

PRODUCCIÓN DE BIOMASA, DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE ESPECIES EN UN GRADIENTE DE PRODUCTIVIDAD EN EL MATORRAL ESPINOSO TAMAULIPECO DEL NORDESTE DE MÉXICO

R. Espinoza-Bretado¹; J. Návar²

¹Estudiante de Maestría en Ciencias Forestales de la Facultad de Ciencias Forestales, UANL.
Carr. Nacional km. 145. Linares, N. L., México.

²Profesor-investigador de la Facultad de Ciencias Forestales, UANL.
Carr. Nacional km 145. Linares, N. L., México. Correo-e: bretado79@hotmail.com

RESUMEN

La producción de biomasa y su asociación con la diversidad es un indicador de la condición de los ecosistemas; provee las bases para el manejo sustentable de los recursos naturales. Se hacen observaciones de producción y diversidad en 15 cuadrantes del matorral espinoso tamaulipeco, establecidos en un gradiente de productividad en cinco sitios con tres repeticiones. Se determinó diversidad alfa y beta con varios índices. Se definió la relación producción-diversidad y se ajustó un análisis de correspondencia canónica sin tendencia. Se observa que los sitios con mayor producción presentan la menor diversidad alfa, mientras que sitios con menor productividad poseen mayores índices de diversidad. El modelo barra rota se ajustó a la mayoría de los cuadrantes, indicando la estabilidad de diversidad – abundancia en las etapas secundarias de la sucesión vegetal. La diversidad beta fue baja y se explica por la baja plasticidad de las especies muestreadas. El análisis multivariado mostró gradientes notorios en la distribución de especies y sitios, de acuerdo a sus niveles de productividad y geomorfología. La presencia de mayor número de especies en sitios pobres se explica parcialmente por sus bajos y diferentes requerimientos nutricionales, la diferenciación en la explotación del recurso espacio-tiempo y a los diferentes patrones fisiológicos.

PALABRAS CLAVE: análisis multivariado, ecología, matorral, diversidad, producción de biomasa.

BIOMASS PRODUCTION, DIVERSITY AND ECOLOGY OF THE TREE SPECIES IN A PRODUCTIVITY GRADIENT IN THE TAMAULIPAN THORNSCRUB OF NORTHEASTERN OF MEXICO

SUMMARY

Biomass production and its association to diversity is an indicator of the health of forest ecosystems, it provides the basis for sustainable management of natural resources. In this research the diversity and production was measured in 15 plots placed in the Tamaulipan thornscrub. Plots were placed in a productivity gradient at five sites with three replicates. In each site three plots were randomly established with dimensions of 5x5 m. All plant cover was harvested for biomass measurements. Shrub and tree diversity was estimated by fitting several diversity indexes. The relationships between production and diversity was established and finally the multivariate statistic detrended canonical correspondance analysis was carried out to observe clusters and patterns in diversity and production. Sites with highest production had the least diversity. This appears to be explained by the presence of the largest number of species of smaller dimensions, by the potential lower nutritional requirements, compartments of usage of resources in time and space, and differential physiological patterns. Indeed the broken stick model of McArthur fitted better the abundance diversity of most plots indicating the late successional stages of this plant community. The multivariate analysis showed clusters and gradients according to the productivity gradient and geomorphology.

KEY WORDS: multivariate analysis, ecology, tamaulipan thornscrub, diversity, biomass production.

INTRODUCCIÓN

En diversos estudios ecológicos, la necesidad de estimar la producción de biomasa y diversidad es importante para desarrollar planes de manejo sustentable de los recursos naturales. Biomasa se define como el peso anhidro de los organismos vivos, y producción es la cantidad de biomasa producida en un tiempo determinado (Brower *et al.*, 1990). La diversidad es el resultado de un complejo proceso evolutivo, con una variabilidad entre los organismos vivos, así como en los complejos ecológicos de los que forman parte (Magurran, 1988).

Se ha observado que algunas propiedades del ambiente pueden estar positiva o negativamente correlacionados con la producción-diversidad, y esta relación parece ser determinada en función de un gradiente de productividad con diferentes niveles (Waide *et al.*, 1999; Mittelbach *et al.*, 2001 y Clark *et al.*, 2001), independientemente de los patrones espaciales, de acuerdo a la variabilidad en producción de biomasa anual, temperatura, precipitación y la historia geológica de un lugar determinado (Noy-Meir, 1985; Houston, 1998).

Los cambios que se presentan en la producción de biomasa y diversidad en gradientes de productividad son también controversiales, donde se han realizado estudios para determinar dicha relación en ecosistemas terrestres; Mittelbach *et al.* (2001) recomienda hacer estudios en especies arbustivas, las cuales han sido las menos estudiadas a nivel mundial.

En el matorral espinoso tamaulipeco existe información sobre la producción de biomasa (Návar *et al.*, 2001; Méndez, 2001; Návar *et al.*, 2004), sin embargo, no se ha explorado en detalle la relación que presenta con la diversidad de especies, y es por esta razón que es necesario realizar investigación de cómo es que influye la diversidad en la producción y viceversa. Por ello, los objetivos de este estudio fueron determinar la producción de biomasa aérea, la diversidad y la relación existente entre estos dos parámetros en un gradiente de productividad en el matorral espinoso tamaulipeco, en el noreste de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo de investigación se realizó en el matorral espinoso tamaulipeco, en Linares, Nuevo León. El muestreo se estableció a los 360 msnm, en la reserva ecológica del Matorral, Escuela de la Facultad de Ciencias Forestales, UANL.

Se establecieron cinco sitios de muestreo, y por cada sitio se ubicaron tres cuadrantes con una dimensión de 5 x 5 m; dentro de éstos se realizó una corta a toda la vegetación para determinar la producción de biomasa aérea (Clark *et al.*, 2001), registrándose información de la especie,

diámetro a la base, altura y peso del individuo en sus diferentes compartimentos aéreos (fuste, ramas y hojas).

Para la ubicación de los sitios de muestreo, se realizó un recorrido de campo para identificar aquellos sitios que de acuerdo a sus características físicas (relieve, hidrología y elevación) y morfológicas (estimación visual de altitud, diámetro y densidad de la vegetación) sea representativo en la comunidad, respondiendo a un gradiente de productividad.

La producción de biomasa aérea fue relacionada con nueve índices de diversidad: siete índices de diversidad basados en riqueza de especies y dos de similitud/disimilitud. Los índices para determinar la riqueza de especies fueron de Margaleff, Menhinick, Shannon-Weiner, Simpson, McIntosh, Brillouin y Berger-Parker. Para estimar la diversidad beta se emplearon los índices de Jaccard y Sorensen. Las ecuaciones para determinar los índices de diversidad se presentan a continuación (Magurran, 1988):

Índice de diversidad de Margaleff:

$$D_{mg} = (S - 1) / \ln N \quad [1]$$

Donde S = número de especies o riqueza de especies y N = el número total de individuos o abundancia y ln = logaritmo natural.

Índice de diversidad de Menhinick:

$$D_{mn} = S \sqrt{N} \quad [2]$$

Índice de diversidad de Shannon y Weiner:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i \quad [3]$$

Donde p_i = es la proporción del total de la muestra encontrada para la especie i y ln = logaritmo natural.

Índice de diversidad de Simpson:

$$D = \sum p_i^2 \quad [4]$$

Índice de diversidad de McIntosh:

$$Mci = (N - ni^2) / (N - \sqrt{N}) \quad [5]$$

Donde ni = es el número de arbustivas de la especie i .

Índice de diversidad de Berger-Parker:

$$B - P = (1 / N \max) / N \quad [6]$$

Donde N_{max} = es la máxima abundancia de i especie.

Índice de diversidad de Brillouin:

$$Br = (\log[N] - \sum ni!) / N! \quad [7]$$

Para estimar la diversidad beta se emplearon índices de similitud/disimilitud:

Índice de similitud de Jaccard:

$$I_j = \frac{c}{a + b - c} \quad [8]$$

El coeficiente de similitud de Sorensen (Czekanovski-Dice-Sorensen):

$$I_s = \frac{2c}{a + b} \quad [9]$$

Donde a = número de especies presentes en el sitio A, b = número de especies presentes en el sitio B y c = número de especies presentes en ambos sitios A y B.

También se ajustaron cuatro modelos para la abundancia, donde los modelos a probar fueron: serie geométrica, serie logarítmica, log normal truncada y barra rota.

La serie geométrica:

$$ni = NC_k K(1 - k)^{i-1} \quad [10]$$

Donde ni = abundancia de la especie i,

N = número total de individuos o abundancia, Ck = una constante, en la cual asegura que Sni = N, i = la especie.

La serie logarítmica:

$$\alpha x, \alpha x^2 / 2, \alpha x^3 / 6, \dots, \alpha x^n / n \quad [11]$$

Donde ax = el número de la especie con uno individual, $\alpha x^2/2$ = el número de especies con dos individual, $a = (N(1-x))/x$, y $S/N = (1-x)/x / (\ln(1-x))$.

La serie log normal truncada:

$$S(R) = S_o \exp(-\alpha R)^2 \quad [12]$$

Donde $a = (2s^2)^n$ = es una constante que describe la cantidad que se extiende en la distribución, S(R) = número de especies que ocurre en la clase a la derecha o izquierda de la curva simétrica y S_o = el número de especies en la octava moda (el más grande de la clase).

El modelo de la Barra Rota:

$$S(n) = [S(S-1/N)](1 - n/N)^{S-2} \quad [13]$$

Donde S(n) = número de especies en la clase de abundancia que presenta n individuos, S = número de especies, N = número de individuos o abundancia.

La riqueza de especies se regresó contra la producción aérea, para determinar patrones o tendencias lineales o curvilineales. El estadístico Análisis de Correspondencia Canónica sin Tendencia se ajustó a los cuadrantes con datos de diversidad y producción para entender agrupamientos y tendencias en estas variables, y las posibles fuentes de variación que explican estos comportamientos. Las variables explicatorias utilizadas fueron un valor subjetivo de productividad (1= alta, 2= media alta, 3= mediana, 4= baja y 5= muy baja) y geomorfológico (1= derramadero intermitente, 2= derramadero efímero, 3= valle, 4= loma y 5= meseta), donde se determinó el intervalo de confianza ($\alpha=0.05$) para la producción de biomasa con respecto a las geoformas estudiadas y la prueba de t para su significancia estadística.

Las geoformas (del derramadero hacia la meseta) presentan una diferencia altitudinal de 58 msnm, lo que influye en el escurrimiento y disponibilidad del agua y por lo tanto es determinante en la producción de biomasa.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el gradiente de producción, se registró un rango de 8.90 a 79.97 Mg·ha⁻¹; con un promedio de 44.76 Mg·ha⁻¹ de biomasa aérea y con una desviación estándar de 40.73 Mg·ha⁻¹. La producción de biomasa incrementó con el gradiente geomórfico, desde la meseta (partes más áridas con Xp y sd de 8.90 Mg·ha⁻¹ y 5.44 Mg·ha⁻¹; donde Xp=promedio y sd=desviación estándar) hasta el derramadero con presencia intermitente de agua en el cauce (partes más húmedas con Xp y sd de 79.97 Mg·ha⁻¹ y 34.72 Mg·ha⁻¹) (Figura 1). Este incremento en la biomasa se explica por varias fuentes de variación, dentro de las cuales destacan las siguientes: la humedad disponible es mayor en derramadero intermitente durante la estación de lluvias y tiempo después de la estación lluviosa. A medida que el paisaje cambia hacia sitios alejados de los arroyos, la cantidad de agua disponible para la evapotranspiración disminuye. En estos sitios sólo existe la precipitación anual y en algunas especies escorrentía fustal (Návar y Bryan, 1990; Návar, 1993) para producir biomasa. La profundidad del suelo y la fertilidad cambian también desde 0.50 cm en el derramadero hasta 0.15 m en las mesetas, con contenidos de nitrógeno (Woerner, 1991).

La diversidad de especies cambió entre las geoformas y los cuadrantes. En los 15 cuadrantes estudiados, se registraron un total de 17 especies leñosas, con porte arbóreo y arbustivo (Cuadro 1). En promedio existen cuatro especies con una desviación estándar de una especie por parcela. Considerando las cinco geoformas, se tiene un promedio de ocho especies con una desviación estándar de tres especies. Existe una tendencia clara a aumentar la riqueza de especies a medida que el gradiente de aridez aumenta desde el derramadero intermitente (Xp y sd de 3 y 1 especie) hasta la meseta (Xp 5 y sd de 1 especie). La tasa de recambio y la aparición de nuevas especies del derramadero intermitente hacia la meseta se presenta debido probablemente a los hábitos adaptativos de las especies, la competencia por los recursos disponibles y posibles mecanismos ecológicos de interacciones positivas en el medio; espacio, agua y nutrimentos (Figura 2).

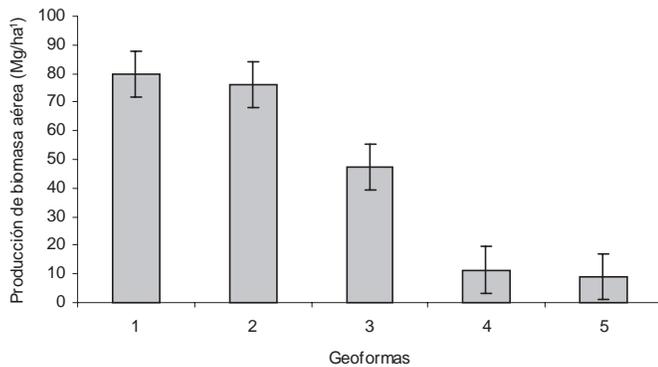


FIGURA 1. Producción de biomasa aérea en función de las geoformas en el matorral espinoso tamaulipeco y las barras de error indican el intervalo de confianza ($\alpha=0.05$) (1. Derramadero intermitente, 2. Derramadero efímero, 3. Valle, 4. Lomerío y 5. Meseta).

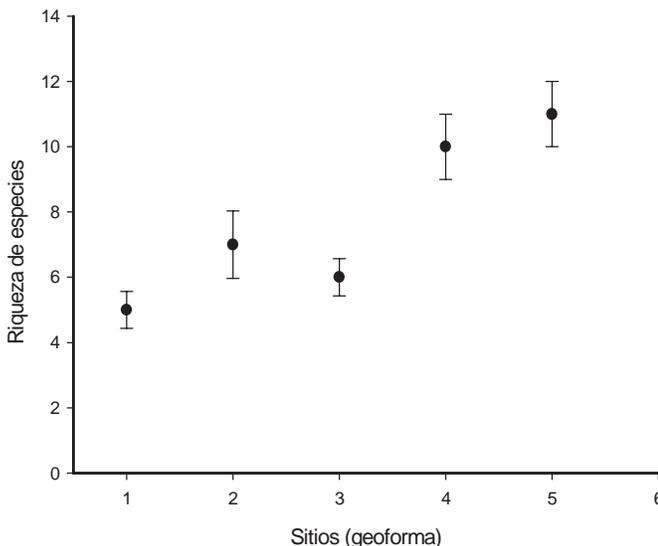


FIGURA 2. Parcelas de muestreo en el matorral espinoso tamaulipeco en función a geoformas.

CUADRO 1. Listado de especies vegetales muestreadas en el matorral espinoso Tamaulipeco.

Nombre común	Nombre científico
Chapote	<i>Diospyros texana</i>
Palo blanco	<i>Celtis laevigata</i>
Granjero	<i>Celtis pallida</i>
Tenaza	<i>Havardia pallens</i>
Brasil	<i>Condalia Hookeri</i>
Anacahuíta	<i>Cordia boissieri</i>
Varadulce	<i>Eysenhardtia polystachya</i>
Chaparro prieto	<i>Acacia rigidula</i>
Panalero	<i>Forestiera angustifolia</i>
Colima	<i>Zanthoxylum fagara</i>
Huajillo	<i>Acacia berlandieri</i>
Barreta	<i>Helieta parvifolia</i>
Cenizo	<i>Luecophyllum frutescens</i>
Amyris	<i>Amyris madrensis</i>
Bernardia	<i>Bernardia myrcaefolia</i>
Tullidor	<i>Karwinskia humbokitiana</i>
Croton	<i>Croton torreyanus</i>

Los índices de diversidad por el contrario no cambiaron significativamente entre las diferentes geoformas estudiadas, aunque sí presentaron sensibilidades diferenciales en los niveles de productividad estudiados (Figura 3). La falta de significancia estadística en los índices de diversidad biológica estudiados obedece a que los cambios en la riqueza de especies se equilibran con los cambios en la abundancia. Es decir, mientras que el gradiente de riqueza de especies se mueve en una dirección, la abundancia se mueve en la dirección contraria.

El modelo barra rota de McArthur se ajusta mejor a la abundancia de las especies de los cuadrantes (Cuadro 2). Si no se considera la dimensión del cuadrante como una limitante en el ajuste de los modelos de diversidad-abundancia y se considera que la vegetación en estos sitios tiene aproximadamente 25 años sin disturbios importantes, la conclusión es que la diversidad ha alcanzado un estadio sucesional avanzado en todos los niveles de productividad o geoformas.

La diversidad beta demostró que fue baja entre los cuadrantes de acuerdo con los índices de JackKard y Sorenson. Esto explica que pocas especies comparten sitios similares, tal vez por su baja plasticidad o sus bajas posibilidades de sobrevivir a la competencia en sitios desfavorables (Cuadro 3).

La riqueza de especies disminuye exponencialmente con la biomasa medida en los cuadrantes (Clark *et al.*, 2001)

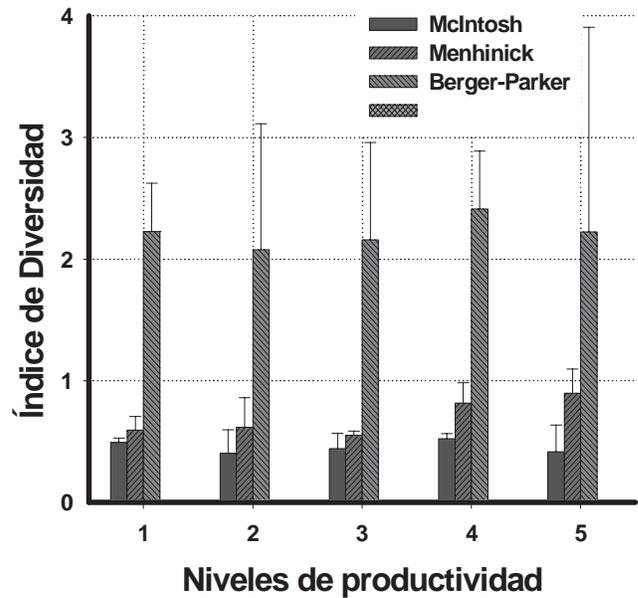
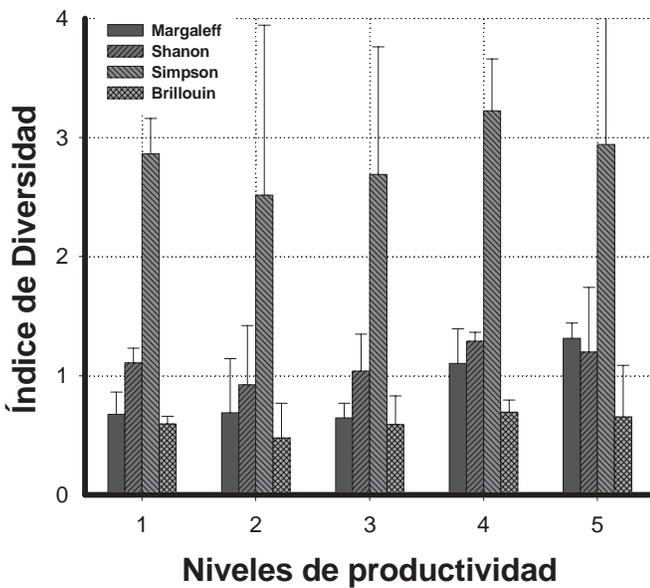


FIGURA 3. Índices de diversidad de especies a diferentes niveles de producción en el matorral espinoso tamaulipeco.

(Figura 4). Es decir, sitios con altas productividades y por lo tanto mayor producción presentan valores mínimos en la riqueza de especies y por otra parte, los sitios con menor productividad y menor biomasa observada presentan los valores más altos en la riqueza de las especies (Waide *et al.*, 1999; Blanco y Navarro, 2003).

CUADRO 2. Resultados del ajuste de los modelos de diversidad-abundancia.

Sitio	Cuadrante	Barra Rota	Serie		
			Geométrica	Normal Logarítmico	Logarítmico
1	1	0	0	1	1
1	2	0	0	1	1
1	3	0	0	0	1
2	1	0	0	1	0
2	2	0	1	1	1
2	3	0	0	0	1
3	1	0	0	0	0
3	2	0	1	0	1
3	3	0	0	0	0
4	1	0	1	1	1
4	2	0	0	1	1
4	3	0	0	1	1
5	1	1	1	0	0
5	2	0	0	0	1
5	3	0	0	1	1

El análisis multivariado DCCA mostró el gradiente de producción y geomorfología en especies y sitios. Las especies cambian desde *Celtis pallida*, *Condalia hookeri*,

Acacia rigidula, *Abarrida pallens*, *Diospyros texana* y *Zanthoxylum fagara* en los sitios de mayor productividad hasta *Karwinskia humboldtiana*, *Amyris madrensis*, *Helieta parvifolia* y *Acacia berlandieri* en las partes más áridas o menos productivas. *Zanthoxylum fagara* y *Acacia rigidula* son especies que se presentan en sitios de productividad intermedia. Estas especies presentan también una mayor plasticidad, donde se les puede encontrar en ambos niveles de producción. Geomorfológicamente presenta una distribución de mayor producción partiendo de derramadero (intermitente y efímero), valle, lomerío y por último en la meseta (Figura 5).

El porte o dimensión de las especies parece explicar la densidad, como ha sido observado por Nívar *et al.* (2005) para todo el gradiente del matorral espinoso tamaulipeco. Es decir, se observan individuos más altos y menos abundantes en los sitios más productivos e individuos más bajos y más abundantes en los sitios de menor productividad. La competencia entre los individuos de mayor porte genera una menor presencia de especies (Rosenzweig, 1995; Mittelbach *et al.*, 2001). En sitios con mayor densidad se presentan individuos de bajo porte y por consiguiente existen numerosos espacios para el establecimiento de especies con adaptaciones diferenciales a estas condiciones y esto hace que se aumente la riqueza de especies. Dentro de las adaptaciones se han sugerido como importantes en la compartición del hábitat se describen: 1) hábitos fisiológicos diferenciales, 2) diferentes necesidades alimentarias y de hábitat y 3) diferencia en explotación del recurso espacio-tiempo. Esto puede ocasionar que las especies presentes promuevan mecanismos ecológicos positivos que favorecen el incremento en la diversidad de las especies (Houston, 1998).

CUADRO 3. Resultados de los índices de Jackard y Sorenson para el matorral espinoso tamaulipeco.

Indice de Jackard														
1.0	2.0	3.0	4.0	5.0	6.0	7.0	8.0	9.0	10.0	11.0	12.0	13.0	14.0	15.0
4.0														
2.0	3.0													
2.0	2.0	3.0												
0.0	0.0	1.0	3.0											
1.0	1.0	2.0	1.0	5.0										
0.0	0.0	1.0	0.0	1.0	2.0									
0.0	0.0	1.0	0.0	1.0	1.0	3.0								
0.0	0.0	1.0	1.0	2.0	2.0	1.0	3.0							
1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	2.0	1.0	2.0	4.0						
1.0	1.0	0.0	0.0	1.0	3.0	0.0	1.0	1.0	5.0					
1.0	1.0	0.0	0.0	1.0	3.0	0.0	2.0	1.0	2.0	6.0				
0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.0	1.0	1.0	1.0	2.0	4.0			
1.0	1.0	1.0	0.0	2.0	3.0	1.0	1.0	2.0	1.0	4.0	4.0	6.0		
1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	2.0	1.0	1.0	1.0	1.0	3.0	3.0	4.0	7.0	
1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.0	1.0	1.0	1.0	3.0	3.0	2.0	3.0	5.0

Indice de Sorenson														
1.0	2.0	3.0	4.0	5.0	6.0	7.0	8.0	9.0	10.0	11.0	12.0	13.0	14.0	15.0
1.0														
6.0	1.0													
6.0	0.7	1.0												
0.0	0.0	0.3	1.0											
2.0	0.3	0.5	0.3	1.0										
0.0	0.0	0.4	0.0	0.3	1.0									
0.0	0.0	0.3	0.0	0.3	0.4	1.0								
0.0	0.0	0.3	0.3	0.5	0.8	0.3	1.0							
0.3	0.3	0.3	0.3	0.2	0.7	0.3	0.6	1.0						
0.2	0.3	0.0	0.0	0.2	0.9	0.0	0.3	0.2	1.0					
0.2	0.2	0.0	0.0	0.2	0.8	0.0	0.4	0.2	0.4	1.0				
0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	0.3	0.3	0.2	0.4	1.0			
0.2	0.2	0.2	0.0	0.4	0.8	0.2	0.2	0.4	0.2	0.7	0.8	1.0		
0.2	0.2	0.0	0.0	0.0	0.4	0.2	0.2	0.2	0.2	0.5	0.5	0.6	1.0	
0.2	0.3	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.3	0.2	0.2	0.5	0.7	0.4	0.5	1.0

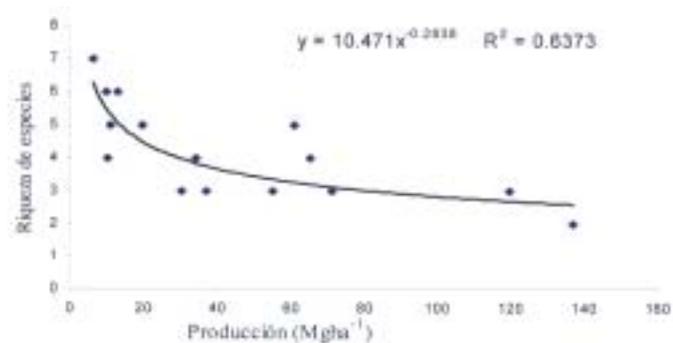


FIGURA 4. Cambios en la producción de biomasa aérea en el matorral espinoso tamaulipeco, en función de la riqueza de especies.

CONCLUSIONES

La producción de biomasa está en función a un gradiente de productividad explicado por la geoforma: mayor producción de biomasa se encuentra en valles, seguido en lomeríos y por último en la meseta. Los sitios con una mayor producción presentan el menor número de especies y los sitios con menor producción son lo que tienen mayor diversidad. La diversidad y producción, explicada por las geoformas, mostraron una tendencia exponencial negativa indicando que la diversidad de especies se mueve en la dirección opuesta a la productividad. Esta tendencia es explicada adecuadamente por los mismos gradientes en productividad y geoforma.

