

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN**  
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES  
SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO



**“DIVERSIDAD Y PRODUCTIVIDAD EN ETAPAS PIONERAS Y TARDÍAS DE LA SUCESIÓN ECOLÓGICA DEL MATORRAL ESPINOSO TAMAULIPECO EN EL NORESTE DE MÉXICO”**

## **T E S I S**

Presentada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRÍA EN CIENCIAS FORESTALES**

Presenta:

**Ing. Raúl Espinoza Bretado**

Linares, N. L.

Diciembre del 2005

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN**  
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES  
SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO



**“DIVERSIDAD Y PRODUCTIVIDAD EN ETAPAS PIONERAS Y TARDÍAS DE LA SUCESIÓN ECOLÓGICA DEL MATORRAL ESPINOSO TAMAULIPECO EN EL NORESTE DE MÉXICO”**

**T E S I S**

Presentada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS FORESTALES**

Presenta:

**Ing, Raúl Espinoza Bretado**

COMITÉ DE TESIS

---

Dr. José de Jesús Nívar Cháidez  
**PRESIDENTE**

---

Dr. Andrés Eduardo Estrada Castellón  
**SECRETARIO**

---

Dr. Enrique Jurado Ybarra  
**PRIMER VOCAL**

---

M. en C. Efraín Rodríguez Téllez  
**ASESOR EXTERNO**

Linares, N. L.

Diciembre del 2005

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por otorgarme una beca para realizar mis estudios de Maestría en Ciencias Forestales en la Universidad Autónoma de Nuevo León.

Al proyecto “Almacenes y Tasa de Secuestro de Bióxido de Carbono en las Plantaciones Forestales del Norte de México” con clave CONACYT-CONAFOR 2002-C01-6230.

A los miembros del comité de tesis. **Dr. José Návar** por la dirección de la tesis, dedicación y apoyo para la realización de la misma. **Dr. Eduardo Estrada** por la asesoría, observaciones, correcciones de la presente tesis y la identificación de especies colectadas. **Dr. Enrique Jurado**, por la asesoría y las observaciones que ayudaron a mejorar el reporte. **M. en C. Efraín Rodríguez** por la revisión y observaciones del escrito. A cada uno de ellos mi gratitud, reconocimiento y admiración.

A las personas que auxiliaron en el trabajo de campo: Eduardo de los Ríos (*†*), Maricela Garza, Jesu Rodríguez, Humberto Hernández, Javier Martínez, Manuel Unzueta, Melissa Puga, Jesús Martínez, Reynaldo Hernández, Julio Fuentes, Jorge Perez, Antonio Mata, Chenco Reyna y Joel Balboa.

El apoyo en mi estancia en la Cd. de Linares: Sra. Élida y Prof. Ambríz (*†*), Pedro Cerda y Regina Pérez, Gabriela Gutiérrez y Efraín Rodríguez .

Al personal académico y administrativo de la Facultad de Ciencias Forestales por mi formación dentro de la institución.

## DEDICATORIA

El presente trabajo de investigación se lo dedico a mi madre, Sra. Eduviges Bretado, como reconocimiento a su gran esfuerzo, apoyo y amor que me ha brindado durante la vida.

A mis abuelos: José Reyes Espinoza Ortega (†), Teodora Hernández García (†), Socorro Cabada Vizcarra (†) y Apolonio Bretado Cháidez.

Con amor a mis hermanos René Manuel, José Alberto y Gloria. Una especial dedicatoria para Estela, Nidia Gabriela y el Sr. Momo.

A mis amistades de Durango: Carlos Aragón, Martín Castañeda, Manuel Hernández, Víctor Vargas y Hortensia Cepeda, Arturo Vargas, amistades del INECOL, A.C.

Dr. José Návar, por la experiencia al conocerlo y ser una persona motivadora en mi formación académica.

Amigos, compañeros de laboratorio y de la Facultad: Olga Lidia, Jesu Rodríguez, Maricela Garza, Julio Canales, Javier Martínez, Humberto Hernández, Rodrigo Rodríguez, José Aniceto, Eduardo Alanís, Juan Luis Ruiz, Pedro Borjón, Ruth Mireles, Antje Henkelmann, Mireia Llorente, Santiago Gibert, Perla Platas, Gerardo, José Dueñez, Rolando Orozco, Julio Ríos, Marco Berrones, Gilberto Garza, Enoc Fernández, Francisco Vallejo, Mauricio Baca, Paty, Flor, Armando, Chuy, Thania y Fernando.

A todos mis compañeros de posgrado y generación, por el apoyo que siempre mostraron en las etapas difíciles y los momentos inolvidables que compartimos durante nuestra formación. Nunca olviden la época que vivimos en la Facultad.

## Contenido

---

**Agradecimientos**

**Dedicatoria**

**Lista de Figuras**

**Lista de Cuadros** .....

**Apéndice** .....

**Capítulo I.** Producción de biomasa, diversidad y ecología de especies en un gradiente de productividad en el matorral espinoso tamaulipeco del Noreste de México

**Resumen**

**Abstract**

**Introducción**

**Materiales y Métodos**

Área de estudio

Muestreo

Estadísticos

**Resultados y Discusión**

**Conclusiones**

**Literatura Citada**

**Capítulo II.** La relación productividad-diversidad en especies arbustivas y arbóreas del matorral espinoso tamaulipeco en el Noreste de México

**Resumen**

**Abstract**

**Introducción**

**Materiales y Métodos**

*Continuación ....*

Área de estudio

Muestreo

Estadísticos

**Resultados y Discusión**

**Conclusiones**

**Literatura Citada**

**Capítulo III.** Tendencias de la sucesión ecológica en un gradiente de productividad del matorral espinoso tamaulipeco en el Noreste de México

**Resumen**

**Abstract**

**Introducción**

**Materiales y Métodos**

Área de estudio

Muestreo

Estadísticos

**Resultados y Discusión**

**Conclusiones**

**Literatura Citada**

**Anexo**

## LISTA DE FIGURAS

Figura

---

### Capítulo I

- 1 Riqueza de especies en función de las geoformas estudiadas en el matorral espinoso tamaulipeco
- 2 Producción de biomasa aérea en función de las geoformas en el matorral espinoso tamaulipeco
- 3 Índices de diversidad de especies a diferentes niveles de producción en el matorral espinoso tamaulipeco
- 4 Cambios en la producción de biomasa aérea en el matorral espinoso tamaulipeco, en función de la riqueza de especies
- 5 Resultado del análisis multivariado con diferentes gradientes en la distribución de especies y sitios de acuerdo a sus niveles de producción y geomorfología

### Capítulo II

- 1 Diversidad y abundancia por geoforma en etapas pioneras y tardías de la sucesión en el matorral espinoso tamaulipeco
- 2 Producción y productividad de biomasa aérea en las diferentes geoformas del matorral espinoso tamaulipeco
- 3 Productividad en geoformas del matorral espinoso tamaulipeco
- 4 Tendencia en la relación nitrógeno-productividad en las geoformas del matorral espinoso tamaulipeco
- 5 Tendencia en la relación productividad-C/N en las geoformas del matorral espinoso tamaulipeco
- 6 Tendencia en la relación Diversidad-Nitrógeno en las geoformas del matorral espinoso tamaulipeco

*Continuación ...*

- 7 Tendencia en la relación diversidad-C/N en las geoformas del matorral espinoso tamaulipeco
- 8 Tendencias de la relación diversidad-productividad en el matorral espinoso tamaulipeco
- 9 Modelos de mortalidad estocástica de especies, a través de las relaciones densidad-productividad y diversidad-densidad
- 10 Ajuste del modelo de mortandad a los datos aleatorios observados en la relación diversidad-productividad

### **Capítulo III**

- 1 Riqueza de especies en dos diferentes etapas de la sucesión de acuerdo a las geoformas del matorral espinoso tamaulipeco .....
- 2 Número de especies establecidas en cada una de las parcelas en dos diferentes etapas serales
- 3 Equitatividad de las especies en el matorral espinoso tamaulipeco en dos diferentes estadios ecológicos
- 4 Sensibilidad de los índices de riqueza específica para el matorral espinoso tamaulipeco en dos diferentes estadios ecológicos
- 5 Sensibilidad de los índices de dominancia para el matorral espinoso tamaulipeco en dos diferentes estadios ecológicos
- 6 Análisis de conglomerados en función de un gradiente de productividad en etapas primarias de la sucesión
- 7 Análisis de conglomerados en función de un gradiente de productividad en etapas tardías de la sucesión



## LISTA DE CUADROS

Cuadro

---

### **Capítulo I**

- 1 Registro del listado florístico muestreadas en el matorral espinoso tamaulipeco
- 2 Resultados del ajuste de los modelos de diversidad-abundancia
- 3 Resultados de los índices de Jaccard y Sorenson para el matorral espinoso tamaulipeco

### **Capítulo II**

- 1 Listado florístico de las especies presentes en los sitios de muestreo
- 2 Valores de las variables edáficas en los sitios muestreados del matorral espinoso tamaulipeco
- 3 Valores de los índices de productividad por compartimento aéreo

### **Capítulo III**

- 1 Listado de las especies registradas antes de realizar la corta de la vegetación existente en la vegetación presente en las etapas secundarias de la sucesión
- 2 Listado de especies en etapas pioneras en el matorral espinoso tamaulipeco
- 3 Especies presentes en etapas tardías y pioneras de la sucesión ecológica en el matorral espinoso tamaulipeco

*Continuación ...*

- 4 Modelos de diversidad y abundancia ajustados a la estructura de la comunidad para cada una de las parcelas en un gradiente de productividad .....
- 5 Modelos de diversidad y abundancia ajustados a las geoformas en un gradiente de productividad .....

## **APÉNDICE**

## Apéndice

---

### Capítulo III

- 1 Matrices de disimilitud para los índices de Jaccard y Sorensen en dos diferentes etapas sucesionales .....

**En Memoria de  
Eduardo de los Ríos Carrasco**

## **CAPITULO I**

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

#### **RESÚMEN**

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 parcelas 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 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, Diversidad, Ecología, Matorral, Producción de Biomasa.

**Biomass production, diversity and ecology of the tree species in a productivity gradient in the Tamaulipan thornscrub of northeastern of Mexico**

**ABSTRACT**

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 succesional stages of this plant community. The multivariate analysis showed clusters and gradients according to the productivity gradient and geomorphology.

**Key words:** Biomass Production, Diversity, Ecology, Multivariate analysis, Tamaulipan thornscrub.

## 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 ó 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; Mittlebach *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 (Dante y Alfonso, 1994; Návar *et al.*, 2001, Méndez, 2001 y 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 realzar 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**

**Área de estudio.** El presente trabajo de investigación se realizó en el Matorral-Escuela en la Facultad de Ciencias Forestales de la UANL, a 7 km de la ciudad de Linares, N.L., dentro de las coordenadas 104° 35' 43" latitud Norte y 38° 23' 21" longitud Oeste. El tipo de vegetación corresponde al matorral espinoso tamaulipeco (Estrada y Marroquín de la F., 1988), caracterizado por especies subinermes, algunos taxas presentan espinas y son generalmente arbustivas y árboles de muy bajo porte (Estrada y Martínez, 2004). La comunidad vegetal se localiza dentro de la provincia fisiográfica Planicie Costera del Golfo Norte, donde la superficie que ocupa la vegetación ha sido cambiante en los últimos años. El clima corresponde al tipo semi-cálido sub-húmedo, con una temperatura media anual de 22.3 °C y 745 mm de precipitación media anual, la cual se presenta de forma bimodal (generalmente entre junio y octubre). Se caracteriza por 84 lluvias promedio, de las cuales el 60 % son menor de 5 mm y componen el 35 % de la precipitación total anual. Por el contrario, lluvias mayores de 20 mm son escasas y representan el 10 % del número de lluvias (Návar et al., 1994; Navar et al., 1999).

Geomorfológicamente, el Matorral-Escuela se encuentra estructurado en las partes más bajas por arroyos ó derramaderos (intermitentes y efímeros). Aumentando el gradiente altitudinal, se localizan los valles ó llanuras hasta



presentarse las laderas. Finalmente las mesetas se sitúan como lugares de mayor elevación.

Los tipos de suelos para cada una de la geoformas son variables, pero se distingue los siguientes de acuerdo a la FAO-UNESCO en 1973 (citado por Woerner, 1991): para el derramadero intermitente corresponde del tipo Fluvisol mólico-calcárico; derramadero efímero Fluvisol vertico-calcico; valle Castanozem vertico-calcico; ladera son Leptosol lítico y finalmente la meseta Regosol calcárico.

**Muestreo.** Se establecieron un total 15 parcelas distribuidas aleatoriamente de forma asilada, con una dimensión de 5 m x 5 m. La distribución de las parcelas se realizó bajo un sistema de bloques completos al azar con tres repeticiones en cada una de cinco geoformas clasificadas bajo un criterio subjetivo de productividad: 1. derramadero intermitente, 2. derramadero efímero, 3. valle, 4. ladera y 5. meseta. La diferencia altitudinal de los derramaderos a la meseta es de 45 m, y la longitud del gradiente es de 1.5 km.

Las variables registradas por cada parcela fueron: especie (S), número de individuos (N), altura (H), diámetro basal (Db) y biomasa aérea por compartimento por especie (tallos, ramas y hojas).

Para determinar la producción de biomasa aérea se utilizó un método destructivo (Madgwick y Satoo, 1975), cortando toda la vegetación a la altura del diámetro basal en cada una de las parcelas muestreadas. La corta ó tratamiento se realizó en primavera del 2004, y solo se consideró la biomasa aérea total al realizar la corta. Se pesó la biomasa por especie y por individuo en campo al momento de la corta, se secaron en estufa hasta obtener el

peso seco constante y se volvieron a pesar, para calcular la materia seca en cada uno de los compartimentos aéreos.

**Estadísticos.** 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-Wiener, Simpson, McIntosh, Brillouin y Berger-Parker. Para estimar la diversidad beta se emplearon los índices de Jaccard y Sorensen. Además, se determinó el intervalo de confianza ( $\alpha=0.05$ ) para cada una de los índices de diversidad empleados. 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 ó riqueza de especies y  $N$  = el número total de individuos ó abundancia y  $\ln$  = logaritmo natural.

Índice de diversidad de **Menhinick**:

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

Índice de diversidad es **Shannon-Wiener**:

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

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**:

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

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  $Nmax$  = 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 probar fueron: serie geométrica, serie logarítmica, log normal truncada y barra rota (May, 1975; Magurran, 1988):

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 ó abundancia,  $Ck$  = una constante, en la cual asegura que  $\sum ni = N$ ,  $i$  = la especie.

La **serie logarítmica**:

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

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

La serie **Log normal**:

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

Donde  $\alpha = (2\sigma^2)^n$  = 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 ó 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 ó abundancia.

Para determinar la significancia estadística entre los diferentes índices alfa, se estimó el error de las medias ( $\alpha=0.05$ ), así como un análisis de varianza para determinar cuales estadísticos biológicos son capaces de detectar las diferentes propiedades del sistema, donde el modelo matemático al cual se ajusta al análisis es el siguiente:

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_t + \varepsilon_{ij} \quad [14]$$

Donde  $\alpha_i$  = efecto de los tratamientos,  $\beta_t$  = efecto de los bloques y  $\varepsilon_{ij}$  = efecto aleatorio.

La riqueza de especies se regresó contra la producción aérea, para determinar patrones o tendencias lineales o curvilíneas (Laakso *et al.*, 2004). 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 (Estrada, 1993; Ter Braak y Smilauer, 1998; Estrada-Castillón *et al.*, 2003; Rodríguez, 2004). 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.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se registró un total de 17 especies en 9 familias y 15 géneros en todo el gradiente (Stewart y Conrig, 1979; Vines, 1984; Estrada y Martínez, 2004), con un rango de riqueza específica de 2 a 7 especies, y un promedio ( $\bar{x}$ ) de 4 especies y una desviación estándar ( $Sd\pm$ ) de 1 especie en el gradiente (Cuadro 1). Existe una tendencia en el incremento de especies a partir de la meseta ( $\bar{x}=6$  y  $Sd\pm=1$ ), continuando con la ladera ( $\bar{x}=5$  y  $Sd\pm=1$ ), el valle ( $\bar{x}=3$  y  $Sd\pm=1$ ), derramadero efímero ( $\bar{x}=3$  y  $Sd\pm=2$ ) y la geoforma más diversa; derramadero intermitente ( $\bar{x}=4$  y  $Sd\pm=1$ ) (Figura 1).

Cuadro 1. Registro del listado florístico muestreadas en el matorral espinoso tamaulipeco.

Nombre Científico	Familia	Género
<i>Cordia boissieri</i> A. DC.	Boraginaceae	Cordia L.
<i>Diospyros texana</i> Scheele	Ebaneaceae	Disopyros L.
<i>Croton torreyanus</i> Muell. Arg.	Euphorbiaceae	Croton L.
<i>Eysenhardtia texana</i> Scheele	Leguminosae	Eysenhardtia
<i>Havardia pallens</i> (Benth.) Briton & Rose	Leguminosae	Havardia
<i>Acacia rigidula</i> Benth.	Leguminosae	Acacia Mill
<i>Acacia berlandieri</i> Benth	Leguminosae	Acacia Mill
<i>Forestiera angustifolia</i> Torr.	Oleaceae	Forestiera Poir
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc.	Rhamanaceae	Karwinskia Zucc.
<i>Amyris madrensis</i> S. Watson	Rutaceae	Amyris P. Br.
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Rutaceae	Zanthoxylum L.
<i>Helietta parvifolia</i> (Gray) Benth.	Rutaceae	Heletta Tul.
<i>Leucophyllum frutescens</i> (Berl.) I. M. Johnst.	Scrophulariaceae	Leucophyllum
<i>Celtis pallida</i> Torr.	Ulmaceae	Celtis L.
<i>Bernardia myricaefolia</i> (Sheele) S. Watson	Euphorbiaceae	Bernardia Mill.
<i>Celtis laevigata</i> Wild.	Ulmaceae	Celtis L.
<i>Condalia hookeri</i> M. C. Johnst.	Rhamanaceae	Condalia Cav.

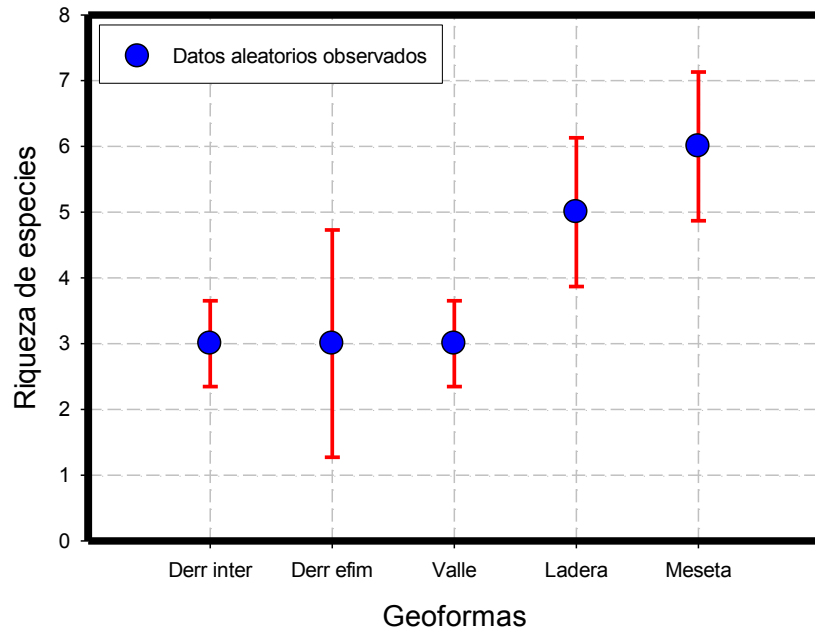


Figura 1. Riqueza de especies en función de las geformas estudiadas en el matorral espinoso tamaulipeco.

En el gradiente de producción, se registró un rango de 8.90 a 79.97 Mg ha<sup>-1</sup>; con un promedio ( $\bar{x}$ ) de 44.76 Mg ha<sup>-1</sup> con una desviación estándar (Sd±) de 40.73 Mg ha<sup>-1</sup>. La producción de biomasa se incrementa desde la meseta (partes más áridas con  $\bar{x}$  y Sd± de 8.90 Mg ha<sup>-1</sup> y 5.44 Mg ha<sup>-1</sup>) hacia los derramaderos ( $\bar{x}$  y Sd± de 79.97 Mg ha<sup>-1</sup> y 34.72 Mg ha<sup>-1</sup>, respectivamente) (Figura 2). 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).

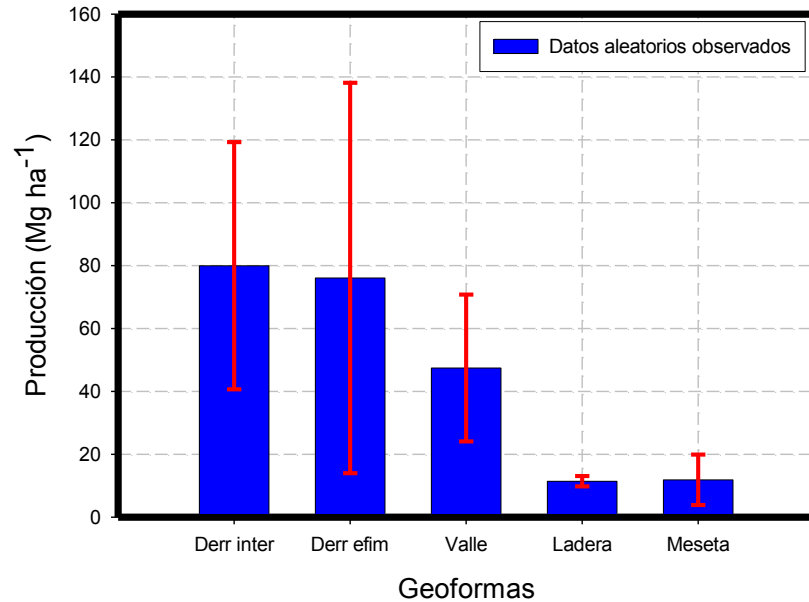


Figura 2. Producción de biomasa aérea en función de las geoformas en el matorral espinoso tamaulipeco (Derr inter.=derramadero intermitente y Derr efim=derramadero efímero).

Los índices de diversidad mostraron una diferencia altamente significativa ( $p < 0.001$ ), siendo estadísticamente mayores en los sitios de menor producción (mesetas y laderas) en contraste con los sitios de mayor producción (derramaderos). Los índices que presentaron sensibilidades diferenciales son Menhinick (riqueza específica), Shanon-Wiener (equidad), Simpson y Berger-Parker (ambos de dominancia) (Figura 3). La falta de significancia estadística en el resto de 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.



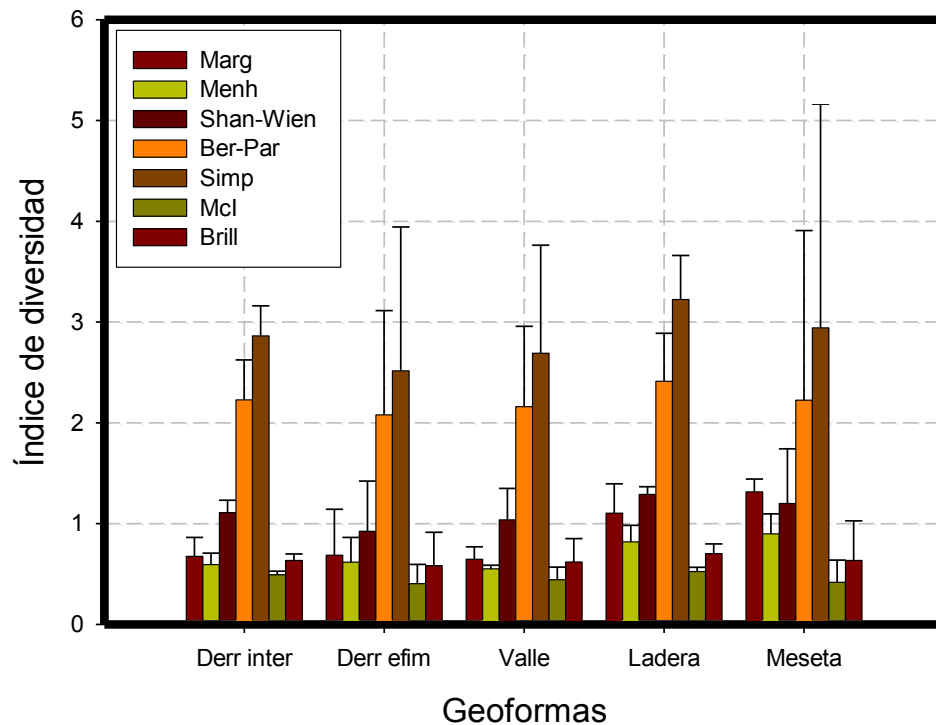


Figura 3. Índices de diversidad de especies a diferentes niveles de producción en el matorral espinoso tamaulipeco.

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.

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

Escala a nivel de pasiaje	Parcela	Modelos de abundancia-diversidad			
		Barra Rota	Serie Log	Log Norm	Serie Geom
		Tard	Tard	Tard	Tard
Derramadero intermitente	[1]	1	0	0	0
		2	0	1	1
		3	0	0	0
Derramadero efímero	[2]	1	0	0	0
		2	0	0	0
		3	0	0	1
Valle	[3]	1	0	0	0
		2	0	0	1
		3	0	0	1
Ladera	[4]	1	0	0	1
		2	0	0	1
		3	0	0	0
Meseta	[5]	1	1	0	0
		2	0	0	1
		3	0	0	0
Prueba de hipótesis	<i>H<sub>0</sub></i>	14	14	8	13

La diversidad beta demostró que fue baja entre los cuadrantes de acuerdo con los índices de Jaccard 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).

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

**Índice de Sorenson**

	Derr inter			Derr efim			Valle			Ladera			Meseta			
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
Derr inter	1	<b>0</b>														
	2	0.14	<b>0</b>													
	3	0.43	0.33	<b>0</b>												
Derr efim	1	0.71	0.67	0.67	<b>0</b>											
	2	0.78	0.50	0.75	0.50	<b>0</b>										
	3	0.67	0.60	1.00	0.60	0.43	<b>0</b>									
Valle	1	0.71	0.67	1.00	0.67	0.50	0.00	<b>0</b>								
	2	0.71	0.67	0.67	0.33	0.50	0.20	0.33	<b>0</b>							
	3	0.50	0.43	0.71	1.00	0.33	0.33	0.43	0.43	<b>0</b>						
Ladera	1	1.00	1.00	0.75	0.75	0.40	0.71	0.75	0.75	0.56	<b>0</b>					
	2	0.80	1.00	0.78	0.78	0.27	0.75	0.56	0.78	0.40	0.27	<b>0</b>				
	3	1.00	1.00	1.00	1.00	0.56	0.67	0.71	0.71	0.75	0.56	0.60	<b>0</b>			
Meseta	1	0.80	0.78	1.00	0.56	0.27	0.50	0.56	0.56	0.60	0.45	0.33	0.60	<b>0</b>		
	2	1.00	1.00	1.00	1.00	0.67	0.78	0.80	0.80	0.82	0.50	0.54	0.27	0.54	<b>0</b>	
	3	1.00	1.00	1.00	1.00	0.60	0.71	0.75	0.75	0.78	0.60	0.64	0.33	0.64	0.40	<b>0</b>

**Índice de Jacard**

	Derr inter			Derr efim			Valle			Ladera			Meseta			
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
Derr inter	1	<b>0</b>														
	2	0.57	<b>0</b>													
	3	0.71	0.93	<b>0</b>												
Derr efim	1	0.86	0.95	0.83	<b>0</b>											
	2	0.89	0.98	0.88	0.75	<b>0</b>										
	3	0.83	0.98	1.0	0.80	0.71	<b>0</b>									
Valle	1	0.86	0.97	1.0	0.83	0.75	0.40	<b>0</b>								
	2	0.86	0.98	0.83	0.67	0.75	0.60	0.67	<b>0</b>							
	3	0.75	0.98	0.86	1.0	0.67	0.67	0.71	0.71	<b>0</b>						
Ladera	1	1.0	0.97	0.88	0.88	0.70	0.86	0.88	0.88	0.78	<b>0</b>					
	2	0.90	1.0	0.89	0.89	0.64	0.88	0.78	0.89	0.70	0.64	<b>0</b>				
	3	1.0	0.99	1.0	1.0	0.78	0.83	0.86	0.86	0.88	0.78	0.80	<b>0</b>			
Meseta	1	0.90	1.0	1.0	0.78	0.64	0.75	0.78	0.78	0.80	0.73	0.67	0.80	<b>0</b>		
	2	1.0	0.99	1.0	1.0	0.83	0.89	0.90	0.90	0.91	0.75	0.77	0.64	0.77	<b>0</b>	
	3	1.0	1.0	1.0	1.0	0.80	0.86	0.88	0.88	0.89	0.80	0.82	0.67	0.82	0.70	<b>0</b>

La riqueza de especies disminuye exponencialmente con la biomasa medida en los cuadrantes (Clark *et al.*, 2001) (Figura 4). Es decir, sitios con altas productividades y por lo tanto mayor producción presentan valores mínimos en la riqueza de especies (Grace, 1999) 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).

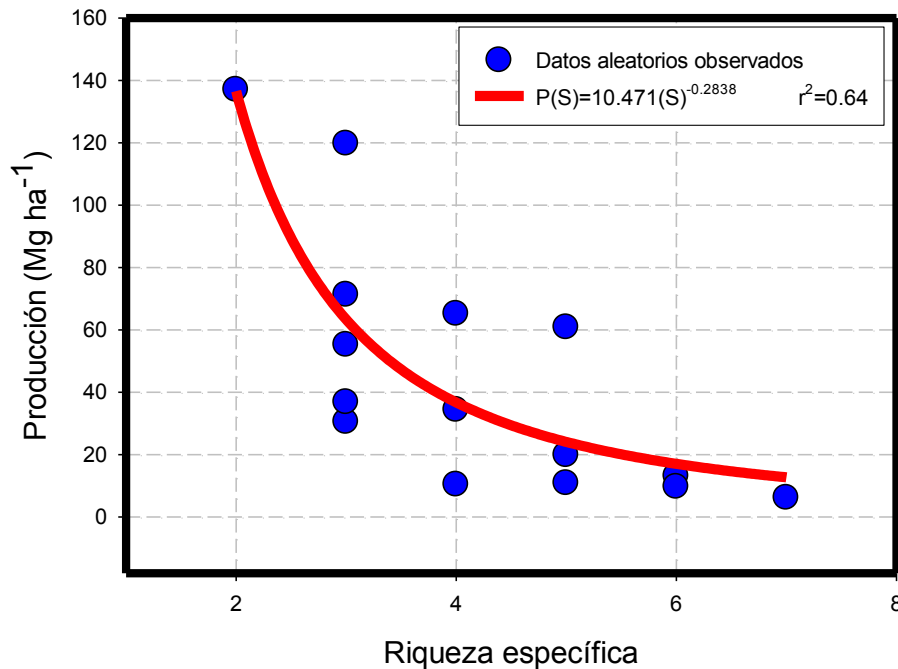


Figura 4. Cambios en la producción de biomasa aérea en el matorral espinoso tamaulipeco, en función de la riqueza de especies.

El análisis multivariado DCCA mostró el gradiente de producción y geomorfología en especies y sitios. Las especies asociadas en sitios de alta producción son *Celtis pallida*, *Condalia hookeri*, *Acacia rigidula*, *Havardia pallens*, *Diospyros texana* y *Zanthoxylum fagara*. Sitios de menor producción de biomasa aérea y que se sitúan en ambientes áridos son *Karwinskia humboldtiana*, *Amyris madrensis*, *Helieta parvifolia* y *Acacia berlandieri*. *Zanthoxylum fagara* y *Acacia rigidula* son especies que se presentan en sitios de producción 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).

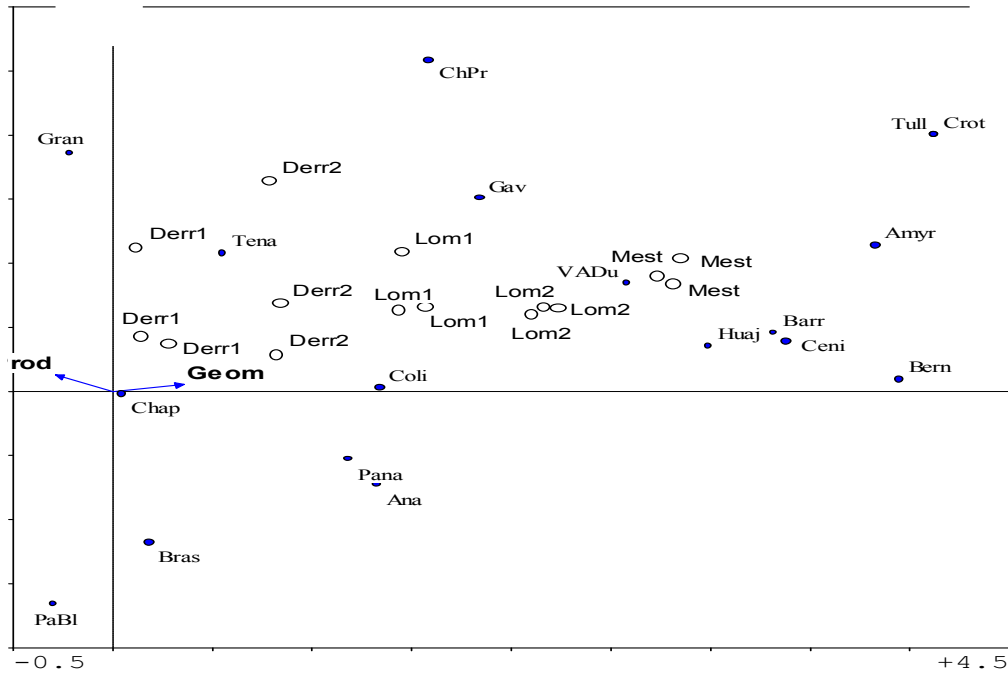


Figura 5. Resultado del análisis multivariado con diferentes gradientes en la distribución de especies y sitios de acuerdo a sus niveles de producción y geomorfología (**claves:** **Geom**=geofoma; **Prod**=producción; **Derr 1**=derramadero intermitente; **Derr 2**=derramadero efímero; **Lom**=ladera; **Mest**=meseta; **Ch Pr** ó **Gav**=*Acacia rigidula*; **Ana**=*Cordia boissieri*; **Crot**=*Croton torreyanus*; **VA Du**=*Eysenhardtia texana*; **Tena**=*Havardia pallens*; **Huaj**=*Acacia berlandieri*; **Pana**=*Forestiera angustifolia*; **Tull**=*Karwinskia humboldtiana*; **Amyr**=*Amyris maderensis*; **Coli**=*Zanthoxylum fagara*; **Barr**=*Helietta parvifolia*; **Ceni**=*Leucophyllum frutescens*; **Gran**=*Celtis pallida*; **Pa BI**=*Celtis laevigata*; **Bern**=*Bernardia myrecaefolia* y **Bras**=*Condalia hookeri*).

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, 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 ha 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).

### **CONCLUSIONES**

La producción de biomasa está en función a un gradiente de productividad explicado por la geoforma: mayor producción de biomasa se encuentra en derramaderos, seguido por valles, laderas 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 los que tienen mayor diversidad. La diversidad y producción, explicada por las geoformas, mostraron una tendencia 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.

## LITERATURA CITADA

- Blanco, O. P. y C. R. M., Navarro.** 2003. Aboveground phytomass models for major species in shrub ecosystems of western Andalucía. Invest. Agrar.: Sist. Recur. For. (2003) 12 (3), 47-55.
- Brower, W. J.; J. H. Zar y C. N. Von Ende.** 1990. Field and laboratory methods for general ecology. Tercera edición. Editorial Wm.C. Brown. Dubuque, IA., EE.UU. 179-183 pp.
- Clark, D. A., S., Brown, D. W., Kicklighter, Chambers y J. Q., J. R. Thomlinson y J. Ni.** 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. Ecological Applications, 11 (2). 356-370 pp.
- Dante, G. S. y M. M. Alfonso.** 1994. Nota sobre la producción de biomasa aérea de arbustos en el Noreste de México. Invest. Agrar., Sist. Recur. For. Vol 3 (1) 75-80 pp.
- Estrada, C. A. E. y J. S., Marroquín de la F.** 1988. Leguminosas de Nuevo León. Sinopsis de las especies de Linares. Reporte científico N° 9. Facultad de Ciencias Forestales, UANL. Linares, N. L. 49 p.
- Estrada, C. A. E. y Martínez, M.** 2004. Los géneros de leguminosas del Norte de México. Brit Press. 134 p.

- Estrada-Castillon E, Jurado E, Navar J, Jiménez-Perez J, and Garza-Ocañas F.** 2003. Plant associations of Cumbres de Majalca national park, Chihuahua, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 48(2) 177-187.
- Grace, J. B.** 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *–Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2: 1–28 pp.
- Huston, A. M.** 1998. Biological diversity. University Press, Cambridge. U.K. 681 p.
- Laakso, J., V. Kaitala y E. Ranta.** 2004. Non-linear biological responses to environmental noise affect population extinction risk. *Oikos* 104 (1), 142-148 pp.
- Madgwick, H. A. I. y T. Satoo.** 1975. On estimating the aboveground weights of tree stands. *Ecology* 56: 1446-1450.
- Magurran, A. E.** 1988. Diversidad ecológica y su medición. Ediciones Vedral. Traducido por: Dra. Antonia M. Cirer. 200 p
- May, M. R.** 1975. Patterns of species abundance and diversity. 81-120 pp. M. L. Cody and J. M. Diamond, editors. *In: Ecology and evolution of communities.* Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass.



- Méndez, G. E.** 2001. Ecuaciones de biomasa para especies del matorral espinoso tamaulipeco del nordeste de México. Datos con aplicaciones para inventarios de biomasa. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Forestales. UANL. Linares, N.L. México.
- Mittelbach G. G., C. F. Steiner, S. M. Scheiner, K. L. Gross, H. L. Reynolds, R. B. Waide, M. R. Willig y S. I. Dodson.** 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity ?. *Ecology*. 82 (9): 2381-2396.
- Návar, J. y R., Bryan.** 1990. Interception loss and rainfall redistribution by three semi-arid growing shrubs in northeastern México. *Journal of Hydrology* 115: 51-63.
- Návar, J.** 1993. The causes of stemflow variation in three semi-arid growing shrubs in northeastern Mexico. *Journal of hydrology* 145:175-190.
- Návar, J., Cavazos, T. y Domínguez, P. A.** 1994. Los balances hidrológicos mensuales con tres probabilidades del estado de Nuevo León. *En: C. Pola S., J.A. Ramírez F., M.M. Rangel, & I. Navarro-L. (Eds) Actas Fac. Ciencias de la Tierra UANL Linares. 8: 71-82 pp.*
- Návar, J., Carlyle-Moses, E., Martínez, M.A.** 1999. Interception loss from the tamaulipan matorral thornscrub of northeastern Mexico: an application of the gash analytical interception loss model. *Journal of Arid Environments*: 40: 1-10 pp.

- Návar, J., E. Méndez, A. Nájera, J. Graciano, V. Dale y B. Parresol.** 2004. Biomass equations for shrub species of Tamaulipas Thornscrub of North-esatern Mexico. *Journal of Arid Environment* 59: 657-674.
- Návar, J., J. Nájera y E. Jurado.** 2001. Preliminary estimates of biomass growth in the Tamaulipan thornscrub in north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments.* 47: 281-290.
- Navar, J., M. González-Elizondo y E. Estrada.** 2005. Leaf biomasa productivity and its relationship to diversity in the Tamaulipas thornscrub of northeastern Mexico. *Southwestern Naturalist.*
- Noy-Meir, I.** 1985. Desert ecosystem structure and function. En: Evenary M, Noy-Meir I, D. W. Goodwall (Eds). *Ecosystems of the world 12 A. Hot deserts and shurblands.* Elsevier science publishing. 93-101 pp.
- Rosenzweigh, M. L.** 1995. *Species Diversity in Space and Time.* University of Cambridge Press. Great Britain at University Press, Cambridge. 50-72 pp.
- Stewart D., C y M., Conring J.** 1979. *Manual of the vascular plants of Texas.* The University of Texas Printing Division. Austin, Tx.1881 p.
- Ter Braak, C. J. F. y P. Smilauer.** 1998. *Canoco reference manual and user's guide to Canoco for Windows. Software for canonical community ordination (4 version).* Micromputer power (Ithaca, NY, USA). 352 pp.

- Vines, R. A.** 1984. Tree, shrubs and woody vines of the Southwest. University of Texas Press, Austin, Tx. 1104 p.
- Waide R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday y R. Parmenter.** 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annu. Rev. Ecol, Syst.* 30: 257-300.
- Woerner, M.** 1991. Los suelos bajo vegetación de matorral del nordeste de México, descritos a través de ejemplos en el campus universitario de la UANL, Linares, N. L. Reporte científico Num. 22. Facultad de Ciencias Forestales. 115 p.

## **CAPITULO II**

### **LA RELACIÓN PRODUCTIVIDAD-DIVERSIDAD EN ESPECIES ARBUSTIVAS Y ARBÓREAS DEL MATORRAL ESPINOSO TAMAULIPECO EN EL NORESTE DE MÉXICO**

#### **RESUMEN**

La relación entre la diversidad y la productividad de ecosistemas forestales ha sido poco estudiada y es necesaria para el desarrollo de planes de manejo sustentable. Este reporte de investigación tuvo por objetivo definir la relación existente entre la diversidad y la productividad en el matorral espinoso tamaulipeco, entender su posible evolución en tiempo y tratar de definir si la exclusión de especies se puede expresar por procedimientos estocásticos. Se estudiaron quince parcelas distribuidas en un gradiente de productividad en cinco geoformas (meseta, laderas, valles, arroyos efímeros e intermitentes) a las cuales se les midió la vegetación existente, se cortó y pesó para determinar la biomasa por especie, parcela y geoforma. Después de la corta, la vegetación se permitió rebrotar por un año para medir la diversidad de especies arbustivas que se presentan en las etapas pioneras y la productividad anual. Se ajustaron los modelos unimodal, monotónico y en forma de “U” a la relación de diversidad-productividad. Se ajustó un modelo de mortalidad estocástica de especies para entender la pérdida de diversidad en ambientes productivos. Los resultados mostraron que la diversidad-productividad se ajusta a un modelo monotónico, donde la diversidad crece con la productividad y parece que este comportamiento se mantiene con la sucesión, aunque con una pérdida de pendiente o diversidad de especies en las geoformas mas productivas. El modelo de exclusión estocástica de especies falló en aceptar la hipótesis de la mortalidad aleatoria de especies. Se observa que la desaparición de especies en ambientes productivos está

relacionada fundamentalmente con la velocidad de crecimiento y la abundancia de algunas especies, como un indicador de adaptación, excluyendo a especies pioneras que requieren de luz en las etapas secundarias de la sucesión.

**Palabras clave:** Exclusión interespecífica, modelo monotónico, crecimiento diferencial de especies.

### **The relationship productivity-diversity in communities of tamaulipan thornscrub of northeastern of Mexico**

#### **ABSTRACT**

The relationship between diversity-productivity has been little studied in forest ecosystems and this understanding is required in order to develop sustainable management plans. This research set as objectives to define the existing relationship between diversity – productivity in tamaulipan thornscrub forests, to understand the potential evolutionary shift in time, and to try to determine whether species mortality is explained by stochastic processes. Fifteen quadrats distributed in a productivity gradient in five geoforms (mesa, slopes, valleys, intermittent and ephemeral creeks) provided diversity and productivity data at two time scales in the early and late successional stages. The unimodal, monotonic, and U shape models were fitted the diversity – productivity data and a model to predict stochastic mortality was fitted as well. Results showed that a monotonic model fitted better the diversity – productivity relationship. The model failed to accept the null hypothesis of stochastic species exclusion. Therefore, it is suggested that species mortality in high productivity gradients may be caused by inter specific competence,

where differential growth rates and density appeared to play an important role in dominating the landscape.

**Key words:** Inter specific, species exclusion, monothonic model, differential growth rates between species.

## INTRODUCCIÓN

La productividad es la proporción en el cual fluye la energía en un ecosistema, expresada generalmente como joules por unidad de área (también referido como productividad primaria) (Rosenzweig, 1995). La productividad primaria neta (PPN) es la diferencia entre el total de la fotosíntesis (productividad primaria bruta, PPB) y el total de la respiración de las plantas en un ecosistema. En campo, estos componentes no son posibles de medirse bajo condiciones actuales (Clark *et al*, 2001). Por esta razón, se ha determinado a la productividad primaria neta como estimador de la resta entre la fotosíntesis y la respiración. Por lo anterior, se puede definir productividad como la tasa de producción de biomasa por unidad de tiempo, el cual es considerado como un indicador del potencial del sitio, siendo aprovechado por las plantas para la producción de materia verde en beneficio de la sociedad. Además de los factores ya conocidos (clima, suelo, topografía, pendiente, especies), recientemente se ha observado en numerosos reportes científicos que la productividad primaria neta intrínseca de un sitio está influenciada por los cambios en la diversidad de especies en tiempo o con la sucesión. Los planes de manejo sustentable de recursos naturales requieren de este entendimiento para aprovechar sosteniblemente las oportunidades de manejo holístico de recursos naturales. La relación entre la diversidad y la productividad de los ecosistemas es también un aspecto central en la discusión sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

Este conocimiento nos lleva a un mejor entendimiento de los cambios naturales que se suceden en los ecosistemas y a los efectos potenciales de las prácticas de manejo en la diversidad y consecuentemente en la productividad de los ecosistemas.

Se han descrito varios tipos de relaciones entre la diversidad y la productividad primaria neta. El modelo monotónico describe un incremento en la diversidad con incrementos en la productividad pero alcanza una asíntota con incrementos adicionales de la productividad. Este modelo ha sido descrito para pastizales de varias regiones europeas. El modelo unimodal, donde la diversidad crece con incrementos en la productividad, alcanzando un máximo y después reducir la diversidad con incrementos en la productividad también ha sido descrito para numerosas comunidades vegetales (Abrams, 1995; Grace, 1999; Laakso *et al.*, 2001; Mittelbach *et al.*, 2001; Safford *et al.*, 2001; VanderMeulen, 2001; Kymberl y Hik, 2003). El modelo en forma de “U”, o el desaceleramiento de la diversidad con incrementos en la productividad hasta alcanzar un mínimo para que la diversidad eventualmente crezca con incrementos posteriores en la productividad se ha descrito para comunidades con gradientes de mas de 100 km . Mittelbach *et al.*, (2001) resumieron 171 observaciones sobre esta relación y encontraron que el modelo unimodal fue el primero y el modelo monotónico el segundo y el de forma de “U” el tercero mas común. Rosenzweig (1992), Houston (1998), y Waide *et al.*, (1999) señalaron que el modelo unimodal es el mas frecuentemente observado para varios taxas y a varias escalas de medición. Aarsen (2001) y Fridley (2001) sugirieron que a pesar de esta riqueza en la información, el efecto de la productividad en la diversidad de especies permanece controversial. Abrams (1995) señaló adicionalmente que existen otras formas que describen la relación entre la diversidad y la productividad con buenas bases teóricas. Mittelbach *et al.*,

(2001) clasificó otras tres formas menos comunes que describen esta asociación.

En comunidades vegetales, la relación entre la diversidad y la productividad se ha estudiado principalmente en pastizales o comunidades ruderales (Stevens y Carson, 1999a; Guo y Rundel, 1998) porque estas especies de vida corta proveen una respuesta rápida a los cambios ambientales. Mittelbach et al. (2001) registraron solo cinco estudios realizados exclusivamente con arbustos y árboles. Houston (1994), Abrams (1995) y Mittelbach et al. (2001) sugirieron la necesidad de estudiar esta relación bajo condiciones de campo en diferentes ecosistemas para entender más adecuadamente la relación y proveer parte de las bases conceptuales del manejo sustentable de recursos naturales.

Los mecanismos que definen los modelos de diversidad-productividad no están del todo claros a pesar del número de reportes publicados y de las investigaciones realizadas sobre el tema en laboratorio y en campo. Parece darse por hecho de que la diversidad crece a medida que los niveles de productividad aumentan (Gierde *et al.*, 2005) y que esta tendencia crece monotónicamente o decae en sitios más productivos. Esto se ha atribuido a la explotación diferencial de los recursos por las especies en forma, tiempo y espacio. En el modelo unimodal, la parte menos clara es la tendencia de la disminución de la diversidad en ambientes más productivos. Sitios con productividad intermedia poseen mayor diversidad de especies que sitios cercanos más productivos (Stevens y Carson, 1999). Se han propuesto dos hipótesis para probar los mecanismos de reducción de especies: la exclusión por competencia inter-específica, ECI, y el aclareo al nivel del ensamblaje de especies, ANES. (Stevens and Carson, 1999a, 1999b). En el primer mecanismo, la competencia interespecífica promueve la desaparición de las



especies en hábitats altamente productivos. Es posible que exista un punto en la sucesión cuando la competencia intraespecífica de las especies dominantes alcanza su máximo nivel para posteriormente reducir la competencia y posiblemente dar paso a la interacción entre las especies. En el segundo mecanismo, la desaparición de las especies por procesos aleatorios se explica por la reducción de la densidad a medida de que los individuos de la población desarrollan en crecimiento en diámetro, área basal, cobertura, etc. En este proceso de mortalidad de individuos, las especies raras tienen igual probabilidad de desaparecer que los individuos de las especies abundantes.

Abrams (1995) y Leibold (1999) señalaron que existen al menos otros cuatro modelos matemáticos que predicen la relación unimodal de la diversidad-productividad de las especies en comunidades locales. Stevens y Carson (1999) explicaron que los mecanismos ANES de pérdida de diversidad por procesos aleatorios son fenómenos comunes en varias comunidades.

En este reporte de investigación se propusieron los siguientes objetivos, a) establecer las relaciones entre la diversidad-productividad de arbustivas del matorral espinoso, b) definir los posibles mecanismos que controlan la relación y c) entender como evoluciona la relación y los mecanismos que la desarrollan en tiempo.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

**Área de estudio.** El área de estudio es el matorral-escuela de la Facultad de Ciencias Forestales UANL localizado en la ciudad de Linares, N. L., dentro del matorral espinoso tamaulipeco que se ubica en la Planicie Costera del Golfo Norte. Esta región fisiográfica cuenta con una superficie de 200,000 km<sup>2</sup>, en el nordeste de México y sur de Estados Unidos. En México se

encuentra en un estado de cambio de uso del suelo importante (Treviño *et al.*, 1996). El área de estudio se localiza a los 360 msnm y se caracteriza por poseer un clima semicálido, subhúmedo con una precipitación media anual de 745 mm., y una desviación estandar de 250 mm, caracterizado en promedio por 80 eventos lluviosos, de los cuales solo el 5% sobrepasan los 20 mm de lamina. La temperatura media anual es de 22.3 °C (Navar *et al.*, 1994; 1999).

El génesis de los suelos se debe a la formación de la Sierra Madre Oriental, constituida por rocas sedimentarias calizas originadas durante los movimientos orogénicos que se iniciaron a finales del Cretácico Superior hasta el Paleoceno y que se dio simultáneamente con la zona costera del actual Golfo de México. En general, la formación del suelo esta influenciado por el piedmont, proveniente del material parental de rocas sedimentarias marinas cretácicas y sedimentos aluviales plio-pleistocenos a recientes. La textura del suelo varía de franco-arenosa hasta arcillosas. Los colores varían según el estado de integración encontrándose de gris parduzco a oliváceo hasta pardo amarillento (Woerner, 1991).

Fisiográficamente, el matorral espinoso tamaulipeco está conformado por diversas geformas; en las partes más bajas se encuentra los denominados "derramaderos", caracterizados por estar cerca de arroyos (intermitentes y efímeros), con suelos profundos, disponibilidad de humedad durante la estación de lluvia y algún tiempo después de esta, con vegetación de mayor porte que en cualquier otro lugar del matorral espinoso tamaulipeco. Siguiendo el gradiente, se presenta el valle o llanura con suelos medianamente profundos, arcillosos y por lo general con buena disposición de nutrimentos y vegetación de porte regular. Los lomeríos se presentan en el paisaje, principalmente por su variabilidad en la pendiente, profundidad del

suelo y contenidos de materia orgánica. Finalmente las mesetas se presentan aisladamente como partes del paisaje que sobresalen de la llanura; presentan suelos menos profundos, delgados y pedregosos y con menor cobertura vegetal.

De acuerdo a la FAO-UNESCO en 1973 (citado por Woerner, 1991), los suelos bajo estudio corresponde a los suelos Fluvisoles, que se encuentran a lo largo de los arroyos de corriente no permanente y el resto del año permanece seco (derramaderos intermitente y efímero). En los sitios de llano amplio, como en el valle, se tienen a los Castanozem vertico-cálcico, caracterizados por una posición favorecida de la erosión y acumulación de partículas del suelo. Para la ladera se encuentran los suelos Leptosol lítico con una posición de erosión acentuada y finalmente los suelos Regosol calcárico se encuentran en las zonas altas y planas en la cumbre de los cerros y con baja pendiente.

En general, la cubierta vegetal esta caracterizada principalmente por especies como *Ebanopsis ebano*, *Zanthoxylum fagara*, *Acacia farnesiana*, *Cordia boissieri*, *Caesalpinia mexicana* y *Celtis pallida*, por ser las taxas con mayor abundancia y cobertura (Estrada y Marroquín, 1988), constituido principalmente por las sinusias arbustivas (72.8%) y gramíneas (27.2%) (Villegas, 1972). Históricamente, la vegetación del área de estudio tiene aproximadamente 23 años de aislamiento al pastoreo convencional, donde el uso de suelo previo estaba destinado a la ganadería extensiva.

**Muestreo.** El muestreo consistió en aislar quince parcelas de 5 m x 5 m cada una ubicada en cinco geoformas: 1) derramadero intermitente, 2) derramadero efímero, 3) valle, 4) lomerío y 5) meseta (Romero, 1999). En cada geoforma se establecieron tres parcelas. El diseño experimental fue

bloques completos al azar, donde las geoformas fueron las principales fuentes de variación con tres repeticiones. Las geoformas se establecieron en función gradiente de productividad, con una variación longitudinal de 1.5 Km y una diferencia altitudinal de 45 m.

La corta se hizo en primavera y solo se consideró la biomasa total de la planta al momento de la corta, recolectando información dasométrica y de biomasa sobre las especies presentes en cada una de las parcelas. En cada cuadrante se cortó toda la vegetación existente, se pesó por especie y por individuo, se tomaron muestras, se pesaron, se secaron en la estufa y se volvieron a pesar para el cálculo de la materia seca. Las parcelas se abandonaron por un año y después de este periodo de tiempo se realizó el mismo procedimiento con la vegetación que se estableció (Pearson, 1965; Madgwick y Satoo, 1975).

De esta manera se contó con información sobre diversidad y biomasa. La biomasa cortada en las etapas serales de la comunidad se considera producción de las especies arbustivas presentes en los cuadrantes porque se desconoce el tiempo en el cual tomo la comunidad en producir esa biomasa. Además se contó con información de diversidad y productividad de los cuadrantes por el periodo de un año o tiempo de abandono que fue cuando se produjo la biomasa de las especies que rebrotaron o germinaron como efecto de la corta de los individuos. De esta forma se aplicó una regresión ecológica, de un estado tardío en la diversidad-productividad hacia un estadio pionero de la sucesión.

Otros índices de productividad medidos fueron los contenidos de nitrógeno, materia orgánica y carbono orgánico determinados de la parte superior (30 cm) del suelo. Estos parámetros se estimaron mediante la metodología

propuesta por Woerner (1989), donde se midió la materia orgánica por combustión húmeda, con titulación según Walkley/Black (modificado); el contenido de nitrógeno mediante la digestión del nitrógeno total y titulación según el procedimiento semi-micro de Kjendahl. Otros parámetros físicos medidos del suelo fue la textura, la cual se determinó por el análisis granulométrico por el método hidrómetro de Bouyoucos.

**Estadísticos.** Para especies de porte arbustivo y arbóreo, se ajustaron modelos lineales y no lineales en las relaciones diversidad-productividad, densidad-productividad y diversidad-densidad.

En la relación diversidad-productividad se empleó la regresión del tipo lineal y polinomial cuadrática de segundo grado, donde se utilizó la productividad aérea para predecir la diversidad de especies, como ejemplo  $[S = a + b(\text{productividad}) + c(\text{productividad})^2]$ . El ajuste de esta ecuación y la validez de los parámetros estadísticos definen el tipo de modelo al cual se ajusta la relación de la diversidad en función de la productividad. Por ejemplo, la significancia estadística de a, b y c define que la relación sigue un modelo unimodal. La falta de significancia en c indica que la diversidad-productividad sigue el modelo monotónico.

Si el modelo es unimodal o en forma de "U", los mecanismos que influyen en el modelo en la relación entre productividad-diversidad esta siendo determinado por la hipótesis que supone que todos los individuos están regulando la mortalidad a través de mecanismos de competencia, de una forma similar a la que se presenta en los monocultivos. Si este fuera el caso, se presentan dos posibilidades: a) la mortalidad por competencia interespecífica y b) la mortalidad aleatoria o estocástica. Para probar la hipótesis la primera hipótesis se requiere de estudios profundos sobre la fisio-

ecología de las especies presentes, lo cual no es materia de este estudio. La segunda hipótesis se puede probar por medio del ajuste de modelos empíricos.

Para esto se necesita establecer las relaciones entre la densidad y la productividad de los individuos y la diversidad en función de la densidad. La primera relación se describe por medio de la siguiente función [1]:

$$D(P) = \alpha_0 P^{\beta_0} \quad [1]$$

Donde  $D(P)$  = densidad total (número de tallos por ha),  $P$  = es el parámetro de la productividad en este caso aérea total ( $Mg\ ha^{-1}\ ano^{-1}$ ) y  $\alpha_0$ ,  $\beta_0$  son constantes empíricas.

En la relación diversidad-densidad se empleó la ecuación [2]:

$$S(D) = \alpha_1 + \beta_1(D) \quad [2]$$

Donde  $S(D)$  = riqueza de especies como una función de densidad,  $D$  = densidad;  $\alpha_1$  y  $\beta_1$  son constantes empíricas.

Las ecuaciones [1] y [2] están referidas como el nivel de conjunción del modelo [3], el cual define que el rango ó pérdida de la abundancia de las especies que desaparecen estocásticamente con la productividad en el matorral espinoso tamaulipeco.

$$S = \alpha_1 + \beta_1(\alpha_0 [P]^{\beta_0}) \quad [6]$$

Donde  $\alpha_0$ ,  $\alpha_1$ ,  $\beta_0$  y  $\beta_1$  son constantes empíricas.

## RESULTADOS

La diversidad general de plántulas que se establecieron después de un año de haber realizado la corta de toda la vegetación, estuvo representada por un total de 37 especies, distribuidas en 10 familias y 31 géneros (Stewart y Conrig, 1979; Vines, 1984; Estrada y Martínez, 2004). La forma del crecimiento de estas especies se caracteriza en un 70% por ser de porte arbustivo, 18.9% arbustos ó árboles pequeños, 5.4% herbáceas y 2.7 % en árboles y lianas trepadoras, respectivamente (Cuadro 1). Los taxas de las leguminosas fue el más abundante y dominante en el matorral espinoso tamaulipeco. En general, al nivel de la geoforma se calculó un promedio de 8 especies con una desviación estándar de 2 especies. Existe una tendencia en el incremento de especies de comunidades menos a mas productivas, a partir de la meseta ( $\bar{x}=7$  y su  $Sd\pm=2$ ), continuando con la ladera ( $\bar{x}=7$  y  $Sd\pm=1$ ), el valle ( $\bar{x}=6$  y  $Sd\pm=1$ ), derramadero efímero ( $\bar{x}=7$  y  $Sd\pm=3$ ) y la geoforma más diversa; derramadero intermitente ( $\bar{x}=10$  y  $Sd\pm=2$ ) (donde  $\bar{x}$ =promedio y  $Sd\pm$ = desviación estándar).

Cuadro 1. Listado florístico de las especies presentes en los sitios de muestreo.

Nombre Científico	Clave	Familia	Forma biológica	Geoforma
<i>Viguiera stenoloba</i> Blake	Vig ste	Asteraceae	Arbusto	De, Val
<i>Brickellia</i> spp.	Bric	Asteraceae	Herbácea	De
<i>Gochnatia hypoleuca</i> DC.	Goc hyp	Asteraceae	Arbusto	Lad
<i>Ehretia anacua</i> (Mier y Berland) I. M. Johnst	Ehr ana	Boraginaceae	Arbusto	Di
<i>Cordia boissieri</i> A. DC.	Cor boi	Boraginaceae	Arbusto ó árbol pequeño	Di, De, Lad, Mes
<i>Diospyros texana</i> Scheele	Dio tex	Ebaneaceae	Arbusto ó árbol pequeño	Di, De, Val, Lad
<i>Croton cortesianus</i> Kunth	Cro cor	Euphorbiaceae	Arbusto	Di, Val
<i>Croton torreyanus</i> Muell. Arg.	Cro tor	Euphorbiaceae	Arbusto	De
<i>Bernardia myricaefolia</i> (Scheele) S. Watson	Ber myr	Euphorbiaceae	Arbusto	Di, De, Val
<i>Krameria lanceolata</i> Torr.	Kra lan	Krameriaceae	Herbacea perenne	Lad, Mes
<i>Zapoteca media</i> (M. Martens & Galeotti) H. Hem.	Zap med	Leguminosae	Arbusto	Val, Lad
<i>Eysenhardtia texana</i> Scheele	Eys tex	Leguminosae	Arbusto	De, Lad, Mes
<i>Havardia pallens</i> (Benth.) Briton & Rose	Hav pal	Leguminosae	Arbusto ó árbol pequeño	Di, De, Val
<i>Mimosa malacophylla</i> A. Gray	Mim mal	Leguminosae	Liana, trepadora	Di, De
<i>Prosopis laevigata</i> (Willd.) M. C. Johnst.	Pro lae	Leguminosae	Árbol pequeño	Di
<i>Calliandra conferta</i> A. Gray	Cal con	Leguminosae	Arbustivo	Mes
<i>Acacia wrightii</i> Benth.	Aca wri	Leguminosae	Arbusto ó árbol pequeño	De
<i>Acacia rigidula</i> Benth.	Aca rig	Leguminosae	Arbusto	De, Val, Lad, Mes
<i>Acacia berlandieri</i> Benth.	Aca ber	Leguminosae	Arbusto	Lad, Mes
<i>Fraxinus greggi</i> A. Gray	Fra gre	Oleaceae	Arbusto	Di
<i>Forestiera angustifolia</i> Torr.	For ang	Oleaceae	Arbusto	Di, De, Val
<i>Condalia hookeri</i> M. C. Johnst.	Con hoo	Rhamanaceae	Arbusto ó árbol pequeño	Di, Val
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc.	Kar hum	Rhamanaceae	Arbusto	Di, De, Val, Mes
<i>Randia laetevirens</i> Standl.	Ran lae	Rubiaceae	Arbusto	Di, De
<i>Amyris texana</i> (Buckl.) P. Wilson	Amy tex	Rutaceae	Arbusto	Di, De
<i>Amyris madrensis</i> S. Watson	Amy mad	Rutaceae	Arbusto	Di
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Zan fag	Rutaceae	Arbusto	Di, Val, Lad
<i>Helietta parvifolia</i> (Gray) Benth.	Hel par	Rutaceae	Arbusto	Mes
<i>Sideroxylum langinosum</i> Michaux	Sid lan	Sapotaceae	Arbusto	Di, Val
<i>Sideroxylum celastrinum</i> (Kunth)	Sid cel	Sapotaceae	Arbusto	De
<i>Leucophyllum frutescens</i> (Berl.) I. M. Johnst.	Leu fru	Scrophulariaceae	Arbusto	Mes
<i>Lycium berlandieri</i> Dun var. <i>berlandieri</i>	Lyc ver	Solanaceae	Arbusto	De
<i>Turnera diffusa</i> Willd. var. <i>aphrodisiaca</i> (Ward) Urban	Turn dif	Turneraceae	Arbusto	Lad, Mes
<i>Celtis pallida</i> Torr.	Cel pal	Ulmaceae	Arbusto	Di
<i>Celtis laevigata</i> Wild.	Cel lae	Ulmaceae	Árbol	Di
<i>Lantana macropoda</i> Torr.	Lan mac	Verbenaceae	Arbusto	Lad
<i>Lippia graveolens</i> H. B. K.	Lip gra	Verbenaceae	Arbusto ó Árbol	La

**Di**=Derramadero intermitente; **De**=Derramadero efímero; **Val**=Valle; **Lad**=ladera y **Mes**=Meseta

La riqueza de especies es alta en la etapa primaria de la sucesión (después de la corta), en contraste con la riqueza de especies que se encontraba originalmente al momento de la corta de la vegetación en todo el gradiente geomorfológico (Figura 1; nomenclatura Cuadro 1). Después de la corta, la permanencia y colonización de especies es atribuible a la forma de reproducirse (sexual y asexual), estableciéndose especies adaptadas en diferentes condiciones de luz así como en plasticidad genética por su aparición como especies de luz y tolerantes a ciertos grados de sombra, diferencias en los ritmos fisiológicos, de uso de elementos y compartimientos.

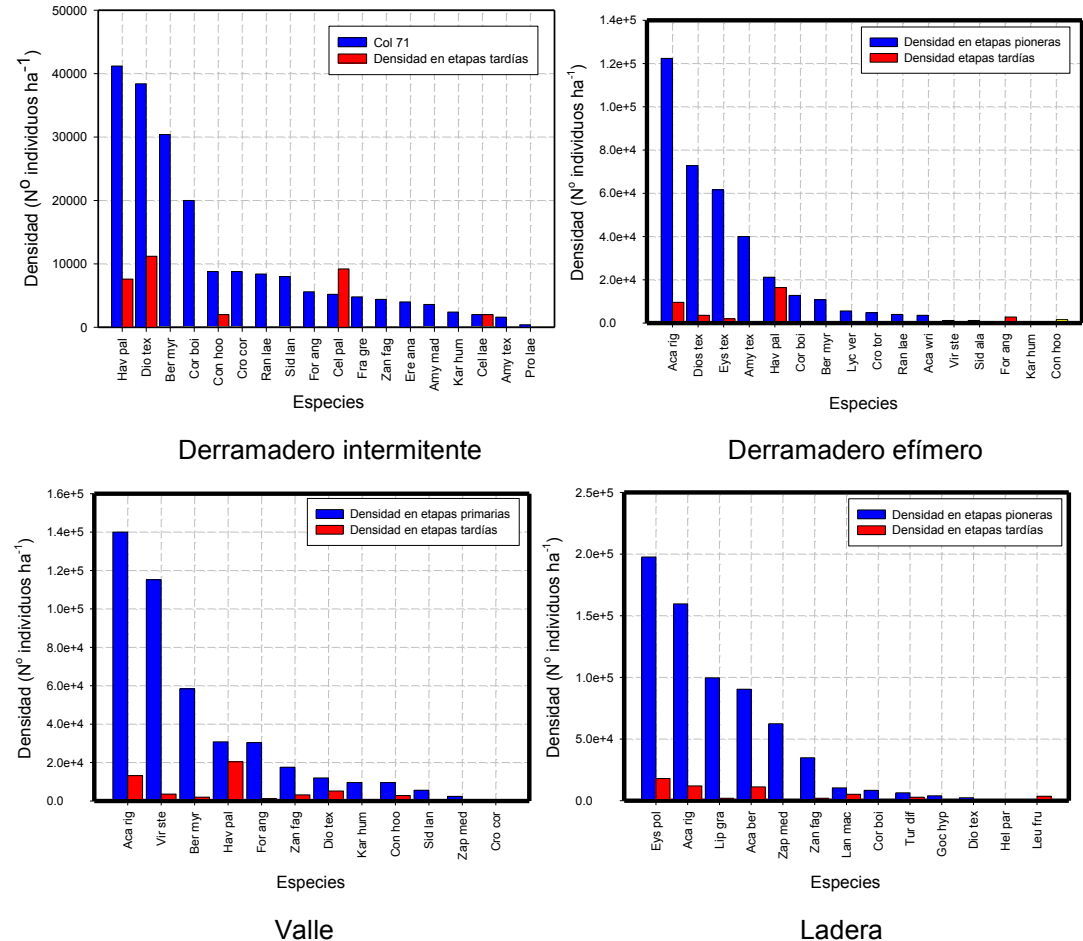


La densidad es mayor en la etapa inicial de la sucesión que en las fases tardías. El número de individuos en promedio un año después de la corta para todas las geoformas es de 32,818 individuos por hectárea con una  $Sd\pm=44,041$  indiv.  $ha^{-1}$ , mientras que antes de la corta la densidad era de 6,389 indiv.  $ha^{-1}$  en promedio con una  $Sd\pm=6,764$  indiv.  $ha^{-1}$ . Los cambios en la densidad en tiempo obedecen al crecimiento de los individuos originando la competencia intra e interespecífica. Estas relaciones ecológicas causan mortalidad primordialmente de los individuos de la misma especie por la sobre abundancia de individuos y las crecientes necesidades de los escasos recursos existentes. Existe también mortalidad o exclusión de especies por factores asociados con la mortalidad inter-específica, pero los mecanismos que causan este comportamiento requieren de mayor atención científica para su discusión.

Se observa que *Amyris madrensis*, *Amyris texana*, *Havardia pallens*, *Bernardia myricaefolia*, *Condalia hookeri*, *Randia laetevirens*, *Sideroxylum langinosum*, *Forestiera angustifolia*, *Celtis pallida*, *Fraxinus greggi*, *Erethia anacua*, y *Celtis laevigata* son especies características de los sitios más productivos (derramaderos intermitente e efímero), mientras que *Lippia graveolens*, *Acacia rigidula*, *Acacia berlandieri*, *Calliandra conferta*, *Turnera difusa*, *Krameria lanceolata*, *Helietta parvifolia* y *Lucophyllum frutescens* son especies que describen mejor la diversidad de la sinusia arbustiva en los ambientes con baja productividad y más áridos.

En los sitios productivos, durante la etapa tardía de la sucesión, se presentaban en promedio 9 especies establecidas. En las etapas primarias de la sucesión, un año después de aplicar la corta, la riqueza de especies se incremento a una tasa promedio de 25 especies. Esto representa una tasa de sobrevivencia de especies de 36% de las etapas pioneras a las etapas

tardías. En contraste, en las geoformas menos productivas, la riqueza de especies en la fase tardía fue en promedio de 13 especies, mientras que en las fases primarias de la sucesión aparecieron durante el transcurso de un año en promedio 17 especies. La tasa de sobrevivencia de especies en estos sitios es de 76%. Esta evidencia cuantitativa sugiere que la competencia interespecífica es más pronunciada en los sitios más productivos y se supone que los mecanismos determinísticos dados por similitudes en uso de recursos, fisiología, explotación de compartimientos, entre otros pueden ser similares entre varias especies en sitios productivos.



\* Figura 1. Diversidad y abundancia por geoforma en etapas pioneras y tardías de la sucesión en el matorral espinoso tamaulipeco. Continuación página siguiente....

Continuación ...

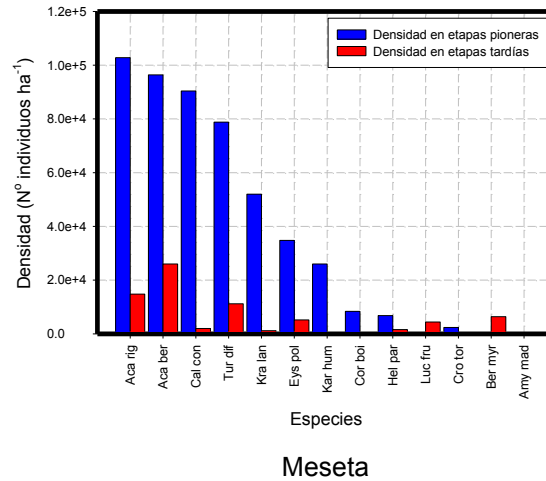


Figura 1. Diversidad y abundancia por geoforma en etapas pioneras y tardías de la sucesión en el matorral espinoso tamaulipeco.

En etapas tardías de la sucesión ecológica, la densidad promedio era 36,000 individuos por hectárea en los sitios de mayor productividad. Al término de un año, después de cortar toda la vegetación, la densidad aumento en promedio 280,600 individuos por hectárea (fase primaria de la sucesión). Dicha transición en densidad de etapas pioneras a etapas tardías representa en términos de sobrevivencia un 12 %. En cambio, las geoformas con una menor productividad, la densidad para la fase tardía en promedio era de 50,133 individuos por hectárea y en lapso de un año, en la etapa inicial de la re-colonización, se establecieron en promedio 534,933 individuos por hectárea. Esto representa una tasa de sobrevivencia en densidad del 9 %. Estos valores indican que la mortalidad intra especifica es similar en sitios productivos y en sitios menos productivos.

En los diferentes niveles de productividad, las variables edáficas son determinares para la productividad, las cuales varían dependiendo de la geoforma que se considere. En meseta y ladera la textura es franca, con los índices más altos en materia orgánica, contenido orgánico y nitrógeno. Los

contenidos de materia orgánica, carbono orgánico y nitrógeno son muy similares para el valle y derramadero intermitente, sin embargo, las texturas son diferentes, encontrándose arcillo-limosas y franco-arcillo-limosa, respectivamente. El derramadero efímero presenta textura arcillo-limosa, con contenidos promedio de materia orgánica y carbono orgánico siendo esta geoforma la que presenta los valores más altos en nitrógeno (Cuadro 2). Las variaciones edáficas descritas anteriormente, son el resultado principalmente de los factores climáticos y características del relieve que moldean específicamente cada una de las geoformas, reflejando las condiciones de la cubierta vegetal de acuerdo al potencial del suelo para mantener un tipo de vegetación.

La productividad de biomasa aérea presentó una proporcionalidad con la producción en todas las geoformas, con una tendencia en aumentar la cantidad de biomasa a partir de la meseta hacia los derramaderos (Figura 2). Dicha proporcionalidad es importante en el cálculo de productividad en las fases tardías de la sucesión con solo medir o estimar la biomasa presente. Para esto se requiere del ajuste de la clásica curva sigmoideal del crecimiento en tiempo, cuyo valor final debe de aproximarse a los valores de producción.

Cuadro 2. Valores de las variables edáficas en los sitios muestreados del matorral espinoso tamaulipeco.

S-P	Text	M. O.	C. O.	N	C/N
11	46	7.091	4.1131	0.1434	28.6827
12	43	5.4973	3.1887	0.1225	26.0302
13	34.975	9.401	5.453	0.1506	36.2085
21	37.025	5.9092	3.4276	0.1103	31.0752
22	37.95	8.0759	4.6844	0.1422	32.9423
23	42.95	8.2729	4.7989	0.1204	39.858
31	45.95	5.2467	3.0433	0.0767	39.678
32	41	5.7212	3.3185	0.1277	25.9867
33	40.975	8.4699	4.9129	0.0958	51.2829
41	10.025	16.3919	9.5062	0.1686	56.3832
42	14.025	15.7649	9.1426	0.1495	61.1545
43	11.5	19.2135	11.1426	0.1064	104.724
51	16	12.2303	7.0941	0.0745	95.2228
52	21.975	4.2797	2.4824	0.0398	62.3719
53	20.05	4.6915	2.7213	0.042	64.7929

S-P=Sitio-Parcela; Text=Textura ; M. O.=Materia organica; C. O.=Carbono Orgánico N= Nitrógeno y C/N=Relación carbono/nitrógeno.

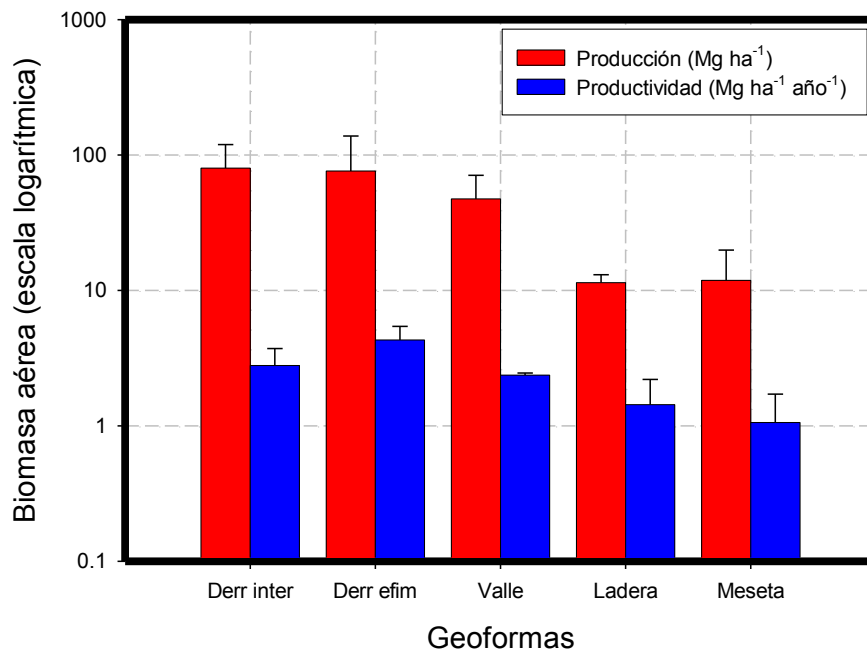


Figura 2. Producción y productividad de biomasa aérea en las diferentes geofformas del matorral espinoso tamaulipeco (Derr inter=derramadero intermitente y Derr efim=derramadero efímero).

Después de la corta total de la vegetación en todas las parcelas, se registro un rango de productividad de  $0.62 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  a  $5.35 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , con una  $\bar{x} = 2.39 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y  $Sd\pm = 1.32 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ . La productividad tiende aumentar desde la meseta hacia los derramaderos, registrándose para la meseta un  $\bar{x} = 1.43 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y  $Sd\pm = 0.67 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , seguido por la ladera con una productividad de  $\bar{x} = 1.05 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y  $Sd\pm = 0.58 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , el valle presenta  $\bar{x} = 2.36 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y  $Sd\pm = 0.07 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  continuando con el derramadero intermitente con un  $\bar{x} = 2.08 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y  $Sd\pm = 1.48 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y finalmente el derramadero efímero, que es el sitio más productivo, con un  $\bar{x} = 4.31 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  y  $Sd\pm = 0.98 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Figura 3).

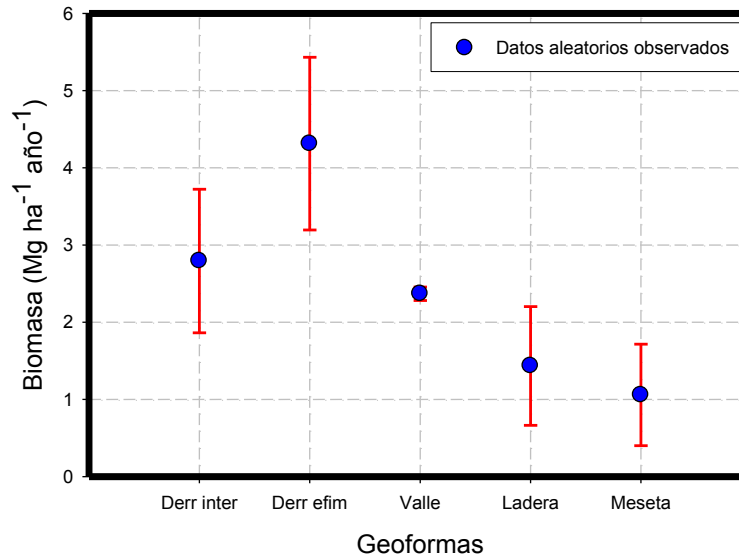


Figura 3. Productividad en geformas del matorral espinoso tamaulipeco (Derr inter=derramadero intermitente y Derr efim=derramadero efímero).

De acuerdo a la productividad por cada una de las especies registradas en todo el gradiente geomorfológico, se estimó un índice de productividad por compartimiento aéreo (ramas, hojas y tallo) (Cuadro 3). La tendencia en incrementar biomasa aérea se presenta principalmente en especies que se

desarrollan rápidamente con porte arbustivo y pequeños árboles. Las diferencias en productividad parece estar siendo explicadas en un gradiente que va cambiando con una mayor disponibilidad de los recursos hídricos, dados por las concentraciones de agua en los suelos por acumulación de escorrentia y promoción de escorrentia fustal por algunas especies, en particular *D. texana* (Návar y Bryan, 1990; Návar, 1993; Návar *et al.*, 1999) y contenidos en materia orgánica y nitrógeno (Woerner, 1991; Llorente, 2004), desde los derramaderos intermitente y efímero hasta llegar a una aridez en la meseta (Whittaker, 1975).

Cuadro 3. Valores de los índices de productividad por compartimiento aéreo.

Especie	Índice		
	Ramas	Hojas	Tallo
<i>Acacia berlandieri</i> Benth	0.5100	0.5430	0.5010
<i>Acacia rigidula</i> Benth.	0.4646	0.5341	0.5114
<i>Acacia wrightii</i> Benth.	0.5514	0.5273	0.5975
<i>Amyris texana</i> (Buckl.) P. Wilson	0.5757	0.4821	0.5277
<i>Amyris madrensis</i> S. Watson	0.4100	0.5000	0.4733
<i>Bernardia myricaefolia</i> (Sheele) S. Watson	0.5000	0.5850	0.6921
<i>Brickellia</i> spp.	0.5000	0.5900	0.4763
<i>Calliandra conferta</i> A. Gray	0.4458	0.4969	0.5030
<i>Celtis laevigata</i> Willd.	0.5102	0.4757	0.4658
<i>Celtis pallida</i> Torr.	0.5248	0.4808	0.5102
<i>Condalia hookeri</i> M. C. Johnst.	0.5642	0.4868	0.4905
<i>Cordia boissieri</i> A. DC.	0.5829	0.5548	0.5497
<i>Croton cortesianus</i> Kunth	0.5338	0.4333	0.6000
<i>Croton torreyanus</i> Muell. Arg.	0.5338	0.4633	0.6788
<i>Diospyros texana</i> Scheele	0.5470	0.5849	0.5445
<i>Ehretia anacua</i> (Mier y Berland) I. M. Johnst	0.4976	0.4990	0.4655
<i>Eysenhardtia texana</i> Scheele	0.5819	0.5072	0.5934
<i>Forestiera angustifolia</i> Torr.	0.6000	0.5714	0.5833
<i>Fraxinus greggi</i> A. Gray	0.4894	0.4504	0.5375
<i>Gochnatia hypoleuca</i> DC.	0.5000	0.5000	0.6000
<i>Havardia pallens</i> (Benth.) Briton & Rose	0.5396	0.5060	0.6086
<i>Helietta parvifolia</i> (Gray) Benth.	0.4885	0.5067	0.6277
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc.	0.5263	0.4900	0.5250
<i>Krameria lanceolata</i> Torr.	0.5050	0.4811	0.4952
<i>Lantana macropoda</i> Torr.	0.5000	0.5600	0.4900
<i>Lippia graveolens</i> H. B. K.	0.4900	0.4625	0.5400
<i>Leucophyllum frutescens</i> (Berl.) I. M. Johnst.	0.5000	0.4700	0.5900
<i>Lycium berlandieri</i> Dun var. berlandieri	0.5000	0.5817	0.5514
<i>Mimosa malacophylla</i> A. Gray	0.5800	0.5223	0.5571
<i>Prosopis laevigata</i> (Willd.) M. C. Johnst.	0.5138	0.4827	0.4625
<i>Randia laetevirens</i> Standl.	0.6289	0.4513	0.4831
<i>Sideroxylum celastrinum</i> (Kunth)	0.4813	0.5641	0.4388
<i>Sideroxylum langinosum</i> Michaux	0.5000	0.5067	0.5000
<i>Turnera diffusa</i> Willd. var. <i>aphrodisiaca</i> (Ward) Urban	0.4833	0.5346	0.5725
<i>Viguiera stenoloba</i> Blake	0.5503	0.5267	0.5628
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	0.5000	0.4643	0.5227
<i>Zapoteca media</i> (M. Martens & Galeotti) H. Hern.	0.5567	0.4963	0.5409

La relación nitrógeno-productividad presenta una tendencia positiva ( $p=0.40$ ); conforme aumenta el contenido de nitrógeno aumenta también la productividad entre las parcelas (Figura 4) (Pennings *et al.*, 2005). Este patrón obedece principalmente por una alta densidad en especies e individuos de mayor crecimiento de la familia de las leguminosas (Estrada y Marroquín, 1988; Estrada y Martínez, 2004) con altos contenidos de nitrógeno (Monk y Day, 1985, Woerner, 1991) en los diferentes compartimentos aéreos (Jonson y Risser, 1974, Madgwick y Satoo, 1975).

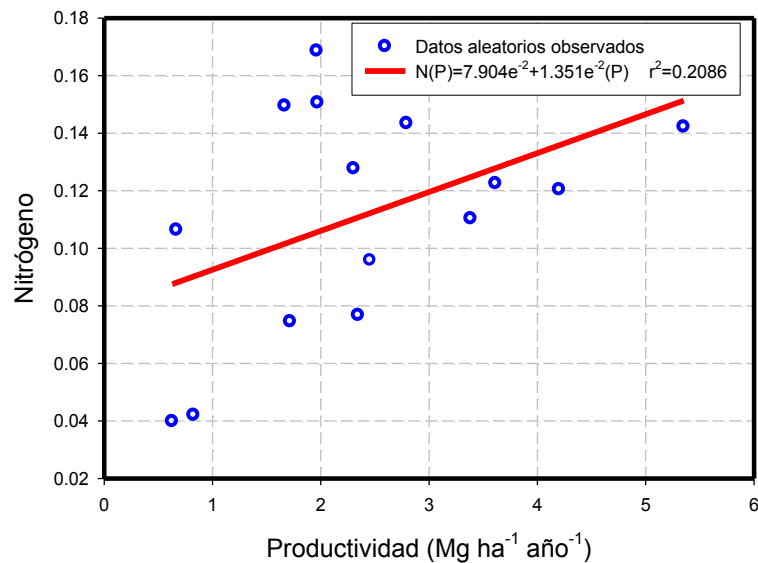


Figura 4. Tendencia en la relación nitrógeno-productividad en las geoformas del matorral espinoso tamaulipeco.

La relación carbono-nitrógeno (C/N) es determinante en la productividad, definida estadísticamente por una función exponencial ( $p=0.017$ ) (Figura 5). La relación se caracteriza porque el contenido de nitrógeno parece ser el limitante en la productividad en sitios de mayor productividad. En sitios de menor productividad, los contenidos de carbono parecen ser los limitantes en la baja producción (Weltzin *et al.*, 2005). Este comportamiento es clásico en sitios



de baja acumulación de materia orgánica como la principal fuente de carbono, como son las mesetas y laderas de la Planicie Costera del Golfo Norte.

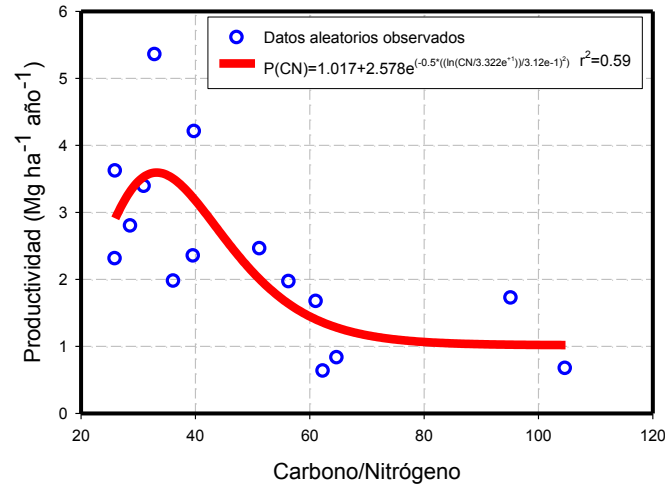


Figura 5. Tendencia en la relación productividad-C/N en las geofomas del matorral espinoso tamaulipeco.

La diversidad también se relaciona lineal y positivamente con el contenido de nitrógeno ( $p=0.58$ ). Es decir, este indicador de productividad se relaciona monotónicamente con la diversidad de especies arbustivas (Figura 6). Esta tendencia se puede explicar parcialmente por la presencia de especies de leguminosas que tratan de incrementar los contenidos de nitrógeno del suelo a través de los procesos simbiotantes ya conocidos.

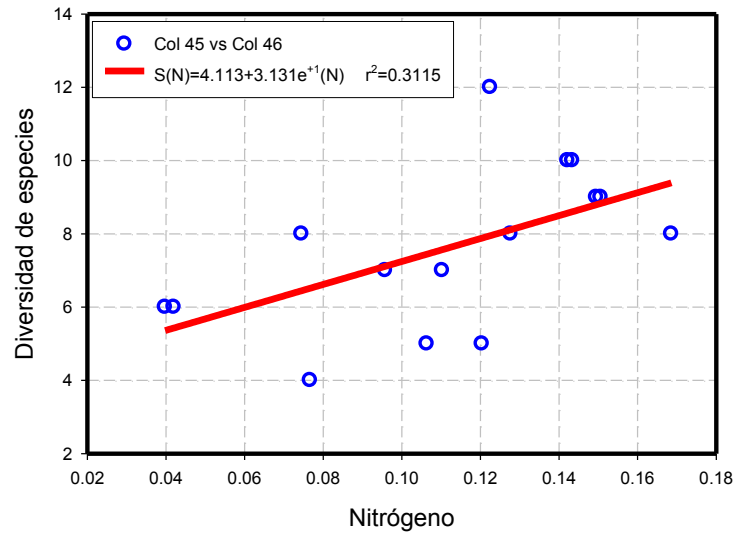


Figura 6. Tendencia en la relación Diversidad-Nitrógeno en las geoformas del matorral espinoso tamaulipeco.

Si se considera que antes de hacer la corta de la vegetación en todas las parcelas no estuvieron sujetas a ninguna forma de manejo (aproximadamente 23 años), que los suelos no fueron cultivados para disminuir el contenido de nitrógeno, entonces las reservas de este aunque no parecen ser las adecuadas tampoco parecen indicar que exista déficit después de realizar la corta. El nitrógeno parcialmente controla el establecimiento de las especies presentes en abundancia pero no en riqueza específica. El índice de especies leguminosas entre la riqueza total de las especies aumenta de sitios con altos contenidos de nitrógeno, como son los derramaderos (5%) hacia los sitios con menores contenidos de nitrógeno, como son laderas y mesetas (11%). Además se establecieron otras especies que no son leguminosas pero que dependen directamente de los factores que controlan la fertilidad del suelo como es en este caso el contenido de nitrógeno.

La diversidad de especies, al igual que la productividad también se relaciona exponencialmente negativa con el índice carbono/nitrógeno (Figura 7), aunque no estadísticamente en forma significativa ( $p=0.44$ ). La potencial interpretación de esta tendencia puede ser explicada porque el nitrógeno puede ser parcialmente el factor limitante en la abundancia específica de algunas especies y en la riqueza de sistemas más productivos para incrementar la diversidad biológica.

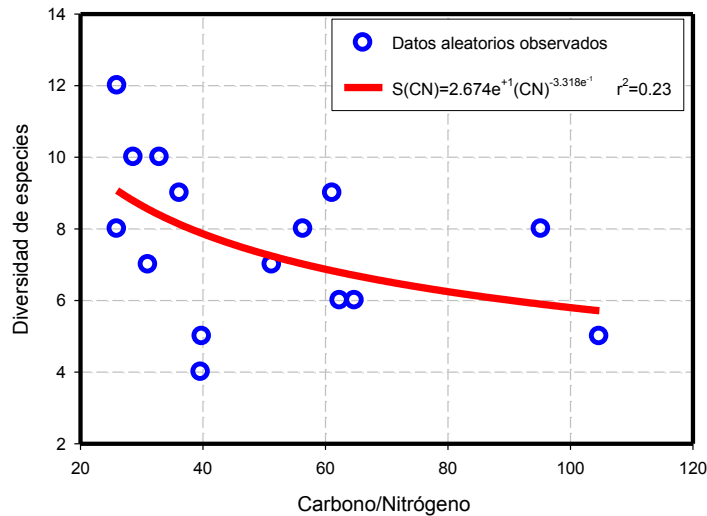


Figura 7. Tendencia en la relación diversidad-C/N en las geoformas del matorral espinoso tamaulipeco.

El modelo monotónico se ajusta mejor a la relación diversidad–productividad en las etapas tempranas de la sucesión, pero sin la significancia estadística necesaria ( $p=0.17$ ) (Figura 8). El modelo monotónico describe positivamente los cambios en la relación: conforme aumenta la productividad se incrementa la diversidad de especies a partir de los sitios con menor productividad (meseta y ladera) hacia los más productivos (derramaderos intermitente y efímero) (Caldeira, 2005).

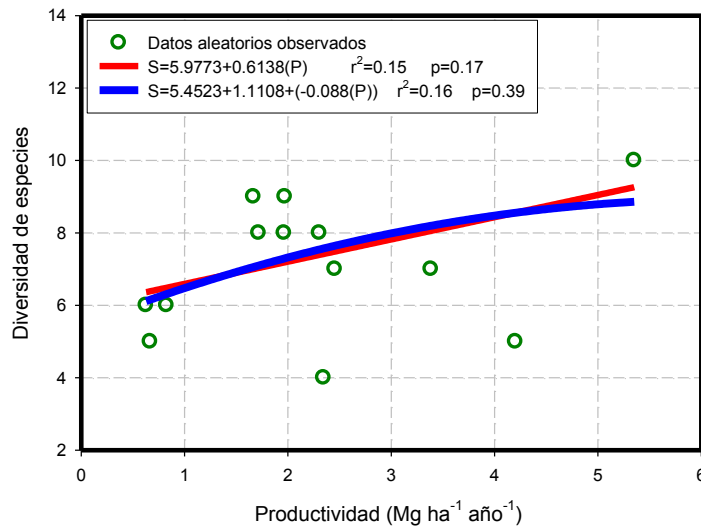


Figura 8. Tendencias de la relación diversidad-productividad en el matorral espinoso tamaulipeco.

Se ajustaron los modelos de mortalidad estocástica de especies, a través de las relaciones densidad-productividad y diversidad-densidad (Figura 9). La relación densidad-productividad no presenta significancia estadística ( $p=0.33$ ), sin embargo, muestra que la densidad es mayor en los sitios de menor productividad y menor en los sitios de mayor productividad. Las dimensiones de los individuos promueven que exista una menor densidad en los sitios más productivos. Es decir, con la sucesión, existe mayor mortalidad en los sitios de menor productividad (Figura 9a). Esta diferenciación en mortalidad en los diferentes niveles de productividad obedece principalmente a la competencia intraespecífica en los sitios de menor productividad y a la competencia intra e interespecífica en los sitios más productivos.

La relación diversidad-densidad presentan una tendencia lineal, aunque no es significativa ( $p=0.76$ ), donde los cambios de la diversidad en función de la densidad es mínima, explicada por una baja pendiente con una variación amplia en la relación (Figura 9b). Esta tendencia demuestra que la densidad

se mantiene independiente de la diversidad de especies en estas etapas temporales tan cortas y no están claramente definidos los mecanismos que regulan la relación en las primeras etapas de la sucesión.

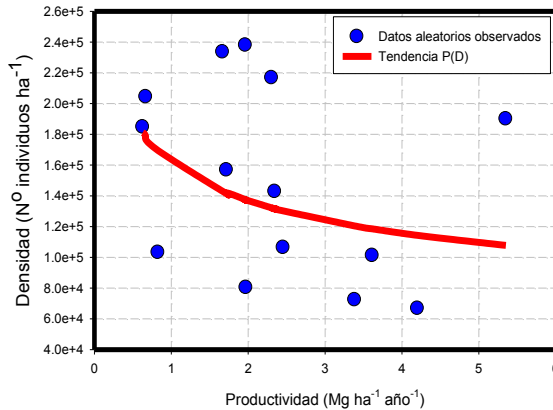


Fig. 9a. Relación densidad-productividad

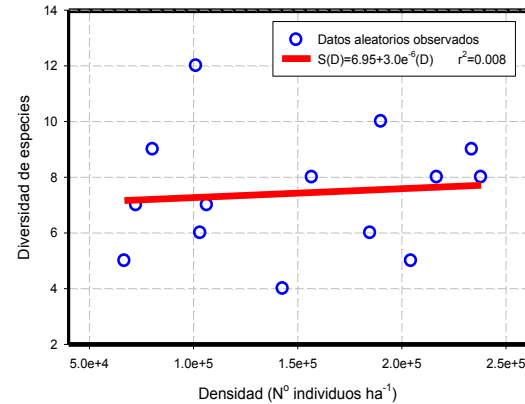


Fig. 9b. Relación diversidad-densidad

Figura 9. Modelos de mortalidad estocástica de especies, a través de las relaciones densidad-productividad y diversidad-densidad.

Estas dos relaciones definen en conjunto el modelo de mortalidad estocástica de especies o exclusión inter específica. El modelo, como se aprecia gráfica y matemáticamente en la Figura 10, no define cambios en el número de especies en los diferentes niveles de productividad. Por lo anterior, el modelo de mortalidad aleatoria de especies falla en probar la hipótesis que la pérdida de diversidad de especies desaparece de forma estocástica con la productividad (Loreau, 2000). Es posible, que la competencia inter específica se de desde estas etapas tan tempranas por factores limitativos, como agua, nutrientes y luz. Especies con similares ritmos fisiológicos podrían entrar en competencia por los recursos en el ambiente. Las especies intolerantes establecidas requieren de condiciones ambientales similares para su desarrollo y por lo tanto entran en competencia desde el inicio de la primera fase seral. Respecto al recurso agua, se caracteriza por presentar en promedio 10 lluvias efectivas durante todo el año (Navar et al., 1994; Navar

et al., 1999), donde el derramadero intermitente presenta el mejor balance hidrológico por su bajo déficit hídrico, debido al agua proveniente de la precipitación y el escurrimiento del cauce del arroyo. Estas condiciones favorece parcialmente la productividad, el cual es aprovechado por especies como *Diospyros texana*, que son capaces de explotar el agua que se encuentra en diferentes niveles de profundidad, además de integrar agua adicional por la escorrentía fustal (Navar y Bryan, 1990; Navar, 1993). Dichas adaptaciones dan la ventaja competitiva a estas especies y permanecen en el ecosistema por periodos largos de tiempo.

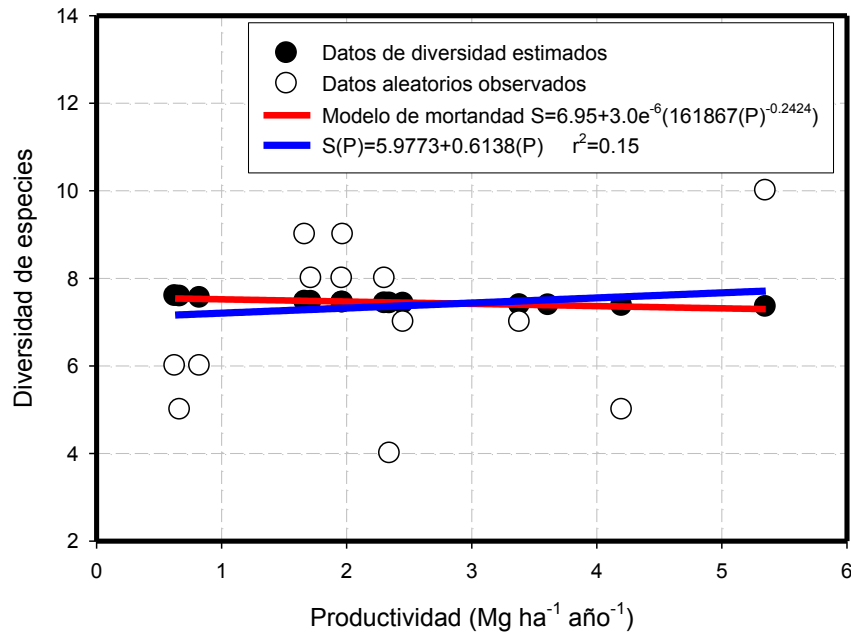


Figura 10. Ajuste del modelo de mortandad a los datos aleatorios observados en la relación diversidad-productividad.

El contenido de nitrógeno aunque es variable entre las geoformas, parece ser que no es limitante en sitios productivos. Sin embargo, a pesar de estar disponible, no todas las especies son capaces de explotarlo a causa que depende de otros factores como el agua. Esta situación hace que especies como las leguminosas sean altamente eficientes en asimilar de forma

eficiente bajos contenidos de nitrógeno y provocar una alta disponibilidad de este recurso para el resto de las especies presentes. Por lo anterior, la competencia por el nutrimento es mayor en especies que no son leguminosas y que dependen en una mayor medida de los contenidos de nitrógeno.

El número de especies que se establecieron en sitios altamente productivos es mayor que en sitios menos productivos. Esto indica que estas especies pioneras son intolerantes a la sombra. La competencia por la luz inicia desde estas etapas pioneras y aquellas especies e individuos con ritmos de crecimiento mayores dominan este nivel de interrelación ecológica. El grado de competencia por la luz es menor en mesetas, laderas y valles (sitios menos productivos), por la menor diversidad de especies pioneras, los ritmos de crecimiento mas lentos.

### **CONCLUSIONES**

La riqueza de especies es alta en etapas pioneras en contraste con la riqueza en fases tardías. Después de la corta, la permanencia y colonización de especies es atribuible a la forma de reproducción, adaptación a diferentes condiciones de luz, así como plasticidad genética por su aparición como especies de luz y tolerantes a ciertos grados de sombra, diferencias en los ritmos fisiológicos, de uso de elementos y compartimientos.

La tasa de sobrevivencia de especies es del 36% de etapas pioneras tardías en ambientes altamente productivos. En contraste para ambas escalas ecológicas, la tasa de sobrevivencia de especies en ambientes de baja productividad es 76%. Esta evidencia cuantitativa sugiere que la competencia interespecífica es más pronunciada en los sitios más productivos y se supone

que los mecanismos determinísticos dados por similitudes en uso de recursos, fisiología, explotación de compartimientos, entre otros pueden ser similares entre varias especies en sitios productivos.

La densidad es mayor en etapas pioneras que en fases tardías. Los cambios en la densidad en tiempo obedecen al crecimiento de los individuos originando la competencia intra e interespecífica.

La transición en densidad de etapas pioneras a etapas tardías representa en términos de sobrevivencia un 12 % en ambientes de alta productividad. En cambio, geoformas con menor productividad la tasa de sobrevivencia es del 9 %. Estos valores indican que la mortalidad intra específica es similar en sitios productivos y en sitios menos productivos.

La productividad de biomasa aérea presentó una proporcionalidad con la producción en todas las geoformas, con una tendencia en aumentar la cantidad de biomasa a partir de la meseta hacia los derramaderos.

La productividad tiende a aumentar desde la meseta hacia los derramaderos. La tendencia en incrementar biomasa aérea se presenta principalmente en especies que se desarrollan rápidamente con porte arbustivo y pequeños árboles. Las diferencias en productividad parecen estar siendo explicadas en un gradiente que va cambiando con una mayor disponibilidad de los recursos desde los derramaderos intermitente y efímero hasta llegar a una aridez en la meseta.

La relación carbono-nitrógeno se define por una función exponencial, donde el contenido de nitrógeno parece ser el limitante en sitios de mayor productividad. Misma tendencia se observa en la relación diversidad con el



índice carbono/nitrógeno. En sitios de menor productividad, los contenidos de carbono parecen ser los limitantes en la baja producción. La relación nitrógeno-productividad presenta una tendencia positiva; el aumento del contenido de nitrógeno aumenta también la productividad entre las parcelas. La diversidad también se relaciona lineal y positivamente con el contenido de nitrógeno.

La relación diversidad-productividad se ajusta a un modelo monotónico, donde la diversidad crece con la productividad y parece que este comportamiento se mantiene al avanzar la sucesión, aunque con una pérdida de especies en las geoformas mas productivas. El modelo de exclusión estocástica de especies falló en aceptar la hipótesis de la mortalidad aleatoria de especies. La exclusión de especies en ambientes productivos se relaciona fundamentalmente con la velocidad de crecimiento y la abundancia de algunas especies, como indicador de adaptación, excluyendo a especies pioneras que requieren de luz en etapas secundarias de la sucesión.

## LITERATURA CITADA

- Aarssen, L. W.** 2001. On correlations and causations between productivity and species richness in vegetation: predictions from habitat attributes. *Basic Appl. Ecol.* 2: 105–114 pp.
- Abrams, P.A.** 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict ? *Ecology* 76: 2019-2027.
- Caldeira, M. C., A. Hector, M. Loreau y J. S. Pereira.** 2005. Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland. *Oikos* 110 (1), 115-123 pp.
- Clark, D. A., S., Brown, D. W., Kicklighter, Chambers y J. Q., J. R. Thomlinson y J. Ni.** 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications*, 11 (2). 356-370 pp.
- Estrada, A. E. y A., Martínez M.** 2004. Los géneros de leguminosas del Norte de México. *Brit Press.* 134 p.
- Estrada, C. A. E. y J. S., Marroquín de la F.** 1988. Leguminosas de Nuevo León I. Sinopsis de las especies de Linares. Reporte científico N° 9. Facultad de Ciencias Forestales, UANL. Linares, N. L. 49 p.

- Estrada, C. A. E. y J. S., Marroquín de la F. S. F.** Leguminosas en el centro-sur de Nuevo León. Reporte científico especial N° 10. Facultad de Ciencias Forestales, UANL. Linares, N. L. 258 p.
- Fridley, J. D.** 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos* 93: 514-526.
- Gjerde, I., M. Sætersdal, J. Rolstad, S. Olaf, B. Ken, H. Hans, V. Gundersen y E. Heegaard.** 2005. Productivity-diversity relationships for plants, bryophytes, lichens, and polypore fungi in six northern forest landscapes. *Ecography* 28 (6), 705-720 pp.
- Grace, J. B.** 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *-Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 2: 1-28 pp.
- Guo, Q., and P.W. Rundel.** 1998. Self-thinning in early postfire chaparral succession: mechanisms, implications, and a combined approach. *Ecology* 79: 579-586.
- Huston, A. M.** 1998. Biological diversity. University Press, Cambridge. U.K. 681 p.
- Jonson, L F. y P. G. Risser.** 1974. Biomass, annual net primary production, and dynamics of six minerals elements in a post oak-blackjack oak forest. *Ecology*. 55: pp. 1246-1258.

- Kimberly A. G. y D. S. Hik.** 2003. What determines disturbance-productivity-diversity relationships? The effect of scale, species and environment on richness patterns in an Australian woodland. *Oikos* 102 (1), 173-185 pp.
- Laakso, J., V. Kaitala y E. Ranta.** 2001. How does environmental variation translate into biological processes?. *Oikos* 92 (1), 119-122.
- Leibold, M.A.** 1999. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. *Evolutionary Research* 1: 73-95.
- Loreau, M.** 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical Advances. *Oikos* 91 (1), 3-17.
- Madgwick, H. A. I. y T. Satoo.** 1975. On estimating the aboveground weights of tree stands. *Ecology* 56: 1446-1450.
- Mittelbach G. G., C. F. Steiner, S. M. Scheiner, K. L. Gross, H. L. Reynolds, R. B. Waide, M. R. Willig y S. I. Dodson.** 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity ?. *Ecology*. 82 (9): 2381-2396.
- Monk, D. C. y F. P., Day Jr.** 1985. Vegetation analysis, primary production and selected nutrient budgets for a southern appalachian oak forest: a synthesis of IBP studies at coweeta. *Forest ecology and management*. 10: 87-173 pp.

- Mouillot, D., George-Nascimento, M. Robert y P. Robert.** 2005. Richness, structure and functioning in metazoan parasite communities. *Oikos* 109 (3), 447-460 pp.
- Návar, J.** 1993. The causes of stemflow variation in three semi-arid growing shrubs in northeastern Mexico. *Journal of hydrology* 145:175-190.
- Návar, J. y R., Bryan.** 1990. Interception loss and rainfall redistribution by three semi-arid growing shrubs in northeastern México. *Journal of Hydrology* 115: 51-63.
- Návar, J., Carlyle-Moses, E., Martínez, M.A.** 1999. Interception loss from the tamaulipan matorral thornscrub of northeastern Mexico: an application of the gash analytical interception loss model. *Journal of Arid Environments*: 40: 1-10 pp.
- Návar, J., Cavazos, T. y Domínguez, P. A.** 1994. Los balances hidrológicos mensuales con tres probabilidades del estado de Nuevo León. *En: C. Pola S., J.A. Ramírez F., M.M. Rangel, & I. Navarro-L. (Eds) Actas Fac. Ciencias de la Tierra UANL Linares.* 8: 71-82 pp.
- Pearson, L. C.** 1965. Primary production in grazed and ungrazed desert communities of eastern Idaho. *Ecology*. Vol. 43 N° 3 278-284 p.
- Pennings, S. C., C. M. Clark, E. E. Cleland, E., S. L. Collins, L. Gough, K. Gross, L., D. G. Milchunas y K. N. Suding.** 2005. Do individual plant species show predictable responses to nitrogen addition across multiple experiments?. *Oikos* 110 (3), 547-555 pp.

- Romero, F. G.** 1999. Caracterización ecológica y definición de esquemas de muestreo en el matorral espinoso tamaulipeco del nordeste de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Forestales, UANL. 72 p.
- Rosenzweig, M. L.** 1995. Species Diversity in Space and Time. University of Cambridge Press. Great Britain at University Press, Cambridge. 50-72 pp.
- Safford, H. D., M. Rejmánek y E. Hada.** 2001. Species pools and the "hump-back" model of plant species diversity: an empirical analysis at a relevant spatial scale. *Oikos* 95 (2), 282-290 pp.
- Stevens, M.H.H. and W.P. Carson.** 1999a. Plant density determines species richness along an experimental fertility gradient. *Ecology* 80: 455-465.
- Stevens, M.H.H. and W.P. Carson.** 1999b. The significance of assemblage-level thinning for species richness. *Journal of Ecology* 87: 490-502.
- Stewart D., C y M., Conring J.** 1979. Manual of the vascular plants of Texas. The University of Texas Printing Division. Austin, Tx. 1881 p.

- Treviño, E., Akca, A., Návar, J., Jimenez, J., and Aguirre, O.** 1996. Detection of land use change by satellite imagery in the municipality of Linares, Nuevo Leon, Mexico. Proceedings of the Fifth International Conference on Desert Development. Vol I. Texas Tech University, August 12 - 17, 1996.
- VanderMeulen, M. A., Hudson, A. J. and Scheiner, S. M.** 2001. Three evolutionary hypotheses for the hump-shaped productivity-diversity curve. *–Evol. Ecol. Res.* **3**: 379–392.
- Villegas, G.** 1972. Tipos de vegetación de los municipios de Linares y Hualahuises, N. L. Tesis de licenciatura. Escuela de Agricultura, UAG. 1-20 p.
- Vines, R. A.** 1984. Tree, shrubs and woody vines of the Southwest. University of Texas Press, Austin, Tx. 1104 p.
- Waide R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday y R. Parmenter.** 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annu. Rev. Ecol, Syst.* **30**: 257-300.
- Weltzin, J. F., J. K. Keller, S. D. Bridgham, J. Pastor, P. B. Allen y J. Chen.** 2005. Litter controls plant community composition in a northern fen. *Oikos* **110** (3), 537-546 pp.

- Whittaker, R. H. y Niebering, W. A.** 1975. Vegetation of the Santa Catalina mountains, Arizona. V. Biomass, production, diversity along the elevation gradient. *Ecology* 56: 771-790 p.
- Woerner, M.** 1989. Métodos químicos para el análisis de suelos calizos de zonas áridas y semi-áridas. Facultad de Ciencias Forestales. Linares, N. L. 6-10 pp.
- Woerner, M.** 1991. Los suelos bajo vegetación de matorral del noreste de México, descritos a través de ejemplos en el campus universitario de la UANL, Linares, N. L. Reporte científico N° 22. Facultad de Ciencias Forestales. Linares, N. L. 115 p.



### **CAPITULO III**

## **TENDENCIAS DE LA SUCESIÓN ECOLÓGICA EN UN GRADIENTE DE PRODUCTIVIDAD DEL MATORRAL ESPINOSO TAMAULIPECO EN EL NORESTE DE MÉXICO**

### **RESUMEN**

Una de las características importantes de una comunidad vegetal es el cambio que ocurre en estructura y composición de especies en tiempo. Este reporte de investigación determinó las tendencias sucesionales en un gradiente de productividad del matorral espinoso tamaulipeco en etapas pioneras y tardías. Se establecieron 15 parcelas distribuidas aleatoriamente en función de un gradiente con valores subjetivos de productividad. Se midió la estructura de la diversidad para cada una de las etapas sucesionales por medio de índices de diversidad alfa, beta, modelos de diversidad-abundancia y arreglo espacial de las especies. Los resultados muestran que la riqueza de especies se mantiene estable en ambientes de menor productividad y mayor aridez ambiental en los diferentes estadios sucesionales. En fases pioneras la riqueza es mayor en ambientes productivos y en fases tardías cambia a los ambientes de menor productividad. Se observa mayor dominancia en sitios de alta productividad en etapas pioneras y cambia eventualmente a los ambientes de baja productividad durante las etapas tardías. En etapas pioneras el modelo Serie Geométrica no describe adecuadamente la estructura en contraste con el resto de los modelos. Se encontraron antes y después de la corta especies de vida larga, debido a su capacidad de

adaptación para explotar los recursos bajo un ambiente de restricciones. El arreglo espacial de la vegetación en etapas sucesionales presenta una tendencia de agrupamiento de los derramaderos hacia las mesetas en función del gradiente de productividad.

**Palabras clave:** Sucesión ecológica, diversidad, fases pioneras y tardías, productividad, matorral espinoso tamaulipeco.

### **Trends of ecological succession in a productivity gradient in the tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico**

#### **ABSTRACT**

One important feature of vegetal community is the change in structure and species composition in time. This research report was aim to determine the successions trends in a productivity gradient of tamaulipan thornscrub in early and late stage successions. Fifteen plots were randomly distributed in a productivity gradient. Was measurement the diversity structure in each successions stage with index of alpha and beta diversity, diversity-abundance models and spatial cluster of species. The results show that richness of species is stable in environments of low productivity in the different successions stages. In early stages, the richness is high in productivities environments and during late stages change to environments of less productivity. The dominance is observed for sites of high productivity in early stages and change eventually to environments of low productivity in late stages. The Series Geometric model not fitted in early stage in contrast with another models diversity-abundance. Was found before and after of harvest species of life largest for your capacity of adaptation to conditions environments of explode the resource. The directional trend in spatial cluster

of vegetation for both successions stages start in the nominees “derramaderos” to plateau.

**Key words:** Ecological successional, diversity, phase pioneer and climax, productivity, tamaulipan thornscrub.

## INTRODUCCIÓN

Una de las características importantes de cualquier comunidad vegetal es el cambio en estructura y composición en una escala ecológica de tiempo (Krebs, 2003). Los cambios direccionales en tiempo se caracterizan por ser progresivos en la composición de especies de la comunidad (sucesión ecológica). La composición de especies es el resultado de las reacciones bióticas, donde las especies pioneras modifican el ambiente y la condicionan para otros nuevos organismos en etapas subsecuentes. En este sentido, el reemplazo de especies se debe porque en cada etapa o fase se modifica el ambiente, del tal forma que se benefician ciertas especies y se impacta negativamente otras. En estos términos, se diferencian dos etapas que caracterizan la sucesión ecológica: etapas pioneras y etapas tardías ó clímax. En etapas pioneras, la mayoría de las especies pioneras se establecen en primer término por su habilidad en reproducirse, rápido crecimiento y alta capacidad de dispersión (Granados y López, 2000). El cambio hacia etapas tardías se presenta en forma progresiva y gradual, hasta mantenerse casi estable (realmente nunca es estático, solo disminuye a una tasa muy baja los cambios en la comunidad) (Brower, 1990).

Cuando sucede una alteración en la estructura y composición de especies, la tendencia sucesional dentro de la comunidad puede seguir diversas direcciones. Sin embargo, las estrategias adaptativas de las especies puede considerarse como un indicador de los cambios sucesionales, además que facilita la comprensión de ciertos mecanismos de la sucesión (Grime, 1982;

Daubenmire, 1999). Una técnica que permite inferir futuras tendencias de la sucesión de una comunidad es la extrapolación de los cambios medidos en un tiempo corto, a través de comparación con otros ambientes dentro de la misma comunidad (Barbour *et al.*, 1987).

Son múltiples los estudios realizados en comunidades semi-áridas del noreste de México que consideran algunos aspectos importantes sobre ecología de especies vegetales (Jurado y Reid, 1989; Jurado *et al.*, 2000; Jurado *et al.*, 2001a; Jurado *et al.*, 2001b; Navar *et al.*, 2001; Navar *et al.*, 2004; García y Jurado, 2003; Estrada *et al.*, 2004; Estrada *et al.*, 2005; Navar *et al.*, 2005). Sin embargo, resulta necesario comprender las tendencias sucesionales en distintas etapas serales a nivel de comunidad, las cuales varía en estructura y composición en ambientes de alta y baja productividad (Smith, y Smith, 2004). Comprender los mecanismos y tendencias sucesionales en distintas etapas serales, permite establecer los lineamientos básicos para manejar el ecosistema en un concepto de sustentabilidad, de tal forma que permita satisfacer necesidades básicas de la sociedad (Borrayo, 2002; Barton *et al.*, 2003; White, 2005) y a la vez, mantener funcional al sistema. Por ello, el objetivo general que se estableció en la presente investigación fue determinar tendencias de la sucesión ecológica en un gradiente de productividad en dos etapas sucesionales, la cual se subdivide en: i. determinar la riqueza de especies; ii. evaluar la dinámica de especies; iii. medir la estructura de la comunidad en diversidad y iv. determinar la asociación de especies en función de un gradiente geomorfológico.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio.** El muestreo se estableció dentro de la reserva ecológica del Matorral-Escuela de la Facultad de Ciencias Forestales, UANL a 7 km de

la ciudad de Linares, N. L. El clima del área de interés corresponde al semi-cálido subhúmedo, con una precipitación media anual de 745 mm, con una desviación estándar de 250 mm. La precipitación anual se presenta generalmente entre junio y octubre en forma bimodal y esta compuesta con un promedio de 84 lluvias, de las cuales el 60% presentan menos de 5 mm y componen el 35% de la precipitación total anual. Las lluvias de más de 20 mm son escasas y componen el 10% del número de lluvias. La temperatura media anual de 22.3 °C (Návar *et al.*, 1994; Navar *et al.*, 1999).

Los suelos que se presentan en el área de estudio son de origen del final del Cretácico Superior hasta el Paleoceno, originando simultáneamente la Sierra Madre Oriental y la Zona Costera del Golfo de México, donde esta última tiene influencias de piedmont provenientes de la Sierra Madre Oriental. La textura es variada, desde franco-arenosa hasta arcillosa y los colores varían según el estado de integración, encontrándose de gris parduzco a oliváceo hasta un pardo amarillento (Woerner, 1991).

Las condiciones geomorfológicas puede ser determinante para que se desarrollen los diferentes tipos de suelo y comunidades vegetales. Se observan las siguientes topoformas en el paisaje: 1. derramadero: suelos dominados por los fluvisoles en sitios que se caracterizan por ubicarse cerca de arroyos que presentan escurrimiento superficial temporal (intermitente y efímero), con una textura arcillo-limoso y con un color gris oscuro. 2. valle: suelos de color pardo oscuro en los primeros 30 cm, dominados por vertisoles con una textura franco-arcillosa en una posición de llano amplio. 3. ladera: son suelos desintegrados alterados y trasladados, de color pardo gris claro Háplicos, con una textura franco-arenosa y finalmente 4. meseta: suelos calcáreos y regosoles situados en la cumbre de una loma, de color pardo gris oscuro con una textura franca (Woerner, 1991).

La cubierta vegetal para la zona corresponde al matorral espinoso tamaulipeco, con una predominancia de arbustos altos y árboles bajos de dos a seis metros de altura con hoja caducifolia durante cierta época del año. La mezcla de especies son del tipo inermes y de algunas espinosas, principalmente por *Acacia rigidula*, *Acacia berlandieri*, *Havardia pallens*, *Zanthoxylum fagara*, *Viguera stencloba*, *Bernardia myricaefolia*, *Celtis pallida*, *Cordia boissieri*, *Diospyros texana*, *Forestiera angustifolia*, *Eysenhardtia polystachya*, *Leucophyllum frutescens* y *Karwinskia humboldtiana*, estimándose una edad de 20 a 50 años de edad (Jurado y Reid, 1989). Es de importancia destacar que se han realizado trabajos para la misma área de estudio en las que se reportan entre 60 y 80 especies con porte arbóreo ó arbustivo (Woerner, 1991), así como los sitios donde se establecieron los muestreos presentan un abandono de 23 años aproximadamente, donde se practicaba la ganadería del tipo extensivo.

**Muestreo.** Se establecieron un total de 15 parcelas distribuidas al azar (Rosenzweig *et al.*, 2003) con dimensiones de 5 m x 5 m. Estas dimensiones cubren una proporción importante de la diversidad – abundancia de las especies por su bajo porte y alta densidad, que en ocasiones sobrepasan los 10,000 individuos por hectárea (Romero, 1999). Las parcelas se distribuyeron en un sistema de bloques completos al azar con tres repeticiones en cada una de cinco geformas clasificadas bajo un criterio subjetivo de productividad: 1. derramadero intermitente, 2. derramadero efímero, 3. valle, 4. ladera y 5. meseta (Deutschman, 2001).

El tratamiento aplicado a cada parcela consistió en la corta total de la vegetación por métodos destructivos (Madgwick y Satoo, 1975 Milchunas y Lauenroth, 1992).

La corta total de la vegetación original se llevó al inicio de la primavera del 2004 registrándose las especies presentes y el número de individuos por especies, considerándose subjetivamente la vegetación como en un estado tardío. Después se permitió a la vegetación establecerse por un año (2004-2005) y se volvió a cortar todos los individuos vegetativos establecidos para estimar la diversidad establecida en las etapas pioneras del estudio. De esta forma se llevó a cabo una regresión ecológica (Alados *et al.*, 2003), lo que permitió establecer un escenario en la tendencia de la sucesión de etapas pioneras a tardías. Las variables registradas por parcela fueron: especies (S), formas biológicas dominantes, el número de individuos por especie (N), altura (h) y diámetro basal (Db).

**Estadísticos.** Aunque es amplio el número de ecuaciones matemáticas para determinar diversidad (Magurran, 1988; Moreno, 2001), solo algunas tienen propiedades para describir adecuadamente la estructura de la comunidad (Escorra *et al.*, 1984; Petchey, 2004), motivo por el cual se probó la diversidad a través de nueve índices: siete basados en riqueza de especies, dos de similitud/disimilitud y uno en la equitatividad. Los índices para determinar la riqueza de especies fueron de Margaleff, Menhinick, Shannon-Weiner, Simpson, McIntosh, Brillouin y Berger-Parker. La diversidad beta se determinó mediante los índices de Jaccard y Sorensen, así como cuatro modelos de abundancia: lognormal, barra rota, serie geométrica y logarítmica, los cuales a continuación se describen con las siguientes ecuaciones (Magurran, 1988):

Índice de diversidad de **Margaleff**:

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

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

Índice de diversidad de **Menhinick**:

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

Índice de diversidad es **Shannon-Wiener**:

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

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

Índice de diversidad de **Simpson**:

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

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**:

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

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 probar fueron: serie geométrica, serie logarítmica, log normal truncada y barra rota (May, 1975; Magurran, 1988):

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 ó abundancia,  $Ck$  = una constante, en la cual asegura que  $\sum ni = N$ ,  $i$  = la especie.

La **serie logarítmica**:

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

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

La serie **Log normal**:

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

Donde  $\alpha = (2\sigma^2)^n$  = 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 ó 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 ó abundancia.

Para determinar la significancia estadística entre los diferentes índices alfa, se estimó el error de las medias ( $\alpha=0.05$ ), así como un análisis de varianza para determinar cuales estadísticos biológicos son capaces de detectar las diferentes propiedades del sistema, donde el modelo matemático al cual se ajusta al análisis es el siguiente:

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_t + \varepsilon_{ij} \quad [14]$$

Donde  $\alpha_i$  = efecto de los tratamientos,  $\beta_t$  = efecto de los bloques y  $\varepsilon_{ij}$  = efecto aleatorio.

Además de los estadísticos anteriormente señalados, se empleó el método de clasificación por medio de la técnica análisis de conglomerados, utilizando el programa de cómputo de SAS (1985) obteniéndose una clasificación de la vegetación a través del gradiente geomorfológico, mediante el método de varianza mínima (Ward) para etapas primarias y tardías. Se empleó la base de datos de disimilitud del índice Beta que mejor se ajustó para alimentar el programa de cómputo (Bölter y Meyer, 1986).

Para evaluar la dinámica de las especies se empleó la metodología propuesta por Müller-Dombois y Ellenberg (2002), al considerar las parcelas como sitios de exclusión para observar las especies establecidas antes y después del tratamiento.

## RESULTADOS y DISCUSIÓN

Antes de realizar la corta de la vegetación, al nivel de las parcelas se encontraban 17 especies en 9 familias y 15 géneros en todo el gradiente (Cuadro 1), con un promedio ( $\bar{x}$ ) de 4 especies y una desviación estándar ( $Sd\pm$ ) de 2 especies, aumentando la riqueza a partir de los derramaderos hacia la meseta (Figura 1). Después de la corta, la diversidad específica arbustiva aumentó porque se establecieron un total de 37 especies distribuidas en 15 familias y 31 géneros (Cuadro 2). En estas etapas primarias de la sucesión, existe en promedio 8 especies y una desviación estándar de 2 especies. La diversidad aumenta en orden inverso, con una tendencia a partir de la meseta, ( $\bar{x}=7$  especies y  $Sd = \pm 2$  especies), seguido por la ladera ( $\bar{x}=7$  y  $Sd= \pm 1$ ), continuando con el valle ( $\bar{x}=6$  y  $Sd=\pm 1$ ); derramadero efímero ( $\bar{x}=7$  y  $Sd=\pm 3$ ) y finalmente el derramadero intermitente como el sitio de mayor diversidad ( $\bar{x}=10$  y  $Sd=\pm 2$ ) (Figura 1).

Cuadro 1. Listado de las especies registradas antes de realizar la corta de la vegetación existente en la vegetación presente en las etapas secundarias de la sucesión.

<b>Nombre Científico</b>	<b>Familia</b>	<b>Género</b>
<i>Cordia boissieri</i> A. DC.	Boraginaceae	Cordia L.
<i>Diospyros texana</i> Scheele	Ebaneaceae	Disopyros L.
<i>Croton torreyanus</i> Muell. Arg.	Euphorbiaceae	Croton L.
<i>Eysenhardtia texana</i> Scheele	Leguminosae	Eysenhardtia
<i>Havardia pallens</i> (Benth.) Britton & Rose	Leguminosae	Havardia
<i>Acacia rigidula</i> Benth.	Leguminosae	Acacia Mill
<i>Acacia berlandieri</i> Benth	Leguminosae	Acacia Mill
<i>Forestiera angustifolia</i> Torr.	Oleaceae	Forestiera Poir
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc.	Rhamanaceae	Karwinskia Zucc.
<i>Amyris madrensis</i> S. Watson	Rutaceae	Amyris P. Br.
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Rutaceae	Zanthoxylum L.
<i>Helietta parvifolia</i> (Gray) Benth.	Rutaceae	Heletta Tul.
<i>Leucophyllum frutescens</i> (Berl.) I. M. Johnst.	Scrophulariaceae	Leucophyllum
<i>Celtis pallida</i> Torr.	Ulmaceae	Celtis L.
<i>Bernardia myricaefolia</i> (Sheele) S. Watson	Euphorbiaceae	Bernardia Mill.
<i>Celtis laevigata</i> Wild.	Ulmaceae	Celtis L.
<i>Condalia hookeri</i> M. C. Johnst.	Rhamanaceae	Condalia Cav.

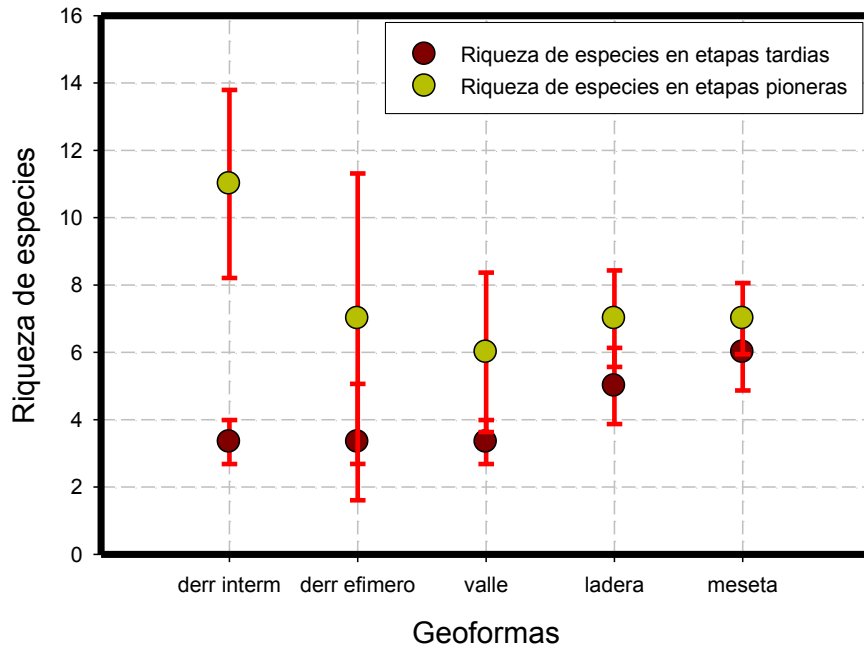


Figura 1. Riqueza de especies en dos diferentes etapas de la sucesión de acuerdo a las geomorfas del matorral espinoso tamaulipeco (Derr interm = derramadero intermitente).

Cuadro 2. Listado de especies en etapas pioneras en el matorral espinoso tamaulipeco.

Nombre Científico	Familia	Género	Forma biológica
<i>Viguiera stenoloba</i> Blake	Asteraceae	Viguiera H. B. K.	Arbusto
<i>Brickellia</i> spp.	Asteraceae	Brickellia Ell.	Herbácea
<i>Gochnatia hypoleuca</i> DC.	Asteraceae	Gochnatia H. B. K.	Arbusto
<i>Ehretia anacua</i> (Mier y Berland) I. M. Johnst	Boraginaceae	Ehretia	Arbusto
<i>Cordia boissieri</i> A. DC.	Boraginaceae	Cordia L.	Arbusto ó árbol pequeño
<i>Diospyros texana</i> Scheele	Ebaneaceae	Disopyros L.	Arbusto ó árbol pequeño
<i>Croton cortesianus</i> Kunth	Euphorbiaceae	Croton L.	Arbusto
<i>Croton torreyanus</i> Muell. Arg.	Euphorbiaceae	Croton L.	Arbusto
<i>Bernardia myricaefolia</i> (Sheele) S. Watson	Euphorbiaceae	Bernardia Mill.	Arbusto
<i>Krameria lanceolata</i> Torr.	Krameriaceae	Krameria L.	Herbacea perenne
<i>Zapoteca media</i> (M. Martens & Galeotti) H. Hem.	Leguminosae	Zapoteca	Arbusto
<i>Eysenhardtia texana</i> Scheele	Leguminosae	Eysenhardtia	Arbusto
<i>Havardia pallens</i> (Benth.) Briton & Rose	Leguminosae	Havardia	Arbusto ó árbol pequeño
<i>Mimosa malacophylla</i> A. Gray	Leguminosae	Mimosa L.	Liana, trepadora
<i>Prosopis laevigata</i> (Willd.) M. C. Johnst.	Leguminosae	Prosopis L.	Árbol pequeño
<i>Calliandra conferta</i> A. Gray	Leguminosae	Calliandra Benth.	Arbustivo
<i>Acacia wrightii</i> Benth.	Leguminosae	Acacia Mill	Arbusto ó árbol pequeño
<i>Acacia rigidula</i> Benth.	Leguminosae	Acacia Mill	Arbusto
<i>Acacia berlandieri</i> Benth	Leguminosae	Acacia Mill	Arbusto
<i>Fraxinus greggi</i> A. Gray	Oleaceae	Fraxinus	Arbusto
<i>Forestiera angustifolia</i> Torr.	Oleaceae	Forestiera Poir	Arbusto
<i>Condalia hookeri</i> M. C. Johnst.	Rhamanaceae	Condalia Cav.	Arbusto ó árbol pequeño
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc.	Rhamanaceae	Karwinskia Zucc.	Arbusto
<i>Randia laetevirens</i> Standl.	Rubiaceae	Randia	Arbusto
<i>Amyris texana</i> (Buckl.) P. Wilson	Rutaceae	Amyris P. Br.	Arbusto
<i>Amyris madrensis</i> S. Watson	Rutaceae	Amyris P. Br.	Arbusto
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	Rutaceae	Zanthoxylum L.	Arbusto
<i>Helietta parvifolia</i> (Gray) Benth.	Rutaceae	Helietta Tul.	Arbusto
<i>Sideroxylum langinosum</i> Michaux	Sapotaceae	Sideroxylum	Arbusto
<i>Sideroxylum celastrinum</i> (Kunth)	Sapotaceae	Sideroxylum	Arbusto
<i>Leucophyllum frutescens</i> (Berl.) I. M. Johnst.	Scrophulariaceae	Leucophyllum	Arbusto
<i>Lycium berlandieri</i> Dun var. berlandieri	Solanaceae	Lycium L.	Arbusto
<i>Turnera diffusa</i> Willd. var <i>aphrodisiaca</i> (Ward) Urban	Turneraceae	Turnera L.	Arbusto
<i>Celtis pallida</i> Torr.	Ulmaceae	Celtis L.	Arbusto
<i>Celtis laevigata</i> Wild.	Ulmaceae	Celtis L.	Árbol
<i>Lantana macropoda</i> Torr.	Verbenaceae	Lantana L.	Arbusto
<i>Lippia graveolens</i> H. B. K.	Verbenaceae	Lippia Houst.	Arbusto ó Árbol

La diversidad de especies en el matorral espinoso Tamaulipeco aumenta durante las etapas pioneras y disminuye hasta un 44% en estados avanzados de la sucesión. Durante el desarrollo de la vegetación, la diferenciación en la riqueza específica es mayor en ambientes altamente productivos (derramaderos) y no existe mucha diferencia en la diversidad cuando aumenta el grado de aridez ambiental o en sitios con bajos niveles de productividad (meseta). Se sugiere que la diferencia en riqueza específica en sitios de mayor productividad se debe a la mortandad de especies por efecto de la competencia inter específica. Los ritmos diferenciales de crecimiento de los individuos promueven la mortalidad de especies pioneras de mas lento crecimiento.

La estabilidad en diversidad en sitios menos productivos se atribuye a que la competencia inter específica juega un papel menos importante. Es decir, los ritmos de crecimiento de las especies son similares y están mejor adaptadas a las restricciones ambientales que los taxas establecidos en sitios “ricos”, así como por el uso y explotación de los recursos que se puede dar de una forma similar entre las especies (Rajaniemi, 2003; Petchey *et al.*, 2002).

En las etapas pioneras de la sucesión, en sitios altamente productivos se encuentran las mismas especies que estaban establecidas antes de realizar la corta (5 especies), además del reclutamiento de 13 nuevas especies (Cuadro 3). En el derramadero efímero se excluyó una especie y se establecieron 10 nuevas especies. El valle no presenta exclusión y se reclutaron 6 nuevas especies. En la ladera se excluyeron tres especies que se encontraban originalmente y se reclutaron cinco nuevas especies. Finalmente para la meseta, fueron reemplazadas 3 especies.

Cuadro 3. Especies presentes en etapas tardías y pioneras de la sucesión ecológica en el matorral espinoso tamaulipeco.

Geoforma	Estadio Ecológico	
	Etapas tardías	Etapas pioneras
Derramadero intermitente	<i>Celtis laevigata</i> Wild. <i>Celtis pallida</i> Torr. <i>Condalia hookeri</i> M. C. Johnst. <i>Diospyros texana</i> Scheele <i>Havardia pallens</i> (Benth.) Briton & Rose	<i>Amyris madrensis</i> S. Watson <i>Amyris texana</i> (Buckl.) P. Wilson <i>Bernardia myricaefolia</i> (Sheele) S. Watson <i>Celtis laevigata</i> Wild. <i>Celtis pallida</i> Torr. <i>Condalia hookeri</i> M. C. Johnst. <i>Cordia boissieri</i> A. DC. <i>Croton cortesianus</i> Kunth <i>Diospyros texana</i> Scheele <i>Ehretia anacua</i> (Mier y Berland) I. M. Johnst <i>Forestiera angustifolia</i> Torr. <i>Fraxinus greggi</i> A. Gray <i>Havardia pallens</i> (Benth.) Briton & Rose <i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc. <i>Prosopis laevigata</i> (Willd.) M. C. Johnst. <i>Randia laetevirens</i> Standl. <i>Sideroxylum langinosum</i> Michaux <i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.
Derramadero efimero	<i>Acacia rigidula</i> Benth. <i>Condalia hookeri</i> M. C. Johnst. <i>Cordia boissieri</i> A. DC. <i>Diospyros texana</i> Scheele <i>Eysenhardtia texana</i> Scheele <i>Forestiera angustifolia</i> Torr. <i>Havardia pallens</i> (Benth.) Briton & Rose	<i>Acacia rigidula</i> Benth. <i>Diospyros texana</i> Scheele <i>Acacia wrightii</i> Benth. <i>Amyris texana</i> (Buckl.) P. Wilson <i>Bernardia myricaefolia</i> (Sheele) S. Watson <i>Cordia boissieri</i> A. DC. <i>Croton cortesianus</i> Kunth <i>Eysenhardtia texana</i> Scheele <i>Forestiera angustifolia</i> Torr. <i>Havardia pallens</i> (Benth.) Briton & Rose <i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc. <i>Lycium berlandieri</i> Dun var. berlandieri <i>Mimosa malacophylla</i> A. Gray <i>Randia laetevirens</i> Standl. <i>Sideroxylum celastrinum</i> (Kunth) <i>Viguiera stenoloba</i> Blake
Valle	<i>Acacia rigidula</i> Benth. <i>Condalia hookeri</i> M. C. Johnst. <i>Diospyros texana</i> Scheele <i>Forestiera angustifolia</i> Torr. <i>Havardia pallens</i> (Benth.) Briton & Rose <i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	<i>Acacia rigidula</i> Benth. <i>Bernardia myricaefolia</i> (Sheele) S. Watson <i>Condalia hookeri</i> M. C. Johnst. <i>Croton cortesianus</i> Kunth <i>Diospyros texana</i> Scheele <i>Forestiera angustifolia</i> Torr. <i>Havardia pallens</i> (Benth.) Briton & Rose <i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc. <i>Sideroxylum langinosum</i> Michaux <i>Viguiera stenoloba</i> Blake <i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg. <i>Zapoteca media</i> (M. Martens & Galeotti) H. Hern.

Continuación cuadro II ...



Geoforma	Estadio Ecológico	
	Etapas tardías	Etapas pioneras
<i>Ladera</i>	<i>Acacia berlandieri</i> Benth <i>Acacia rigidula</i> Benth. <i>Cordia boissieri</i> A. DC. <i>Diospyros texana</i> Scheele <i>Eysenhardtia texana</i> Scheele <i>Forestiera angustifolia</i> Torr. <i>Helietta parvifolia</i> (Gray) Benth. <i>Leucophyllum frutescens</i> (Berl.) I. M. Johnst. <i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	<i>Eysenhardtia texana</i> Scheele <i>Acacia berlandieri</i> Benth <i>Acacia rigidula</i> Benth. <i>Cordia boissieri</i> A. DC. <i>Diospyros texana</i> Scheele <i>Gochnatia hypoleuca</i> DC. <i>Lantana macropoda</i> Torr. <i>Lippia graveolens</i> H. B. K. <i>Turnera diffusa</i> Willd. var <i>aphrodisiaca</i> (Ward) Urban <i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg. <i>Zapoteca media</i> (M. Martens & Galeotti) H. Hern.
<i>Meseta</i>	<i>Acacia berlandieri</i> Benth <i>Acacia rigidula</i> Benth. <i>Amyris madrensis</i> S. Watson <i>Bernardia myricaefolia</i> (Sheele) S. Watson <i>Cordia boissieri</i> A. DC. <i>Croton torreyanus</i> Muell. Arg. <i>Eysenhardtia texana</i> Scheele <i>Helietta parvifolia</i> (Gray) Benth. <i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc. <i>Leucophyllum frutescens</i> (Berl.) I. M. Johnst.	<i>Acacia rigidula</i> Benth. <i>Acacia berlandieri</i> Benth <i>Calliandra conferta</i> A. Gray <i>Cordia boissieri</i> A. DC. <i>Eysenhardtia texana</i> Scheele <i>Helietta parvifolia</i> (Gray) Benth. <i>Karwinskia humboldtiana</i> (R. & S.) Zucc. <i>Krameria lanceolata</i> Torr. <i>Leucophyllum frutescens</i> (Berl.) I. M. Johnst. <i>Turnera diffusa</i> Willd. var <i>aphrodisiaca</i> (Ward) Urban

Letras en color azul indican que son especies que se encuentran en etapas pioneras y tardías; letras en rojo indican que son especies excluidas en etapas pioneras y letras en negro son las especies establecidas en las etapas pioneras que no aparecen en las etapas tardías.

El reclutamiento de las nuevas especies obedece a que se encuentran semillas en el suelo y además existen las condiciones de luz, nutrientes y agua adecuados para un sin número de individuos (Siemann y Rogers, 2003). Estas condiciones propician una alta densidad de individuos y de especies en ambientes productivos (Herny *et al.*, 2004). Las especies reclutadas no pueden competir con las especies originales porque al crecer los individuos de las especies hospederas en dimensiones se eliminan o reducen algunos factores ambientales adecuados para el establecimiento de las especies reclutadas (Smith y Knapp, 2003).

La falta de la presencia de especies pioneras en algunos sitios obedece a la falta de germoplasma o de condiciones ambientales adecuadas para su

establecimiento. Si sucede lo segundo, entonces estas especies son secundarias de la sucesión y requieren de ciertas condiciones para su establecimiento.

La riqueza de especies en etapas pioneras mantiene una proporcionalidad con la riqueza de especies en estadios tardíos en los sitios menos productivos pero cambia notoriamente para sitios más productivos (Figura 2).

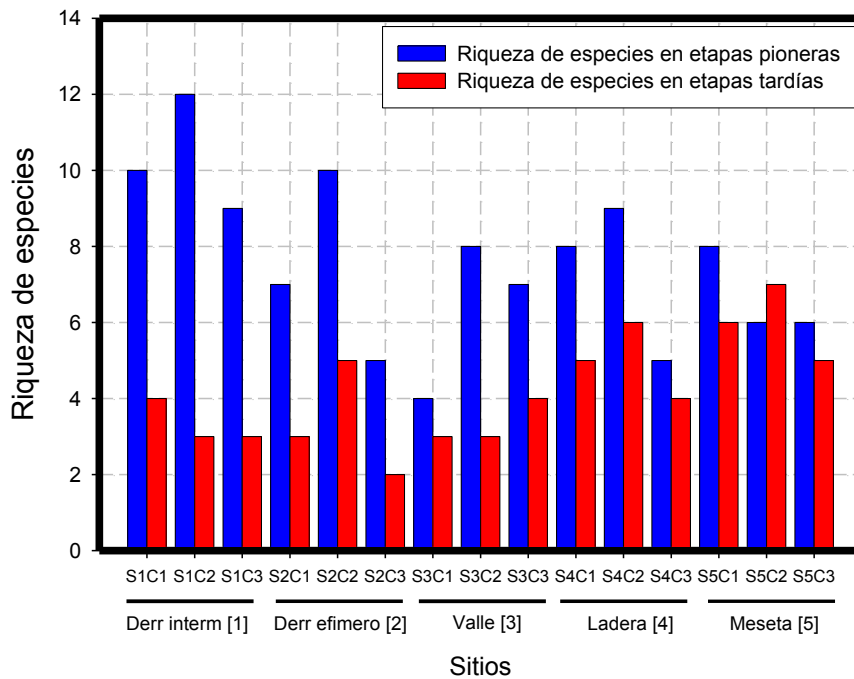


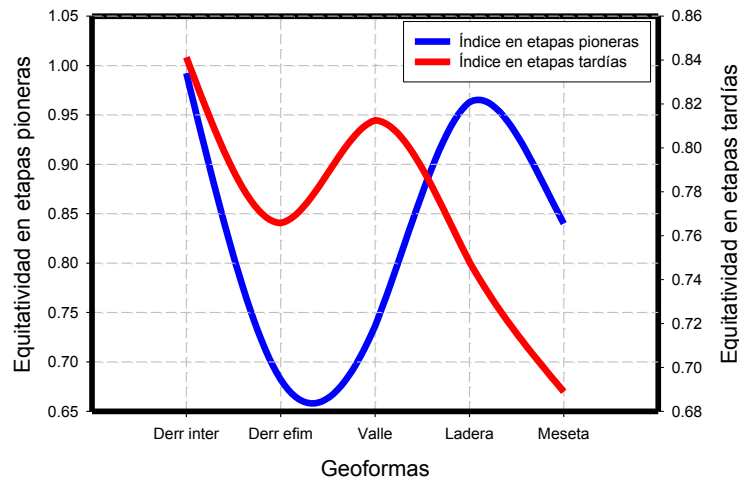
Figura 2. Número de especies establecidas en cada una de las parcelas en dos diferentes etapas serales (Derr inter=derramadero intermitente, Derr efímero=derramadero efímero).

Es importante señalar que se encontraron antes y después de la corta especies que se clasifican como especies de vida larga sucesionalmente hablando (*todas las especies en azul*), como resultado de la capacidad ambiental y del suelo al mantener las condiciones adecuadas o al estar adaptadas a ambas condiciones de disponibilidad de recursos. Algunas de

estas especies poseen también la adaptabilidad a condiciones de productividad con bastante rango de variación espacial (*Diospyros texana*). Esta es una especie con característica de hoja ancha, clasificada como de sitios méxico. Tal vez por su facilidad de explotar grandes volúmenes de suelo, su adaptación a sequías y posiblemente su capacidad de proveerse de su propio recurso hidrológico vía escurrimiento fustal (stemflow) se desarrolle adecuadamente en casi todo el gradiente de productividad (Návar y Bryan, 1990; González *et al.*, 1996). Otras especies como *Celtis pallida* y *C. laevigata* se encuentran restringidas exclusivamente a condiciones de alta productividad y aparecen en las etapas secundarias de la sucesión. Casi todas las especies encontradas en las etapas tardías en la meseta se encontraron en las etapas pioneras en los sitios altamente productivos pero no se observan en estos mismos sitios en las etapas tardías. Es decir, estas especies colonizan bien sitios abiertos pero pierden la competencia rápidamente y desaparecen a medida que los individuos de otras especies aprovechan el sitio más exitosamente (Grime, 1973).

En las etapas tardías, los índices de diversidad mostraron una diferencia altamente significativa ( $p < 0.001$ ), siendo estadísticamente mayores en los sitios menos productivos (mesetas y laderas) en contraste con los sitios altamente productivos (derramaderos). Por el contrario, en las etapas pioneras, los índices de diversidad fueron estadísticamente mayores en los sitios altamente productivos (derramaderos) en contraste con los sitios de baja productividad (mesetas y laderas). La dominancia en abundancia de algunas especies en ambos casos origina la diferencia estadísticamente significativa y el movimiento de la tendencia en tiempo es causado por la alta exclusión de especies y el equilibrio alcanzado en sitios altamente productivos.

El índice de equitatividad de Shannon- Wiener por el contrario es mayor en las etapas tardías que en las etapas pioneras para sitios altamente productivos (Mulder *et al.*, 2004) y este se reduce a medida que el gradiente de menor productividad avanza (Figura 3). Es decir, la equitatividad es menor en los sitios menos productivos en las etapas tardías. La equitatividad es menor, menos variable y sin tendencia con el gradiente de productividad en las etapas pioneras de la sucesión. El aumento de la equitatividad en etapas serales obedece a la pérdida de especies y al equilibrio alcanzado entre las especies remanentes en sistemas altamente productivos, mientras que en sitios de baja productividad, la pérdida de equitatividad se acentúa a medida que avanza la sucesión.



### Índice de Shanon-Wiener

Figura 3. Equitatividad de las especies en el matorral espinoso tamaulipeco en dos diferentes estadios ecológicos.

Los índices de riqueza específica de Margaleff y Menhinick en etapas primarias muestran que la diversidad aumenta a partir de ambientes de baja productividad (meseta) a sitios de alta productividad (derramaderos). En estadios tardíos la diversidad se incrementa de los derramaderos hacia la

meseta (Figura 4), indicando que la diversidad se mueve en direcciones opuestas cuando avanza la sucesión. Esta tendencia particular muestra que la competencia inter específica se presenta en mayor grado en ambientes altamente productivos originando la mortandad de especies. Al avanzar la sucesión en dichos ambientes, se alcanza un punto de equilibrio con las especies que se encuentran en un gradiente de productividad menor, hasta llegar a los ambientes más áridos, donde se mantiene la misma riqueza desde las etapas pioneras.

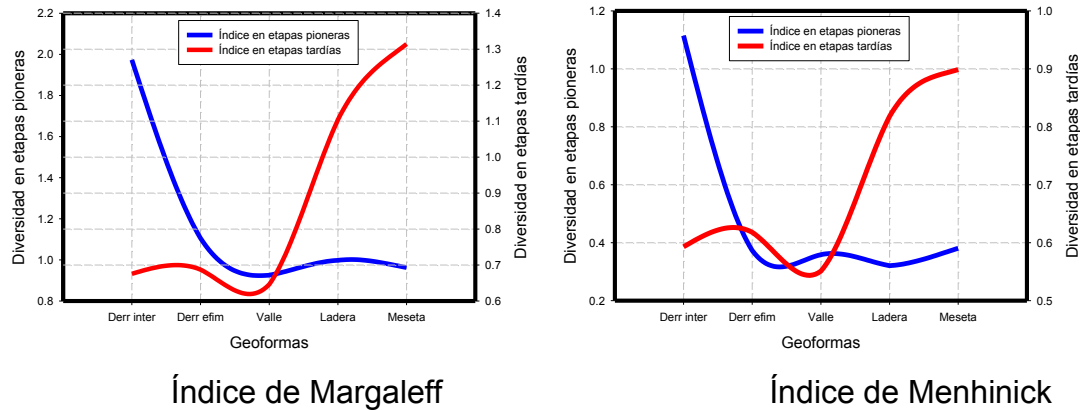


Figura 4. Sensibilidad de los índices de riqueza específica para el matorral espinoso tamaulipeco en dos diferentes estadios ecológicos.

El índice de dominancia de Berger-Parker y Simpson resalta notoriamente que los valores de mayor importancia se encuentran en los sitios de alta productividad y disminuye hasta llegar a los ambientes de baja productividad durante las fases primarias (Figura 5). Al llegar la comunidad a etapas tardías, los sitios con mayor dominancia ocurren en ambientes de baja productividad (laderas y mesetas) mientras que la dominancia permanece casi constante en los sitios menos productivos. Los cambios en la dominancia con el gradiente de productividad se dan posiblemente por la competencia en las primeras etapas, donde la dominancia de algunas cuantas especies en relación con el total es notoria. En las etapas secundarias de la sucesión las

especies presentes alcanzan una estabilidad notoria lo que se traduce en una menor dominancia. En ambientes menos productivos, la riqueza de especies y el número de individuos permanece aproximadamente constante por el reemplazo de especies excluidas y por consiguiente la dominancia permanece constante.

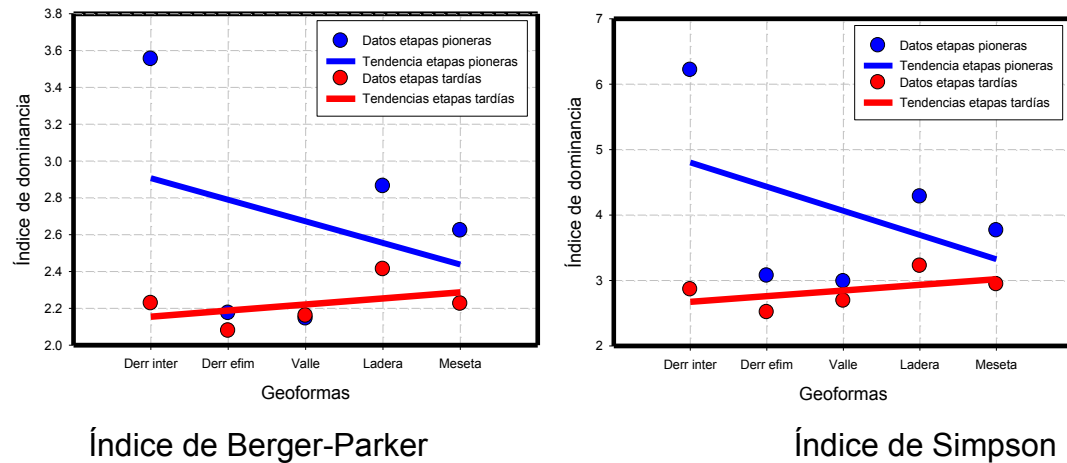


Figura 5. Sensibilidad de los índices de dominancia para el matorral espinoso tamaulipeco en dos diferentes estadios ecológicos.

El índice más sensible para detectar el reemplazamiento de especies en la comunidad en las diferentes fases serales es el de Sorensen, con un índice promedio ( $\pm$  intervalo de confianza) de,  $\bar{x}=0.62 (\pm=0.05)$  para etapas pioneras y  $\bar{x}=0.57 (\pm=0.06)$  en etapas tardías (Anexo 1). La presencia de especies comunes en el gradiente de productividad es notorio en las etapas tardías y no tanto en las etapas primarias. Cuando los individuos se encuentran colonizando el gradiente, los recursos disponibles son abundantes y permite la presencia de especies más selectivas a sitios ocupando porciones específicas del gradiente de productividad. A medida que los individuos crecen en dimensiones, los recursos disponibles permanecen constantes pero las necesidades aumentan y esto ocasiona

mortalidad de especies adaptadas a condiciones de alta disponibilidad de recursos.

Los modelos de diversidad y abundancia ajustados a la estructura de la comunidad para cada una de las parcelas en el gradiente productivo para las etapas pioneras y tardías se presenta en el Cuadro 4. Se observa para las etapas pioneras que el modelo de la Serie Geométrica no describe adecuadamente esta estructura en contraste con el resto de los modelos. Esta explicación se justifica por la aparición de un número promedio mínimo de 12 especies para sitios menos productivos y hasta 17 en ambientes altamente productivos. Esta estructura diverge de la estructura predicha por el modelo de la Serie Geométrica. La exclusión de especies en ambientes productivos origina el ajuste de la Serie Geométrica en una forma similar al ajuste del resto de los modelos.

Cuadro 4. Modelos de diversidad y abundancia ajustados a la estructura de la comunidad para cada una de las parcelas en un gradiente de productividad.

Escala a nivel de pasiaje	Parcela	Modelos de abundancia								
		Barra Rota		Serie Log		Log Normal		Serie Geom		
		Pion	Tard	Pion	Tard	Pion	Tard	Pion	Tard	
Derramadero intermitente	[1]	1	0	0	1	0	1	0	0	0
		2	0	0	0	1	0	1	1	0
		3	0	0	0	0	0	0	0	0
Derramadero efímero	[2]	1	1	0	0	0	0	0	1	0
		2	1	0	1	0	0	0	1	0
		3	1	0	1	0	0	1	1	0
Valle	[3]	1	0	0	0	0	0	0	1	0
		2	1	0	1	0	1	1	1	0
		3	0	0	0	0	0	1	1	0
Ladera	[4]	1	1	0	0	0	0	1	1	1
		2	0	0	0	0	0	1	1	0
		3	0	0	0	0	1	0	1	0
Meseta	[5]	1	1	1	0	0	0	0	1	1
		2	0	0	0	0	0	1	1	0
		3	0	0	1	0	1	0	0	0
Prueba de hipótesis	<i>H<sub>0</sub></i>		9	14	10	14	11	8	3	13

Los modelos de diversidad y abundancia ajustados a la estructura de la comunidad para cada una de las geoformas en el gradiente productivo para las etapas pioneras y tardías se presenta en el Cuadro 5. Se observa que el ajuste de los modelos de diversidad y abundancia no predicen

adecuadamente la estructura de la comunidad para ninguna de las etapas tempranas o tardías de la sucesión. Esto obedece a la agregación de especies y de individuos por grupos de diferentes hábitos productivos lo que origina una estructura grupal.

Cuadro 5. Modelos de diversidad y abundancia ajustados a las geoformas en un gradiente de productividad.

Escala a nivel de pasaje		Modelos de abundancia							
		Barra Rota		Serie Log		Log Normal		Serie Geom	
		Pion	Tard	Pion	Tard	Pion	Tard	Pion	Tard
Derramadero intermitente	[1]	0	0	0	0	1	0	1	0
Derramadero efímero	[2]	1	0	0	0	1	0	1	0
Valle	[3]	1	0	0	0	1	0	1	0
Ladera	[4]	1	0	0	0	1	0	1	0
Meseta	[5]	1	1	0	0	1	0	1	0
Prueba de hipótesis	<i>H<sub>0</sub></i>	1	4	5	5	0	5	0	5

En etapas pioneras, la vegetación se agrupan claramente en ambientes de mayor productividad en derramaderos intermitentes y efímeros ( $r^2=0.11$ ) (grupo1). Por el contrario, ambientes de baja productividad aglomeran sitios de laderas y mesetas ( $r^2=0.12$ ) (grupo 2). A pesar que se diferencian bien estos dos grupos, se observa que en los extremos los sitios ubicados en valles parece presentar cierto grado de plasticidad ambiental, al encontrarse individuos bajo diferentes niveles productivos (Figura 6).



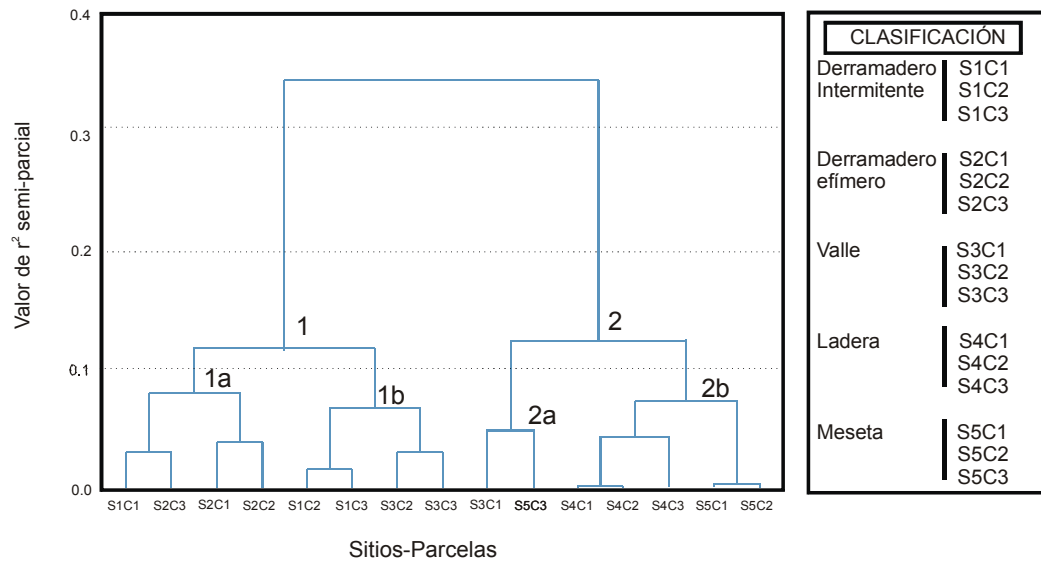


Figura 6. Análisis de conglomerados en función de un gradiente de productividad en etapas primarias de la sucesión.

La clasificación de la vegetación en etapas tardías presenta una tendencia de los derramaderos hacia las mesetas en función de un gradiente de productividad ( $r^2=0.69$ ) (Figura 7). Se observa dos grupos diferenciados por niveles de productividad ( $r^2=0.34$ ). El grupo 1 caracterizado por presentar sitios de mayor productividad en el gradiente y el grupo 2, ordenando por sitios con menor productividad. Sin embargo, dentro de este grupo, se observa que son similares los sitios en derramaderos efímeros y valles ( $r^2=0.15$ ), donde esta última geoforma parece caracterizarse como un ambiente de transición hacia los sitios de mayor aridez (laderas y mesetas,  $r^2=0.23$ ), las cuales se agrupan las especies por afinidad ambiental.

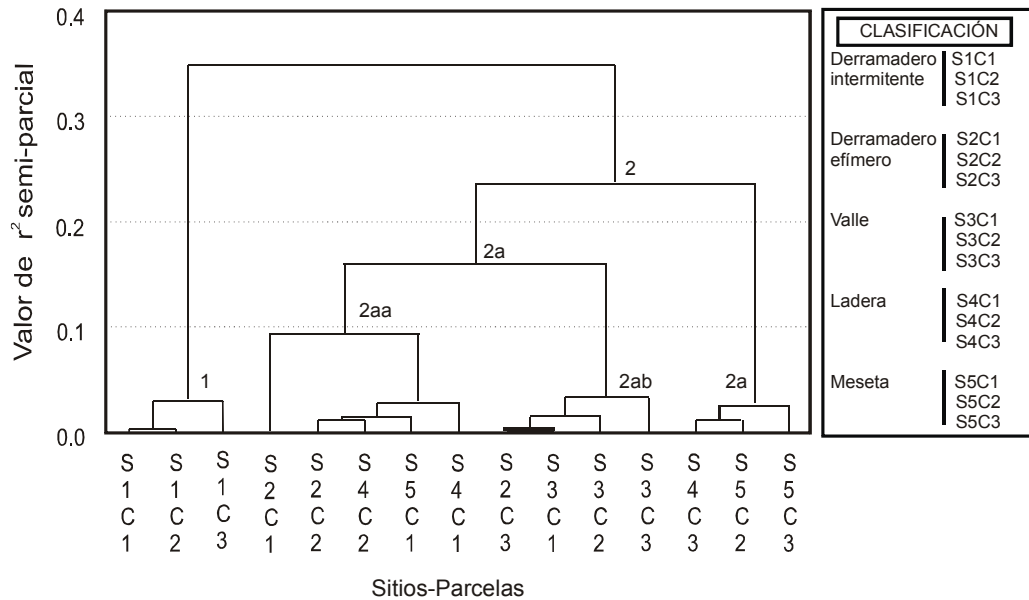


Figura 7. Análisis de conglomerados en función de un gradiente de productividad en etapas tardías de la sucesión.

Las tendencias en la agrupación de los individuos presentes en etapas primarias como tardías obedecen a un gradiente productivo, el cual cambia en tiempo. En etapas pioneras se puede encontrar especies oportunistas en todo el gradiente, además de aquellas que se encontraban originalmente por la alta disponibilidad de los recursos. Cuando se llega a estadios de mayor estabilidad, los procesos de competencia y mortandad solo dejan aquellas especies que se adaptan mejor a condiciones de restricciones y sequía, las cuales se distribuyen en el gradiente (Wiersma y Urban, 2004).

### CONCLUSIONES

La diferenciación en la riqueza específica es mayor en ambientes altamente productivos (derramaderos) y es mínima cuando aumenta el grado de aridez ambiental en el ambiente o en sitios de baja productividad (meseta). Sitios de mayor productividad la mortandad de especies es atribuible a la competencia

inter específica. La estabilidad en diversidad en sitios de menor productividad se debe posiblemente a la similitud en los ritmos de crecimiento entre especies y están mejor adaptadas a las restricciones ambientales.

El reclutamiento de las nuevas especies obedece a que se encuentran semillas en el suelo y la capacidad de rebrotar, además existen las condiciones de luz, nutrientes y agua adecuados, propiciando una alta densidad de individuos y de especies en ambientes productivos. Las especies reclutadas no pueden competir con las especies originales porque al crecer los individuos de las especies hospederas en dimensiones se eliminan o reducen algunos factores ambientales adecuados para el establecimiento de las especies reclutadas

La riqueza de especies en etapas pioneras mantiene una proporcionalidad con la riqueza de especies en estadios tardíos en los sitios menos productivos pero cambia notoriamente para sitios más productivos.

Se encontraron antes y después de la corta especies de vida larga, debido a su capacidad de adaptación para explotar los recursos bajo un ambiente de restricciones.

En las etapas tardías, los índices de diversidad mostraron una diferencia altamente significativa, siendo estadísticamente mayores en los sitios menos productivos (mesetas y laderas) en contraste con los sitios altamente productivos (derramaderos). Etapas pioneras, los índices de diversidad fueron estadísticamente mayores en los sitios altamente productivos (derramaderos) en contraste con los sitios de baja productividad (mesetas y laderas). La dominancia en abundancia de algunas especies en ambos casos origina la diferencia estadísticamente significativa y el movimiento de la

tendencia en tiempo es causado por la alta exclusión de especies y el equilibrio alcanzado en sitios altamente productivos.

El índice de equitatividad de Shannon- Wiener es mayor en etapas tardías que en las etapas pioneras para sitios altamente productivos y se reduce a medida que el gradiente de menor productividad avanza.

Los índices de riqueza específica Margaleff y Menhinick la diversidad aumenta a partir de ambientes de baja productividad (meseta) a sitios de alta productividad (derramaderos) en etapas pioneras. En fases tardías la diversidad se incrementa de los derramaderos hacia la meseta, indicando que la diversidad se mueve en direcciones opuestas cuando avanza la sucesión.

El índice de dominancia de Berger-Parker y Simpson resalta los valores de mayor importancia en sitios de alta productividad y disminuye hasta llegar a los ambientes de baja productividad en las etapas primarias. Al llegar la comunidad a etapas tardías, los sitios con mayor dominancia ocurren en ambientes de baja productividad (laderas y mesetas) mientras que la dominancia permanece casi constante en los sitios menos productivos.

El índice más sensible para detectar el reemplazamiento de especies en la comunidad en las diferentes fases serales es el de Sorensen. La presencia de especies comunes en el gradiente de productividad es notorio en las etapas tardías y no tanto en las etapas primarias.

En etapas pioneras, el modelo Serie Geométrica no describe adecuadamente la estructura de la comunidad para cada una de las parcelas en el gradiente productivo en contraste con el resto de los modelos. El ajuste de los modelos

para cada una de las geoformas no predice adecuadamente la estructura de la comunidad para ninguna de las etapas tempranas o tardías de la sucesión.

Las tendencias en la agrupación de las especies presentes en etapas primarias como tardías obedecen a un gradiente productivo, el cual cambia en tiempo. En etapas pioneras se encuentran especies oportunistas en todo el gradiente, además de aquellas que se encontraban originalmente por la alta disponibilidad de los recursos. Cuando se llega a estadios de mayor estabilidad, los procesos de competencia y mortandad solo dejan aquellas especies que se adaptan mejor a condiciones de restricciones y sequía, las cuales se distribuyen en el gradiente.

**LITERATURA CITADA**

- Alados, C. L., Y. Pueyo, M. L. Giner, T. Navarro, J. Escos, F. Barroso, B. Cabezudo y J. M. Emlen.** 2003. Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecological modeling*. 163, 1-17 pp.
- Barbour, M. G., J. H. Burk y W. D. Pitts.** 1987. Terrestrial plant ecology. Second edition. The Benjamin/Cummings Publishing Company, I. Menlo Park, CA, USA. 230-264 pp.
- Barton, B. D., L. Merino-Pérez, P. Negreros-Castillo, G. Segura-Warnholtz, J. M. Torres-Rojo y H. M. F. Vester.** 2003. Mexico's community managed forest as a global model for sustainable landscape. *Conservation biology*. 17 (3) 672-677 pp.
- Bölter, M. y M. Meyer.** 1986. Structuring of ecological data set by methods of correlation and cluster analysis. *Ecological modeling*. 32, 1-13 pp.
- Borrayo, L. R.** 2002. Sustentabilidad y desarrollo económico. McGraw-Hill. México. 21-93 pp.
- Brower, E. J, J. H. Zar y C. N. Von Ende.** 1990. Field and Laboratory methods for general ecology. 3 edition. Wm.C.Brown Publisher. Dubuque, IA, USA. 172-177 p.
- Daubenmire, F. R.** 1999. Ecología vegetal: Tratado de autoecología de plantas. Limusa. México, D. F. 425-447 pp.

- Deutschman, D. H.** 2001. Design and analysis of biodiversity field experiments. *Ecological Research* 16 (5), 833-843 pp.
- Estrada, C. E., C. M. Yen, A. S. Delgado, J. A. Q. Villareal.** 2004. Leguminosas del centro del estado de Nuevo León, México. *Serie Botanica*. 75 (1) 73-85 pp.
- Estrada, C. E., J. A. Q. Villareal y E. Jurado.** 2005. Leguminosas del norte del estado de Nuevo León, México. *Acta Botánica Mexicana*. (73) 1-18 pp.
- Ezcurra, E., M. Equihua, B. Kohlmann y S. Sánchez-Colón.** 1984. Métodos cuantitativos en la biogeografía. Instituto de Ecología, A. C. México. 13-36 pp.
- García, J. F. y Jurado, E.** 2003. Influence of plant cover on germination in matorral in northeastern Mexico. *Forest Ecology and Management*. (177) 11-16 pp.
- Granados, D. S. y R., G. F. López.** 2000. Sucesión ecológica: Dinámica del ecosistema. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 13-197 pp.
- Grime, J. P.** 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344–347 p.

- Grime, J. P.** 1982. Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Editorial Limusa. México. 207-218 pp.
- Henry, H. M., H. Stevens, D. E. Bunker, S. A. Schnitzer y W. P. Carson.** Establishment limitation reduces species recruitment and species richness as soil resources rise. *Journal of Ecology* 92, 339-347 pp.
- Jurado, E. O. Aguirre, J. Flores, J. Navar, H. Villalón y D. Wester.** 2000. Gemiantion in Tamaulipan thornscrub of north-eastern. *Journal of Arid Environments*. (46) 413-424 pp.
- Jurado, E. y N., Reid.** 1989. Influencia de los factores edáficos, topográficos y perturbación sobre el matorral espinoso tamaulipeco en Linares, Nuevo León. Reporte científico N° 10. Facultad de Ciencias Forestales, UANL. Linares, N. L. 35 p.
- Jurado, E., E. Estrada y A. Moles.** 2001a. Characterizing plant attributes with particular emphasis on seed in Tamaulipan thornscrub en semi-arid Mexico. *Journal of Arid Environments*. (48) 309-321 pp.
- Jurado, E., J. Navar, H. Villalón y m. Pando.** 2001b. Germiantion associated with season and sunligth for Tamaulipan thornscrub plants in north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments*. (49) 833-841 pp.



- Krebs, J. C.** 2000. Ecología: Estudio de la distribución y abundancia. Segunda edición. Traducido por: Jorge Blanco Correa. Oxford University Press. 473-494 pp.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg.** 2002. Aims and methods of vegetation ecology. The Blackburn press. USA. 370-408 pp.
- Mulder, C. P. H., E. Bazeley-White, P. G. Dimitrakopoulos, H. A. Scherer-Lorenzen, M. y B. Schmid.** 2004. Species evenness and productivity in experimental plant communities. *Oikos* 107 (1), 50-63.
- Návar, J. y R. Bryan.** 1990. Interception loss and rainfall redistribution by three semi-arid growing shrubs in northeastern México. *Journal of Hydrology* 115: 51-63.
- Návar, J., Cavazos, T. y Domínguez, P. A.** 1994. Los balances hidrológicos mensuales con tres probabilidades del estado de Nuevo León. *En: C. Pola S., J.A. Ramírez F., M.M. Rangel, & I. Navarro-L. (Eds) Actas Fac. Ciencias de la Tierra UANL Linares.* 8: 71-82 pp.
- Návar, J., E. Méndez, A. Nájera, J. Graciano, V. Dale y B. Parresol.** 2004. Biomass equations for shrub species of Tamaulipas Thornscrub of North-esatern Mexico. *Journal of Arid Environment* 59: 657-674.
- Návar, J., J. Nájera y E. Jurado.** 2001. Preliminary estimates of biomass growth in the Tamaulipan thornscrub in north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments.* 47: 281-290.

- Navar, J., M. González-Elizondo y E. Estrada.** 2005. Leaf biomass productivity and its relationship to diversity in the Tamaulipas thornscrub of northeastern Mexico. *Southwestern Naturalist*.
- Petchey, O. L.** 2004. On the statistical significance of functional diversity effects. *Functional Ecology* 18 (3), 297-303 pp.
- Petchey, O. L., T. J. Casey, M. Lin, P. Timon y P. Jennifer.** 2002. Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos* 99 (2), 231-240 pp.
- Rajaniemi, T. K.** 2003. Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos* 101 (3), 449-457 pp.
- Romero, F. G.** 1999. Caracterización ecológica y definición de esquemas de muestreo en el matorral espinoso tamaulipeco del nordeste de México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Forestales, UANL. 72 p.
- Rosenzweig, M. L., W. R. Turner, J. G. Cox y T. H. Ricketts.** 2003. Estimating diversity in a biogeographical province. *Conservation biology*. 17 (3) 864-874 pp.
- SAS.** 1985. User's guide: basics, Version 5 Edition. Cary, NC: SAS Institute Inc. 1290 p.

- Siemann, E. y W. E. Rogers.** 2003. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology* 91 (6), 923-931 pp.
- Smith, L. R. y T. M. Smith.** 2004. Ecología. Traducido por Francesc Mezquita y Eduardo Aparici. Pearson Educación, S. A. Madrid, España. 324-336 pp.
- Smith, M. D. y A. K. Knapp.** 2003. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters* 6 (6), 509-517 pp.
- Waide R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday y R. Parmenter.** 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 257-300 pp.
- White, B.** 2005. A economic analysis of ecological monitoring. *Ecological modeling.* 189, 241-250 pp.
- Wiersman, Y. E y D. L. Urban.** 2004. Beta diversity and nature reserve system design in the Yukon, Canada. *Conservation biology.* 19 (4) 1262-1272 pp.
- Woerner, M.** 1991. Los suelos bajo vegetación de matorral del nordeste de México, descritos a través de ejemplos en el campus universitario de la UANL, Linares, N. L. Reporte científico Num. 22. Facultad de Ciencias Forestales. 115 p.

**APÉNDICE I.** Matrices de disimilitud para los índices de Jaccard y Sorensen en dos diferentes etapas sucesionales.

**Índice de Sorensen - Etapas pioneras -**

		Derr inter			Derr efim			Valle			Ladera			Meseta		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Derr inter	1	<b>0</b>														
	2	0.55	<b>0</b>													
	3	0.68	0.33	<b>0</b>												
Derr efim	1	0.65	0.47	0.63	<b>0</b>											
	2	0.80	0.82	0.68	0.53	<b>0</b>										
	3	0.47	0.53	0.57	0.50	0.60	<b>0</b>									
Valle	1	0.86	0.75	0.54	0.64	0.57	0.78	<b>0</b>								
	2	0.67	0.40	0.65	0.87	0.56	0.85	0.50	<b>0</b>							
	3	0.76	0.58	0.63	0.71	0.65	0.67	0.64	0.47	<b>0</b>						
Ladera	1	0.89	0.70	0.88	0.73	0.67	0.85	0.83	0.75	0.33	<b>0</b>					
	2	0.89	0.81	1.0	0.75	0.79	1.0	0.85	0.76	0.63	0.06	<b>0</b>				
	3	1.0	1.0	1.0	0.83	0.73	1.0	0.78	0.85	0.67	0.54	0.43	<b>0</b>			
Meseta	1	1.0	0.90	0.88	0.73	0.67	1.0	0.67	0.75	0.87	0.50	0.53	0.54	<b>0</b>		
	2	1.0	0.89	0.87	0.69	0.75	1.0	0.60	0.71	0.85	0.57	0.60	0.45	0.14	<b>0</b>	
	3	1.0	1.0	0.87	0.85	0.63	1.0	0.60	0.71	0.85	0.57	0.60	0.64	1.0	0.33	<b>0</b>

**Índice de Jaccard - Etapas pioneras -**

		Derr inter			Derr efim			Valle			Ladera			Meseta		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Derr inter	1	<b>0</b>														
	2	0.77	<b>0</b>													
	3	0.84	0.67	<b>0</b>												
Derr efim	1	0.82	0.74	0.81	<b>0</b>											
	2	0.90	0.91	0.84	0.76	<b>0</b>										
	3	0.73	0.76	0.79	0.75	0.80	<b>0</b>									
Valle	1	0.93	0.88	0.77	0.82	0.79	0.89	<b>0</b>								
	2	0.83	0.70	0.82	0.93	0.78	0.92	0.75	<b>0</b>							
	3	0.88	0.79	0.81	0.86	0.82	0.83	0.82	0.73	<b>0</b>						
Ladera	1	0.94	0.85	0.94	0.87	0.83	0.92	0.92	0.88	0.67	<b>0</b>					
	2	0.95	0.90	1.0	0.88	0.89	1.0	0.92	0.88	0.81	0.53	<b>0</b>				
	3	1.0	1.0	1.0	0.92	0.87	1.0	0.89	0.92	0.83	0.77	0.71	<b>0</b>			
Meseta	1	1.0	0.95	0.94	0.87	0.83	1.0	0.83	0.88	0.93	0.75	0.76	0.77	<b>0</b>		
	2	1.0	0.94	0.93	0.85	0.88	1.0	0.80	0.86	0.92	0.79	0.80	0.73	0.57	<b>0</b>	
	3	1.0	1.0	0.93	0.92	0.81	1.0	0.80	0.86	0.92	0.79	0.80	0.82	0.64	0.67	<b>0</b>

**Índice de Sorensen - Etapas tardías -**

		Derr inter			Derr efim			Valle			Ladera			Meseta		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Derr inter	1	<b>0</b>														
	2	0.14	<b>0</b>													
	3	0.43	0.33	<b>0</b>												
Derr efim	1	0.71	0.67	0.67	<b>0</b>											
	2	0.78	0.50	0.75	0.50	<b>0</b>										
	3	0.67	0.60	1.00	0.60	0.43	<b>0</b>									
Valle	1	0.71	0.67	1.00	0.67	0.50	0.00	<b>0</b>								
	2	0.71	0.67	0.67	0.33	0.50	0.20	0.33	<b>0</b>							
	3	0.50	0.43	0.71	1.00	0.33	0.33	0.43	0.43	<b>0</b>						
Ladera	1	1.00	1.00	0.75	0.75	0.40	0.71	0.75	0.75	0.56	<b>0</b>					
	2	0.80	1.00	0.78	0.78	0.27	0.75	0.56	0.78	0.40	0.27	<b>0</b>				
	3	1.00	1.00	1.00	1.00	0.56	0.67	0.71	0.71	0.75	0.56	0.60	<b>0</b>			
Meseta	1	0.80	0.78	1.00	0.56	0.27	0.50	0.56	0.56	0.60	0.45	0.33	0.60	<b>0</b>		
	2	1.00	1.00	1.00	1.00	0.67	0.78	0.80	0.80	0.82	0.50	0.54	0.27	0.54	<b>0</b>	
	3	1.00	1.00	1.00	1.00	0.60	0.71	0.75	0.75	0.78	0.60	0.64	0.33	0.64	0.40	<b>0</b>

**Índice de Jacard - Etapas tardías -**

		Derr inter			Derr efim			Valle			Ladera			Meseta		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Derr inter	1	<b>0</b>														
	2	0.57	<b>0</b>													
	3	0.71	0.93	<b>0</b>												
Derr efim	1	0.86	0.95	0.83	<b>0</b>											
	2	0.89	0.98	0.88	0.75	<b>0</b>										
	3	0.83	0.98	1.0	0.80	0.71	<b>0</b>									
Valle	1	0.86	0.97	1.0	0.83	0.75	0.40	<b>0</b>								
	2	0.86	0.98	0.83	0.67	0.75	0.60	0.67	<b>0</b>							
	3	0.75	0.98	0.86	1.0	0.67	0.67	0.71	0.71	<b>0</b>						
Ladera	1	1.0	0.97	0.88	0.88	0.70	0.86	0.88	0.88	0.78	<b>0</b>					
	2	0.90	1.0	0.89	0.89	0.64	0.88	0.78	0.89	0.70	0.64	<b>0</b>				
	3	1.0	0.99	1.0	1.0	0.78	0.83	0.86	0.86	0.88	0.78	0.80	<b>0</b>			
Meseta	1	0.90	1.0	1.0	0.78	0.64	0.75	0.78	0.78	0.80	0.73	0.67	0.80	<b>0</b>		
	2	1.0	0.99	1.0	1.0	0.83	0.89	0.90	0.90	0.91	0.75	0.77	0.64	0.77	<b>0</b>	
	3	1.0	1.0	1.0	1.0	0.80	0.86	0.88	0.88	0.89	0.80	0.82	0.67	0.82	0.70	<b>0</b>