073/pnas.1315179111. Disponible en: <https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111>.
- ALLARD, P.M., GENTA-JOUVE, G. y WOLFENDER, J.L., 2017. Deep metabolome annotation in natural products research: towards a virtuous cycle in metabolite identification. *Current Opinion in Chemical Biology* [en línea], vol. 36, pp. 40-49. ISSN 18790402. DOI 10.1016/j.cbpa.2016.12.022. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2016.12.022>.
- BAHRAM, M., HILDEBRAND, F., FORSLUND, S.K., ANDERSON, J.L., SOUDZILOVSKAIA, N.A., BODEGOM, P.M., BENGTSSON-PALME, J., ANSLAN, S., COELHO, L.P., HAREND, H., HUERTA-CEPAS, J., MEDEMA, M.H., MALTZ, M.R., MUNDRA, S., OLSSON, P.A., PENT, M., PÖLME, S., SUNAGAWA, S., RYBERG, M., TEDERSOO, L. y BORK, P., 2018. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature* [en línea], vol. 560, no. 7717, pp. 233-237. ISSN 14764687. DOI 10.1038/s41586-018-0386-6. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0386-6>.
- BALDWIN, I.T., 2012. Training a New Generation of Biologists: The Genome-Enabled Field Biologists Training a New Generation of Biologists: The Genome-Enabled Field Biologists1. *Source: Proceedings of the American Philosophical Society* [en línea], vol. 156, no. 2, pp. 205-214. Disponible en: <http://www.jstor.org/stable/23558192>⁵<http://about.jstor.org/terms>.
- BRUELHEIDE, H., DENGLER, J. y PURSCHKE, O., 2018. Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology and Evolution* [en línea], vol. 2, no. 12, pp. 1906-1917. ISSN 2397334X. DOI 10.1038/s41559-018-0699-8. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>.
- CALOW, P., 1987. Towards a Definition of Functional Ecology. *Functional Ecology* [en línea], vol. 1, no. 1, pp. 57. ISSN 02698463. DOI 10.2307/2389358. Disponible en: <https://doi.org/10.2307/2389358>.

- CAMPBELL, S.A. y VALLANO, D.M., 2018. Plant defences mediate interactions between herbivory and the direct foliar uptake of atmospheric reactive nitrogen. *Nature Communications* [en línea], vol. 9, no. 1. ISSN 20411723. DOI 10.1038/s41467-018-07134-9. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-018-07134-9>.
- CHASSAGNE, F., CABANAC, G., HUBERT, G., DAVID, B. y MARTI, G., 2019. The landscape of natural product diversity and their pharmacological relevance from a focus on the Dictionary of Natural Products ®. *Phytochemistry Reviews* [en línea], vol. 18, no. 3, pp. 601-622. ISSN 1572980X. DOI 10.1007/s11101-019-09606-2. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s11101-019-09606-2>.
- CHIAPUSIO, G., JASSEY, V.E.J., BELLVERT, F., COMTE, G., WESTON, L.A., DELARUE, F., BUTTLER, A., TOUSSAINT, M.L. y BINET, P., 2018. Sphagnum Species Modulate their Phenolic Profiles and Mycorrhizal Colonization of Surrounding *Andromeda polifolia* along Peatland Microhabitats. *Journal of Chemical Ecology* [en línea], vol. 44, no. 12, pp. 1146-1157. ISSN 15731561. DOI 10.1007/s10886-018-1023-4. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s10886-018-1023-4>.
- COLEY, P.D., BRYANT, J.P. y CHAPIN, F.S., 1985. Resource availability defense. *Science* [en línea], vol. 230, no. 4728, pp. 895-899. DOI 10.1126/science.230.4728.895. Disponible en: <https://doi.org/10.1126/science.230.4728.895>.
- DA SILVA, R.R., DORRESTEIN, P.C. y QUINN, R.A., 2015. Illuminating the dark matter in metabolomics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [en línea], vol. 112, no. 41, pp. 12549-12550. ISSN 10916490. DOI 10.1073/pnas.1516878112. Disponible en: <https://doi.org/10.1073/pnas.1516878112>.
- DAWSON, S.K., BODDY, L., HALBWACHS, H., BÄSSLER, C., ANDREW, C., CROWTHER, T.W., HEILMANN-CLAUSEN, J., NORDÉN, J., OVASKAINEN, O. y JÖNSSON, M., 2019. Handbook for the measurement of macrofungal functional traits: A start with basidiomycete wood fungi. *Functional Ecology* [en línea], vol. 33, no. 3, pp. 372-387. ISSN 13652435. DOI 10.1111/1365-2435.13239. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13239>.

- DE VIJLDER, T., VALKENBORG, D., LEMIÈRE, F., ROMIJN, E.P., LAUKENS, K. y CUYCKENS, F., 2018. A tutorial in small molecule identification via electrospray ionization-mass spectrometry: The practical art of structural elucidation. *Mass Spectrometry Reviews* [en línea], vol. 37, no. 5, pp. 607-629. ISSN 10982787. DOI 10.1002/mas.21551. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/mas.21551>.
- DEFOSSEZ, E., PITTELOUD, C., DESCOMBES, P., GLAUSER, G., ALLARD, P.M., WALKER, T.W.N., FERNANDEZ-CONRADI, P., WOLFENDER, J.L., PELLISSIER, L. y RASMANN, S., 2021. Spatial and evolutionary predictability of phytochemical diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [en línea], vol. 118, no. 3, pp. 1-7. ISSN 10916490. DOI 10.1073/pnas.2013344118. Disponible en: <https://doi.org/10.1073/pnas.2013344118>.
- DÍAZ, S., KATTGE, J., CORNELISSEN, J.H.C. y WRIGHT, I.J., 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* [en línea], vol. 529, no. 7585, pp. 167-171. ISSN 14764687. DOI 10.1038/nature16489. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1038/nature16489>.
- DIETZE, M. y LYNCH, H., 2019. Forecasting a bright future for ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* [en línea], vol. 17, no. 1, pp. 3. ISSN 15409309. DOI 10.1002/fee.1994. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/fee.1994>.
- DJOUMBOU FEUNANG, Y., EISNER, R., KNOX, C., CHEPELEV, L., HASTINGS, J., OWEN, G., FAHY, E., STEINBECK, C., SUBRAMANIAN, S., BOLTON, E., GREINER, R. y WISHART, D.S., 2016. ClassyFire: automated chemical classification with a comprehensive, computable taxonomy. *Journal of Cheminformatics* [en línea], vol. 8, no. 1, pp. 1-20. ISSN 17582946. DOI 10.1186/s13321-016-0174-y. Disponible en: <https://doi.org/10.1186/s13321-016-0174-y>.
- DÜHRKOP, K., FLEISCHAUER, M., LUDWIG, M., AKSENOV, A.A., MELNIK, A. V., MEUSEL, M., DORRESTEIN, P.C., ROUSU, J. y BÖCKER, S., 2019. SIRIUS 4: a rapid tool for turning tandem mass spectra into metabolite structure information. *Nature Methods* [en línea], vol. 16, no. 4, pp. 299-302. ISSN 15487105. DOI 10.1038/s41592-019-0344-8. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41592-019-0344-8>.

- ECHEVERRI, A., KARP, D.S., NAIDOO, R., TOBIAS, J.A., ZHAO, J. y CHAN, K.M.A., 2020. Can avian functional traits predict cultural ecosystem services? *People and Nature* [en línea], vol. 2, no. 1, pp. 138-151. ISSN 25758314. DOI 10.1002/pan3.10058. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/pan3.10058>.
- ENDARA, M.J., NICHOLLS, J.A., COLEY, P.D., FORRISTER, D.L., YOUNKIN, G.C., DEXTER, K.G., KIDNER, C.A., PENNINGTON, R.T., STONE, G.N. y KURSAR, T.A., 2018. Tracking of host defenses and phylogeny during the radiation of neotropical inga-feeding sawflies. *Frontiers in Plant Science* [en línea], vol. 9, no. August, pp. 1-16. ISSN 1664462X. DOI 10.3389/fpls.2018.01237. Disponible en: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01237>.
- ENDARA, M.J., SOULE, A.J., FORRISTER, D.L., DEXTER, K.G., PENNINGTON, R.T., NICHOLLS, J.A., LOISEAU, O., KURSAR, T.A. y COLEY, P.D., 2022. The role of plant secondary metabolites in shaping regional and local plant community assembly. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 110, no. 1, pp. 34-45. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13646. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13646>.
- ERNST, M., KANG, K. Bin, CARABALLO-RODRÍGUEZ, A.M., NOTHIAS, L.F., WANDY, J., CHEN, C., WANG, M., ROGERS, S., MEDEMA, M.H., DORRESTEIN, P.C. y VAN DER HOOFT, J.J.J., 2019. Molnetenhancer: Enhanced molecular networks by integrating metabolome mining and annotation tools. *Metabolites* [en línea], vol. 9, no. 7. ISSN 22181989. DOI 10.3390/metabo9070144. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/metabo9070144>.
- FAHEY, J.W., ZALCMANN, A.T. y TALALAY, P., 2001. The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants. *Phytochemistry* [en línea], vol. 56, no. 1, pp. 5-51. ISSN 00319422. DOI 10.1016/S0031-9422(00)00316-2. Disponible en: [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)00316-2](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)00316-2).

- FERNANDEZ-CONRADI, P., DEFOSSEZ, E., DELAVALLADE, A., DESCOMBES, P., PITTELOUD, C., GLAUSER, G., PELLISSIER, L. y RASMANN, S., 2022. The effect of community-wide phytochemical diversity on herbivory reverses from low to high elevation. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 110, no. 1, pp. 46-56. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13649. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13649>.
- FIRN, J., MCGREE, J.M., HARVEY, E. y FLORES-MORENO, H., 2019. Leaf nutrients, not specific leaf area, are consistent indicators of elevated nutrient inputs. *Nature Ecology and Evolution* [en línea], vol. 3, no. 3, pp. 400-406. ISSN 2397334X. DOI 10.1038/s41559-018-0790-1. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0790-1>.
- FORRISTER, D.L., ENDARA, M.J., YOUNKIN, G.C., COLEY, P.D. y KURSAR, T.A., 2019. Herbivores as drivers of negative density dependence in tropical forest saplings. *Science* [en línea], vol. 363, no. 6432, pp. 1213-1216. ISSN 10959203. DOI 10.1126/science.aau9460. Disponible en: <https://doi.org/10.1126/science.aau9460>.
- FUNK, J.L., LARSON, J.E., AMES, G.M., BUTTERFIELD, B.J., CAVENDER-BARES, J., FIRN, J., LAUGHLIN, D.C., SUTTON-GRIER, A.E., WILLIAMS, L. y WRIGHT, J., 2017. Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* [en línea], vol. 92, no. 2, pp. 1156-1173. ISSN 1469185X. DOI 10.1111/brv.12275. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/brv.12275>.
- GARGALLO-GARRIGA, A., SARDANS, J., GRANDA, V., LLUSIÀ, J., PEGUERO, G., ASENSIO, D., OGAYA, R., URBINA, I., VAN LANGENHOVE, L., VERRYCKT, L.T., CHAVE, J., COURTOIS, E.A., STAHL, C., GRAU, O., KLEM, K., URBAN, O., JANSSENS, I.A. y PEÑUELAS, J., 2020. Different “metabolomic niches” of the highly diverse tree species of the French Guiana rainforests. *Scientific Reports* [en línea], vol. 10, no. 1, pp. 1-10. ISSN 20452322. DOI 10.1038/s41598-020-63891-y. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63891-y>.

- GROSS, N., BAGOUSSE-PINGUET, Y. Le, LIANCOURT, P., BERDUGO, M., GOTELLI, N.J. y MAESTRE, F.T., 2017. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology and Evolution* [en línea], vol. 1, no. 5, pp. 1-9. ISSN 2397334X. DOI 10.1038/s41559-017-0132. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0132>.
- GUO, Q., YOSHIDA, Y., MAJOR, I.T., WANG, K., SUGIMOTO, K., KAPALI, G., HAVKO, N.E., BENNING, C. y HOWE, G.A., 2018. JAZ repressors of metabolic defense promote growth and reproductive fitness in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [en línea], vol. 115, no. 45, pp. E10768-E10777. ISSN 10916490. DOI 10.1073/pnas.1811828115. Disponible en: <https://doi.org/10.1073/pnas.1811828115>.
- HALBRITTER, A.H., FIOR, S., KELLER, I., BILLETER, R., EDWARDS, P.J., HOLDEREGGER, R., KARRENBERG, S., PLUESS, A.R., WIDMER, A. y ALEXANDER, J.M., 2018. Trait differentiation and adaptation of plants along elevation gradients. *Journal of Evolutionary Biology* [en línea], vol. 31, no. 6, pp. 784-800. ISSN 14209101. DOI 10.1111/jeb.13262. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/jeb.13262>.
- HEILING, S., SCHUMAN, M.C., SCHOETTNER, M., MUKERJEE, P., BERGER, B., SCHNEIDER, B., JASSBI, A.R. y BALDWIN, I.T., 2010. Jasmonate and ppHsystemin regulate key malonylation steps in the biosynthesis of 17-hydroxygeranylinalool diterpene glycosides, an abundant and effective direct defense against herbivores in nicotiana attenuata. *Plant Cell* [en línea], vol. 22, no. 1, pp. 273-292. ISSN 1532298X. DOI 10.1105/tpc.109.071449. Disponible en: <https://doi.org/10.1105/tpc.109.071449>.
- HERNÁNDEZ-SAMPIERI, R. y MENDOZA, C., 2018. *Metodología De La Investigación - La ruta cuantitativa, cualitativa y mixta* [en línea]. 1°. México D.F.: Mc Graw Hill Education. ISBN 9781456260965. Disponible en: <https://bit.ly/3fA7hEp>.
- JASSEY, V.E.J. y SIGNARBIEUX, C., 2019. Effects of climate warming on Sphagnum photosynthesis in peatlands depend on peat moisture and species-specific anatomical traits. *Global Change Biology* [en línea], vol. 25, no. 11, pp. 3859-3870. ISSN 13652486. DOI 10.1111/gcb.14788. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/gcb.14788>.

- JUNKER, R.R., 2018. A biosynthetically informed distance measure to compare secondary metabolite profiles. *Chemoecology* [en línea], vol. 28, no. 1, pp. 29-37. ISSN 09377409. DOI 10.1007/s00049-017-0250-4. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1007/s00049-017-0250-4>.
- KATTGE, J., 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology* [en línea], vol. 26, no. 1, pp. 119-188. ISSN 13652486. DOI 10.1111/gcb.14904. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>.
- KATZ, E., LI, J.J., JAEGLE, B., ASHKENAZY, H., ABRAHAMS, S.R., BAGAZA, C., HOLDEN, S., PIRES, C.J., ANGELOVICI, R. y KLIEBENSTEIN, D.J., 2021. Genetic variation, environment and demography intersect to shape *Arabidopsis* defense metabolite variation across Europe. *eLife* [en línea], vol. 10, pp. 1-25. ISSN 2050084X. DOI 10.7554/eLife.67784. Disponible en: [10.7554/eLife.67784](https://doi.org/10.7554/eLife.67784).
- KERGUNTEUIL, A., RÖDER, G. y RASMANN, S., 2019. Environmental gradients and the evolution of tri-trophic interactions. *Ecology Letters* [en línea], vol. 22, no. 2, pp. 292-301. ISSN 14610248. DOI 10.1111/ele.13190. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/ele.13190>.
- LAUGHLIN, D.C., GREMER, J.R., ADLER, P.B., MITCHELL, R.M. y MOORE, M.M., 2020. The Net Effect of Functional Traits on Fitness. *Trends in Ecology and Evolution* [en línea], vol. 35, no. 11, pp. 1037-1047. ISSN 01695347. DOI 10.1016/j.tree.2020.07.010. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.07.010>.
- LIPINSKI, C. y HOPKINS, A., 2004. Navigating chemical space for biology and medicine. *Nature* [en línea], vol. 432, no. 7019, pp. 855-861. ISSN 00280836. DOI 10.1038/nature03193. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/nature03193>.
- LUNDGREN, E.J., SCHOWANEK, S.D., ROWAN, J., MIDDLETON, O., PEDERSEN, R., WALLACH, A.D., RAMP, D., DAVIS, M., SANDOM, C.J. y SVENNING, J.C., 2021. Functional traits of the world's late Quaternary large-bodied avian and mammalian herbivores. *Scientific Data* [en línea], vol. 8, no. 1, pp. 1-21. ISSN 20524463. DOI 10.1038/s41597-020-00788-5. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00788-5>.

- MONSON, R.K., TROWBRIDGE, A.M., LINDROTH, R.L. y LERDAU, M.T., 2022. Coordinated resource allocation to plant growth–defense tradeoffs. *New Phytologist* [en línea], vol. 233, no. 3, pp. 1051-1066. ISSN 14698137. DOI 10.1111/nph.17773. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/nph.17773>.
- PELLISSIER, L., ROGER, A., BILAT, J. y RASMANN, S., 2014. High elevation *Plantago lanceolata* plants are less resistant to herbivory than their low elevation conspecifics: is it just temperature? *Ecography* [en línea], vol. 37, no. 10, pp. 950-959. ISSN 16000587. DOI 10.1111/ecog.00833. Disponible en: [10.1111/ecog.00833](https://doi.org/10.1111/ecog.00833).
- PETERS, K., TREUTLER, H., DÖLL, S., KINDT, A.S.D., HANKEMEIER, T. y NEUMANN, S., 2019. Chemical diversity and classification of secondary metabolites in nine bryophyte species. *Metabolites* [en línea], vol. 9, no. 10. ISSN 22181989. DOI 10.3390/metabo9100222. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/metabo9100222>.
- PETERS, K., WORRICH, A., WEINHOLD, A., ALKA, O. y BALCKE, G., 2018. Current challenges in plant Eco-Metabolomics. *International Journal of Molecular Sciences* [en línea], vol. 19, no. 5, pp. 1-38. ISSN 14220067. DOI 10.3390/ijms19051385. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/ijms19051385>.
- PHILBIN, C.S., DYER, L.A., JEFFREY, C.S., GLASSMIRE, A.E. y RICHARDS, L.A., 2022. Structural and compositional dimensions of phytochemical diversity in the genus *Piper* reflect distinct ecological modes of action. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 110, no. 1, pp. 57-67. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13691. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13691>.
- PISTÓN, N., DE BELLO, F., DIAS, A.T.C., GÖTZENBERGER, L., ROSADO, B.H.P., DE MATTOS, E.A., SALGUERO-GÓMEZ, R. y CARMONA, C.P., 2019. Multidimensional ecological analyses demonstrate how interactions between functional traits shape fitness and life history strategies. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 107, no. 5, pp. 2317-2328. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13190. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13190>.

- RAWLINGS, A., O'CONNOR, E., MOODY, S.C., DUDLEY, E., BODDY, L., FOWLER, M.S., FITZPATRICK, D.A., DOYLE, S. y EASTWOOD, D.C., 2022. Metabolic responses of two pioneer wood decay fungi to diurnally cycling temperature. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 110, no. 1, pp. 68-79. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13716. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13716>.
- RICHARDS, L.A., OLIVEIRA, C., DYER, L.A., RUMBAUGH, A., URBANO-MUÑOZ, F., WALLACE, I.S., DODSON, C.D. y JEFFREY, C.S., 2018. Shedding light on chemically mediated tri-trophic interactions: A 1H-NMR Network Approach to Identify Compound Structural Features and Associated Biological Activity. *Frontiers in Plant Science* [en línea], vol. 9, no. August, pp. 1-12. ISSN 1664462X. DOI 10.3389/fpls.2018.01155. Disponible en: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01155>.
- RISTOK, C., POESCHL, Y., DUDENHÖFFER, J.H., EBELING, A., EISENHAUER, N., VERGARA, F., WAGG, C., VAN DAM, N.M. y WEINHOLD, A., 2019. Plant species richness elicits changes in the metabolome of grassland species via soil biotic legacy. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 107, no. 5, pp. 2240-2254. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13185. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13185>.
- SARDANS, J., GARGALLO-GARRIGA, A., URBAN, O., KLEM, K., WALKER, T.W.N., HOLUB, P., JANSSENS, I.A. y PEÑUELAS, J., 2020. Ecometabolomics for a better understanding of plant responses and acclimation to abiotic factors linked to global change. *Metabolites* [en línea], vol. 10, no. 6, pp. 1-20. ISSN 22181989. DOI 10.3390/metabo10060239. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/metabo10060239>.
- SCHRIMPE-RUTLEDGE, A.C., CODREANU, S.G., SHERROD, S.D. y MCLEAN, J.A., 2016. Untargeted Metabolomics Strategies—Challenges and Emerging Directions. *Journal of the American Society for Mass Spectrometry* [en línea], vol. 27, no. 12, pp. 1897-1905. ISSN 18791123. DOI 10.1007/s13361-016-1469-y. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s13361-016-1469-y>.

- SCHUMAN, M.C. y BALDWIN, I.T., 2016. The Layers of Plant Responses to Insect Herbivores. *Annual Review of Entomology* [en línea], vol. 61, no. December 2015, pp. 373-394. ISSN 00664170. DOI 10.1146/annurev-ento-010715-023851. Disponible en: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023851>.
- SEDIO, B.E., PARKER, J.D., MCMAHON, S.M. y WRIGHT, S.J., 2018. Comparative foliar metabolomics of a tropical and a temperate forest community. *Ecology* [en línea], vol. 99, no. 12, pp. 2647-2653. ISSN 00129658. DOI 10.1002/ecy.2533. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/ecy.2533>.
- SIEFERT, A., VIOLLE, C., CHALMANDRIER, L. y ALBERT, C.H., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* [en línea], vol. 18, no. 12, pp. 1406-1419. ISSN 14610248. DOI 10.1111/ele.12508. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/ele.12508>.
- SYTIUK, A., CÉRÉGHINO, R., HAMARD, S., DELARUE, F., GUITTET, A., BAREL, J.M., DORREPAAL, E., KÜTTIM, M., LAMENTOWICZ, M., POURRUT, B., ROBROEK, B.J.M., TUITTILA, E.S. y JASSEY, V.E.J., 2022. Predicting the structure and functions of peatland microbial communities from Sphagnum phylogeny, anatomical and morphological traits and metabolites. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 110, no. 1, pp. 80-96. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13728. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13728>.
- VAN DAM, N.M. y VAN DER MEIJDEN, E., 2018. A Role for Metabolomics in Plant Ecology. *Annual Plant Reviews Volume 43: Biology of Plant Metabolomics* [en línea], vol. 43, pp. 87-107. DOI 10.1002/9781444339956.ch4. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/9781444339956.ch4>.
- VAN DER PLAS, F., SCHRÖDER-GEORGI, T., WEIGELT, A. y BARRY, K., 2020. Plant traits alone are poor predictors of ecosystem properties and long-term ecosystem functioning. *Nature Ecology and Evolution* [en línea], vol. 4, no. 12, pp. 1602-1611. ISSN 2397334X. DOI 10.1038/s41559-020-01316-9. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01316-9>.

- VIOLLE, C., NAVAS, M.-L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I. y GARNIER, E., 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* [en línea], vol. 116, no. 5, pp. 882-892. ISSN 0030-1299. DOI 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x. Disponible en: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.
- WALKER, T.W.N., JANSSENS, I.A., WEEDON, J.T., SIGURDSSON, B.D., RICHTER, A., PEÑUELAS, J., LEBLANS, N.I.W., BAHN, M., BARTRONS, M., DE JONGE, C., FUCHSLUEGER, L., GARGALLO-GARRIGA, A., GUNNARSDÓTTIR, G.E., MARAÑÓN-JIMÉNEZ, S., ODDSDÓTTIR, E.S., OSTONEN, I., POEPLAU, C., PROMMER, J., RADUJKOVIĆ, D., SARDANS, J., SIGURÐSSON, P., SOONG, J.L., VICCA, S., WALLANDER, H., ILIEVA-MAKULEC, K. y VERBRUGGEN, E., 2020. A systemic overreaction to years versus decades of warming in a subarctic grassland ecosystem. *Nature Ecology and Evolution* [en línea], vol. 4, no. 1, pp. 101-108. ISSN 2397334X. DOI 10.1038/s41559-019-1055-3. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1055-3>.
- WALKER, T.W.N., WECKWERTH, W., BRAGAZZA, L., FRAGNER, L., FORDE, B.G., OSTLE, N.J., SIGNARBIEUX, C., SUN, X., WARD, S.E. y BARDGETT, R.D., 2019. Plastic and genetic responses of a common sedge to warming have contrasting effects on carbon cycle processes. *Ecology Letters* [en línea], vol. 22, no. 1, pp. 159-169. ISSN 14610248. DOI 10.1111/ele.13178. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/ele.13178>.
- WANG, M., CARVER, J.J., PHELAN, V. V. y SANCHEZ, L.M., 2016. Sharing and community curation of mass spectrometry data with Global Natural Products Social Molecular Networking. *Nature Biotechnology* [en línea], vol. 34, no. 8, pp. 828-837. ISSN 15461696. DOI 10.1038/nbt.3597. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/nbt.3597>.
- WANG, S., ALSEEKH, S., FERNIE, A.R. y LUO, J., 2019. The Structure and Function of Major Plant Metabolite Modifications. *Molecular Plant* [en línea], vol. 12, no. 7, pp. 899-919. ISSN 17529867. DOI 10.1016/j.molp.2019.06.001. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.06.001>.

- WATROUS, J.D., HENGLIN, M., CLAGGETT, B., LEHMANN, K.A., LARSON, M.G., CHENG, S. y JAIN, M., 2017. Visualization, Quantification, and Alignment of Spectral Drift in Population Scale Untargeted Metabolomics Data. *Analytical Chemistry* [en línea], vol. 89, no. 3, pp. 1399-1404. ISSN 15206882. DOI 10.1021/acs.analchem.6b04337. Disponible en: <https://doi.org/10.1021/acs.analchem.6b04337>.
- WEINHOLD, A., DÖLL, S., LIU, M., SCHEDL, A., PÖSCHL, Y., XU, X., NEUMANN, S. y VAN DAM, N.M., 2022. Tree species richness differentially affects the chemical composition of leaves, roots and root exudates in four subtropical tree species. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 110, no. 1, pp. 97-116. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13777. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13777>.
- WILLIAMS, A., LANGRIDGE, H., STRAATHOF, A.L., MUHAMADALI, H., HOLLYWOOD, K.A., GOODACRE, R. y DE VRIES, F.T., 2022. Root functional traits explain root exudation rate and composition across a range of grassland species. *Journal of Ecology* [en línea], vol. 110, no. 1, pp. 21-33. ISSN 13652745. DOI 10.1111/1365-2745.13630. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13630>.
- WISHART, D.S., 2005. Metabolomics: The principles and potential applications to transplantation. *American Journal of Transplantation* [en línea], vol. 5, no. 12, pp. 2814-2820. ISSN 16006135. DOI 10.1111/j.1600-6143.2005.01119.x. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1600-6143.2005.01119.x>.
- YANG, L., WEN, K.S., RUAN, X., ZHAO, Y.X., WEI, F. y WANG, Q., 2018. Response of plant secondary metabolites to environmental factors. *Molecules* [en línea], vol. 23, no. 4, pp. 1-26. ISSN 14203049. DOI 10.3390/molecules23040762. Disponible en: <https://doi.org/10.3390/molecules23040762>.
- YANG, Q., ZHANG, A.H., MIAO, J.H., SUN, H., HAN, Y., YAN, G.L., WU, F.F. y WANG, X.J., 2019. Metabolomics biotechnology, applications, and future trends: A systematic review. *RSC Advances* [en línea], vol. 9, no. 64, pp. 37245-37257. ISSN 20462069. DOI 10.1039/c9ra06697g. Disponible en: <https://doi.org/10.1039/C9RA06697G>.

ZÜST, T. y AGRAWAL, A.A., 2017. Trade-Offs Between Plant Growth and Defense Against Insect Herbivory: An Emerging Mechanistic Synthesis. *Annual Review of Plant Biology* [en línea], vol. 68, pp. 513-534. ISSN 15452123. DOI 10.1146/annurev-arplant-042916-040856. Disponible en: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-040856>.