



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVERSIDAD, PRODUCTIVIDAD Y
HETEROGENEIDAD AMBIENTAL EN UN
BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

EFRAÍN AGUIRRE CORTÉS



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTORA DE TESIS: DRA PATRICIA BALVANERA LEVY





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



FACULTAD DE CIENCIAS
REGIONES ESTADIALES



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Diversidad, productividad y heterogeneidad ambiental en un bosque tropical caducifolio.

realizado por Efraín Aguirre Cortés

con número de cuenta 9123635-5 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dra. Patricia Balvanera Levy

Propietario

Dr. Jorge Arturo Meavé del Castillo

Propietario

Dra. Elva Guadalupe Escobar Briones

Elva Escobar-Briones

Suplente

Dr. Francisco Javier Alvarez Sánchez

Suplente

Dr. Carlos Martorell Delgado

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

A mis padres.

Conmemorando tres décadas de absoluta lealtad...

INDICE

INDICE	I
PREFACIO	II
RESUMEN	1
INTRODUCCION	3
HIPÓTESIS	9
METODOS	
<u>Sitio de Estudio</u>	11
Protocolo de toma de datos	12
<i>Ubicación espacial de los transectos</i>	12
<i>Características de los cuadros y transectos</i>	12
<i>Datos de composición de especies</i>	14
<i>Datos ambientales</i>	14
<u>Estimadores de la heterogeneidad ambiental y de la productividad</u>	
<i>Estimador de la heterogeneidad ambiental</i>	15
<i>Estimador de la productividad</i>	16
<u>Estimadores de la diversidad</u>	
<i>Estimadores de diversidad seleccionados</i>	18
<i>Cálculo de los Índices</i>	20
<u>Análisis de datos</u>	23
RESULTADOS	
<u>Variables ambientales</u>	26
<u>Estimadores de diversidad</u>	27
<u>Respuesta de la diversidad a la heterogeneidad ambiental, la productividad y a sus interacciones para distintos tamaños de cuadro</u>	34
DISCUSIÓN	44
CONCLUSIONES	50
REFERENCIAS	51
AGRADECIMIENTOS	58

PREFACIO

En la primavera de 1992 me acerqué por primera vez al conocimiento de los sistemas naturales de México. En aquella ocasión, como parte de mi formación preuniversitaria, visite la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Durante unos días, un grupo de jóvenes estudiantes y de entusiastas profesores del bachillerato Universitario no dejamos de maravillarnos con el sonido eterno de insectos y aves, con el movimiento de las copas de los árboles donde se mecían monos aulladores, por la cantidad de colores que el mismo verde de la selva ofrecía ante nuestros atónitos ojos. A partir de ese momento comencé a pensar que quizás mi vida entera pudiera ligarse a despertar entre la neblina de los montes siempre verdes y a caminar horas de días enteros entre veredas que poco a poco son tan familiares como los pasillos de una casa.

Pocos meses después a mi primer acercamiento con una selva tropical, regresé voluntariamente, junto con un amigo, a aquel fantástico lugar. Nuestra motivación fue realizar algún modesto proyecto que nos integrara al conocimiento formal de un sistema tan enigmático como la selva alta. La idea se concretó contando con el apoyo de gente maravillosa que respaldó esa aventura. Al cabo de unos días más en la Estación, así como de horas de intenso trabajo en Ciudad Universitaria, logramos presentar en el verano de aquel 1992 un video de difusión que intentó compartir mucha de nuestra fascinación por la selva.

Al año siguiente, aún como estudiante del bachillerato universitario, tuve la fortuna de participar en un crucero oceanográfico a bordo de "El Puma". En aquella travesía conocimos el trabajo que los estudiosos de los sistemas costeros y marinos realizan tanto en alta mar como en tierra. Uno de los aspectos más enriquecedores de ese viaje por el Golfo de California fue la interacción con proyectos de otros países que usan tecnología denominada de punta, lo cual además de asombrarnos nos mostró la capacidad humana para acercarnos a sistemas tan complejos y lejanos como los fondos del mar.

Tiempo después, en un intenso trabajo de difusión respecto a aquellos primeros trabajos y contactos con quienes hacen ciencia en nuestro país, me encontraba ante la decisión que me acompañara por siempre: cursar Biología en la Universidad Nacional. A finales de 1993, en las aulas de la Facultad de Ciencias, muchas dudas recorrían mi mente al encontrarme ante problemas respecto a las matemáticas y la física. Como muchos de mis compañeros y quizás de quienes cursan una carrera como la nuestra, las dudas tentaban a la deserción. Fueron meses de angustia por no obtener las notas acostumbradas y los éxitos alcanzados. Al año siguiente, una llamada cambió el rumbo de mi vida.

En febrero de 1995, a unos días de iniciar el segundo año de la carrera, fui invitado a participar, de inicio como voluntario, en un proyecto doctoral en la Estación de Biología "Chamela". A partir de ese momento no pude desligarme más de aquel lugar ni del extraordinario potencial que los sistemas naturales tienen para su estudio. Tuve la suerte de estar en el momento adecuado con personas brillantes en el plano profesional y sobre todo personal. Con muchos de ellos llevo una amistad entrañable. Y lo que en un inicio era un viaje voluntario, al tiempo se convirtió en servicio social y poco después en Tesis de Licenciatura. Sin embargo, lo realmente importante ha sido la oportunidad de participar y de interactuar con grandes pensadores y científicos de México y de otros países, quien en su gran mayoría han compartido conmigo desde un minuto de su tiempo, un comentario, una comida, una caminata en la selva, un café hasta un semestre en las aulas o extraordinarios eventos académicos. Siempre con un entusiasmo contagioso, con sonrisas o un apretón de manos. A todos ellos les agradezco infinitamente el haber estado conmigo durante esta fase de mi vida. Se que estarán en el porvenir.

Por razones de espacio y por temor a dejar de mencionar nombres fundamentales, preferí mencionar las circunstancias a las que obedecen, creo yo, mi decisión de transitar por la comunidad científica mexicana, y en particular en el campo de la ecología. Este trabajo de Tesis es resultado de un esfuerzo conjunto, tanto personal, familiar como institucional, pero sobre todo, de una cúmulo de personas a quienes nunca dejaré de agradecer su presencia, su palabra y sus manos. Al final de este trabajo menciono a muchas de las personas que marcaron para siempre ésta y otras fases de mi existencia. A todos ellos, a todos ustedes: Gracias

Mi vida entera ha estado rodeada de y por la UNAM. Aún desde antes de nacer. De muy pequeño visitaba una y otra entidad Universitaria. En un principio entre los brazos y de las manos de mis Padres. Al tiempo, caminando y a prisa recorrí mucho de lo que conforma nuestra Casa de Estudios. Innumerables amigos familiares y personales permanecen entre los pasillos, jardines, recintos y recuerdos a lo largo de más de veinticinco años.

Tantas anécdotas acumuladas durante las no pocas horas que permanecía, en un principio, dentro de las bibliotecas con mis padres. Después, en las aulas del bachillerato universitario o en los laboratorios de mi facultad. Tantas emociones en el estadio Olímpico, tantos días a lo largo del país acompañados de amigos y profesores, tantas líneas y paginas desde que me decidí a leer, tantas tazas de café en casa conversando sobre la Universidad, tantos apretones de manos en emocionantes ceremonias, tanta comida rápida en reuniones extensas, tantos meses de rabia a fines del siglo pasado. En fin, hay quienes ocupaban un escritorio, una oficina o dictaban clases y ya no están físicamente con nosotros. Hay quienes se han retirado de la vida universitaria y algunos mas recién han ingresado a ella. Tantas vidas, tantos nombres. Un solo corazón: la Universidad Nacional Autónoma de México.

RESUMEN

En este trabajo se exploraron, de manera simultánea, las relaciones que existen entre la diversidad, la heterogeneidad ambiental y la productividad para la comunidad de árboles en una selva baja caducifolia. Este análisis incluyó distintos estimadores de la diversidad de especies, distintos tamaños de unidad de muestra (0.01, 0.02, 0.04, 0.1 y 0.2 ha) y correcciones a los estimadores de diversidad asociadas al número de individuos censados.

El estudio se realizó en la Estación de Biología Chamela con la comunidad arbórea del Bosque Tropical Caducifolio. El análisis se basó en datos obtenidos para 26 transectos, divididos en 20 cuadros de 0.01 ha. Para cada uno de los cuales se tenían datos de: (i) identidad taxonómica de todos los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 5 cm y su área basal, y (ii) altitud, pendiente, insolación y capacidad de retención de agua del suelo. La heterogeneidad ambiental se calculó como la sumatoria de la desviación estándar de las variables relacionadas a la disponibilidad de agua en el suelo. La productividad se estimó a través del área basal total por cuadro. Los estimadores de la diversidad incluyeron los aspectos de riqueza y de abundancia relativa de las especies. Los estimadores utilizados fueron riqueza de especies (S), índice de Shannon-Weiner (H'), equitatividad (E) e índice α de Fisher (α). Los estimadores de la diversidad se calcularon de forma directa, o corrigiendo sesgos asociados al número de individuos muestreados mediante la técnica de rarificación.

La riqueza (S y α) mostró una respuesta lineal positiva a la heterogeneidad ambiental; la equitatividad (E) no mostró respuesta. El índice de Shannon-Wiener (H'), que combina riqueza y equitatividad, mostró una respuesta intermedia. La magnitud de la respuesta de la riqueza a la heterogeneidad ambiental, medida como el porcentaje de varianza explicado y el nivel de significancia de la relación y la sensibilidad de la respuesta a esta variable, aumentó con el tamaño de cuadro y al utilizar índices con

rarificación. La riqueza (S y α) mostró una respuesta lineal positiva al estimador de la productividad; la equitatividad (E) no mostró respuesta, y el índice de Shanon-Wiener (H') mostró una respuesta intermedia. La magnitud de la respuesta aumentó con el tamaño de cuadro y con la utilización de índices con rarificación. El porcentaje de varianza explicado por la heterogeneidad ambiental y por la productividad, así como la sensibilidad de la respuesta de la diversidad a estas dos variables, fue equivalente. No se encontró ningún efecto de la interacción entre la heterogeneidad ambiental y la productividad sobre la diversidad.

Estos resultados sugieren que tamaños de cuadro ≥ 0.1 ha son propicios para explorar los mecanismos que operan sobre el mantenimiento de la diversidad en este sistema. El uso de la rarificación permitió controlar los sesgos asociados al número de individuos muestreados. El uso de distintos estimadores permitió sugerir que los mecanismos asociados al mantenimiento de la diversidad en este bosque tropical caducifolio operan sobre la presencia/ausencia de las especies, y no sobre sus tamaños poblacionales y por lo tanto sus abundancias relativas. El efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad sugiere que las especies evitan la exclusión competitiva explotando diferencialmente el intervalo de condiciones disponibles. El efecto de la productividad sobre la diversidad sugiere que la escasez de recursos, derivada del estrés hídrico, limita la diversidad en condiciones muy adversas. Ambos procesos ocurren de forma simultánea, independiente y equivalente para contribuir al mantenimiento de la elevada diversidad del bosque tropical caducifolio de Chamela.

INTRODUCCIÓN

Una de las preguntas centrales de la ecología ha sido entender porqué se presentan en las comunidades naturales condiciones muy contrastantes de diversidad. Los procesos asociados al mantenimiento de la elevada diversidad de algunos sistemas han sido explorado ampliamente. Con frecuencia, esta exploración se basa en el principio de exclusión competitiva (Whittaker 1972, Grime 1973, Tilman 1982, Huston 1994). Este principio establece que dado un conjunto de especies, la competencia inter - específica resulta en la exclusión de todas las especies menos una, cuando compiten por un mismo recurso limitante. La mayoría de las hipótesis para explicar la elevada diversidad analizan las circunstancias que evitan la exclusión competitiva, y que por lo tanto permiten la coexistencia de numerosas especies (Huston 1994, Tilman 1982, Tilman y Pacala 1993, Wright 2002).

Una de estas circunstancias se refiere a las variaciones espaciales (o temporales) en condiciones y recursos. El principio de exclusión competitiva supone que el ambiente es constante, de modo que sólo una especie puede ser exitosa. Cuando las condiciones o la disponibilidad de recursos varían, es decir, cuando el ambiente es heterogéneo, las especies no se desplazan unas a otras. Diferentes especies pueden explotar distintas porciones del intervalo de condiciones o de recursos. A este proceso se le conoce como especialización o diferenciación ecológica.

Entre más amplio es el intervalo, es decir, a mayor heterogeneidad ambiental, mayor es el número de oportunidades para que las especies exploten estas porciones. En estos intervalos más amplios habrá un mayor número de especies que presentan diferenciación ecológica entre ellas (Mac Arthur 1972, Rosenzweig 1995, Tilman y Pacala 1993, Whittaker 1972).

Otra de las circunstancias que evitan la exclusión competitiva es la baja disponibilidad de recursos para los organismos. Esta disponibilidad puede expresarse de distintas maneras, pero comúnmente se habla de la productividad del sistema (Rosenzweig y Abramsky 1993).

Cuando la productividad es alta, las especies con mayores tasas de crecimiento poblacional tienden a desplazar al resto de las especies (Huston 1994, Rosenzweig 1995, Rosenzweig y Abramsky 1993, Tilman 1982). Por el contrario, cuando la productividad es baja, pocas especies pueden sobrevivir en condiciones tan estresantes. En este caso la diversidad de especies es baja por la escasez de recursos y no debido a las interacciones competitivas (Grime 1979, Preston 1962, Wright *et al.* 1993). Cuando la productividad es intermedia las tasas de crecimiento poblacional son intermedias y la exclusión competitiva puede ser muy baja o inexistente. Por otro lado, la abundancia de recursos permite la supervivencia de muchas especies; en estas condiciones, la diversidad de especies es alta.

La integración de los procesos que se dan a distintos niveles de productividad pueden dar como resultado tres posibles patrones de relación entre la productividad y la diversidad de especies. El primero es una relación unimodal (Grime 1979, Huston 1994, Rosenzweig y Abramsky 1993), en donde: (i) los niveles bajos de productividad están asociados a una diversidad baja debido a la

escasez de recursos; (ii) los niveles altos de productividad también están asociados a una diversidad baja debido a la exclusión competitiva, (iii) los niveles intermedios de productividad están asociados a niveles máximos de diversidad, debido a que los riesgos de exclusión derivados de la escasez de recursos y los derivados de la competencia son bajos. Los otros dos patrones de la relación entre la productividad y la diversidad de especies son en realidad secciones de la relación unimodal (Guo y Berry 1998, Rosenzweig y Abramsky 1993): i) una respuesta lineal positiva para los niveles más bajos de productividad; y ii) una respuesta lineal negativa para los niveles más altos de productividad.

Las relaciones de la heterogeneidad ambiental y de la productividad con la diversidad han sido ampliamente analizadas para muchos tipos de organismos y a distintas escalas espaciales. En particular, para plantas a escalas locales se ha encontrado una relación lineal entre la heterogeneidad ambiental y la diversidad (Schmitz *et al.* 2002). Las relaciones unimodales y las relaciones positivas entre la productividad y la diversidad son igualmente frecuentes (24 y 22% de los estudios, respectivamente), lo más frecuente es la ausencia de relación entre las dos variables (42%) (Waide *et al.* 1999). No se han explorando simultáneamente los efectos de la heterogeneidad ambiental con la productividad sobre la diversidad de especies.

Los efectos de la heterogeneidad ambiental y de la productividad sobre los distintos componentes de la diversidad de especies han sido poco explorados. La diversidad de especies tiene dos componentes: el número de especies y las abundancias relativas de cada una de ellas (Magurran 1988). Los estudios de las relaciones entre la heterogeneidad ambiental o la productividad y la diversidad se

han enfocado sólo en la riqueza de especies. En cambio, el análisis de los cambios en las abundancias relativas como consecuencia de la heterogeneidad ambiental o la productividad no se ha abordado. Sobre este punto, se esperaría que el efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la abundancia relativa de las especies fuera nulo. Al aumentar el intervalo de condiciones o recursos existen más oportunidades para la diferenciación ecológica entre las especies; sin embargo, estas nuevas oportunidades son propicias para las especies incluidas, y por lo tanto no limitan su desempeño ni su tamaño poblacional. Se esperaría que el efecto de la productividad sobre la abundancia relativa de las especies siguiera un patrón similar al de la riqueza de especies. En condiciones de baja productividad, pocas especies muy tolerantes a condiciones estresantes dominan con respecto a otras menos tolerantes. En condiciones intermedias de productividad el desempeño de las especies presentes es óptimo y sus abundancias relativas son equivalentes. En condiciones de elevada productividad las especies con tasas mayores de crecimiento poblacional dominan con respecto a otras menos competitivas. De hecho, ya se ha observado una disminución en la equitatividad entre niveles medios y altos de productividad (Wilson *et al.* 1999).

Algunos autores han sugerido que el tamaño de unidad muestral afecta los patrones de la relación entre la heterogeneidad ambiental y la diversidad (Dupré *et al.* 2002, Richard *et al.* 2000, Schmitz *et al.* 2002) y la relación entre la productividad y la diversidad (Chase y Leibold 2002, Guo y Berry 1998, Scheiner *et al.* 2000). Se esperaría que a mayor tamaño de cuadro el efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad sea más claro y más pronunciado

debido a que se incluye mayor intervalo de heterogeneidad. El aumento en el tamaño de cuadro aumenta la heterogeneidad ambiental que éste abarca (Huston 1994, Wilson 2000, Williamson 1988). Se sabe también que entre más grande sea el área mayor es el número de especies (Palmer y White 1994, Williamson 1988). Entonces, a tamaños de cuadro menores el espectro de condiciones de heterogeneidad ambiental y el de número de especies es restringido, y los efectos de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad son poco evidentes. Cuando los tamaños de cuadros son mayores, en cambio, se abarcan espectros más grandes de condiciones de heterogeneidad ambiental y de número de especies, y los efectos de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad se hacen más evidentes. Se esperaría que los efectos de la productividad sobre la diversidad fuesen más claros y más pronunciados a tamaños de cuadro mayores. La productividad no cambia con el tamaño de cuadro. A menor tamaño de cuadro el espectro de posibles condiciones de productividad puede ser muy amplio, pero no el de la diversidad, por lo que el efecto de la productividad sobre la riqueza de especies puede ser poco evidente. En cambio, a mayores tamaños de cuadro, los espectros de condiciones de productividad y de número de especies son más amplios, por lo que el efecto de la productividad sobre la riqueza de especies se hace más evidente (Scheiner *et al.* 2000).

La exploración de los posibles procesos asociados al mantenimiento de la diversidad es particularmente interesante para los bosques tropicales caducifolios. Éstos, a pesar de ser casi tan diversos como los bosques tropicales húmedos, no han sido estudiados desde esta perspectiva (pero ver Kelly *et al.* 2001). Los bosques tropicales caducifolios se presentan únicamente en sitios con climas marcadamente estacionales, con varios meses de sequía severa o absoluta. La disponibilidad de agua en el suelo es un factor limitante para el desarrollo de las plantas (Holbrook *et al.* 1995), y determinante de los múltiples procesos ecosistémicos asociados a la productividad (Jaramillo y Sanford 1995). Estos sistemas presentan, además, un mosaico espacial de condiciones de disponibilidad de agua asociados a factores edáficos y topográficos (García-Oliva *et al.* 1995, Mooney *et al.* 1995, Murphy y Lugo 1995). En este trabajo se exploró simultáneamente el efecto de la heterogeneidad ambiental y de la productividad sobre distintos estimadores de la diversidad a distintos tamaños de unidad muestral.

HIPOTESIS

En este trabajo se esperó una respuesta lineal de la riqueza a la heterogeneidad ambiental (Figura 3a). La naturaleza de la respuesta de la riqueza al estimador de la productividad se desconoce. Los tres modelos posibles son: respuesta lineal positiva, unimodal y lineal negativa. Los estimadores basados en estimaciones de la riqueza (S , α) se espera presenten los tres patrones arriba descritos (Figuras 3b, 3c y 3d). La equitatividad (E) se espera no cambie con la heterogeneidad ambiental (Figura 3e) y que siga un patrón similar al de la riqueza en cuanto a su respuesta al estimador de la productividad (Figura 3f). Los estimadores de la diversidad que combinan riqueza y equitatividad (H) pueden presentar patrones intermedios entre los de sus dos componentes (Figura 3i, 3j). Los patrones de respuesta de la diversidad tanto a heterogeneidad ambiental como al estimador de la productividad se espera sean más claros a medida que aumente el tamaño de cuadro (Figura 3m, 3n).

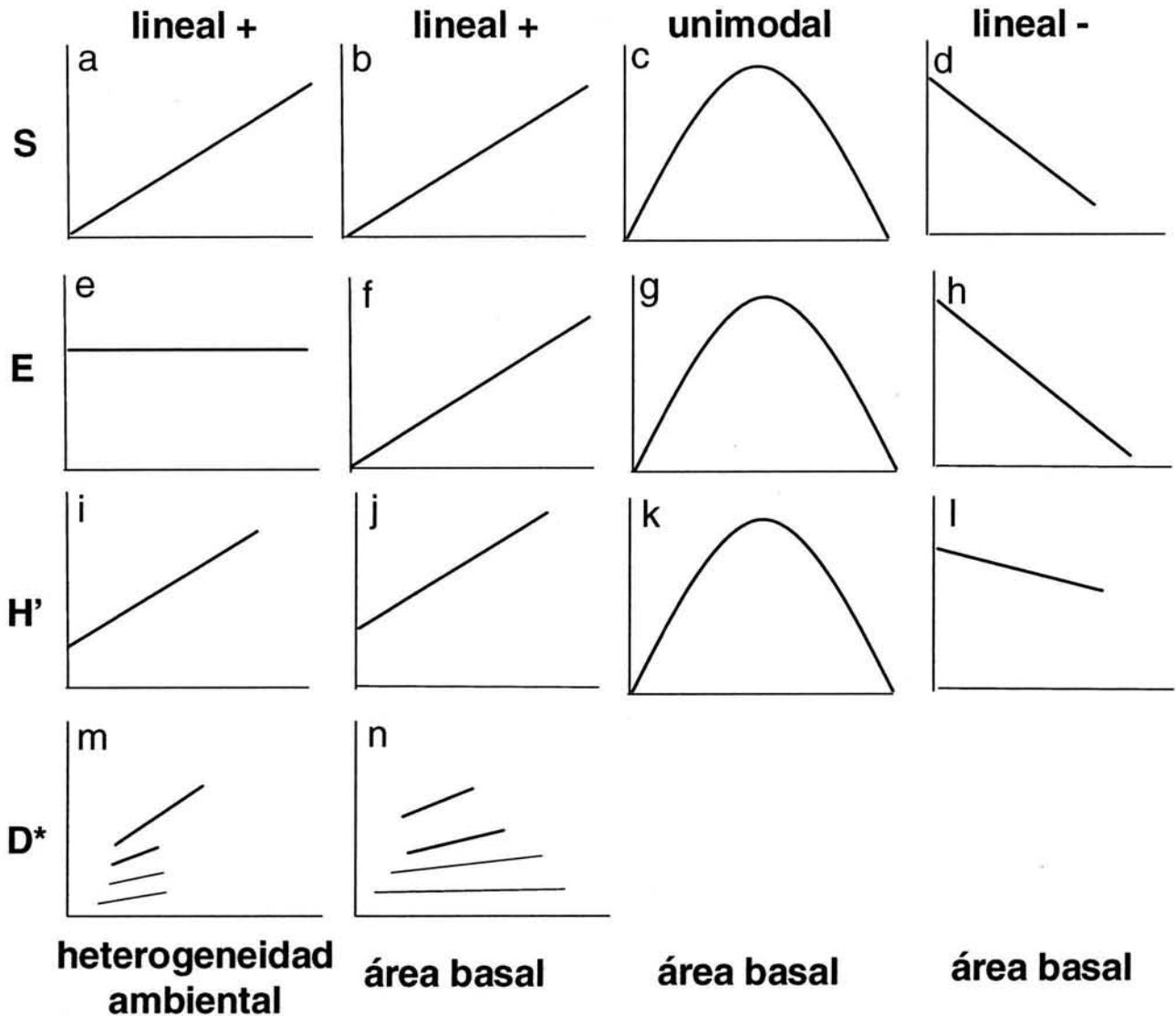


Figura 1. Representación de las respuestas esperadas en este trabajo. S = riqueza, E = Equitatividad, H' = Índice de Shannon-Wiener, D^* = Diversidad. Las líneas gruesas corresponden a los mayores tamaños de cuadro.

METODOS

Sitio de Estudio

El sitio de estudio se localiza en la reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (13,000 ha), en la costa de Jalisco, México (19°30' N, 105°03' O) (Figura. 2). El clima de la región se caracteriza por una temperatura media anual de 24.9°C y una precipitación media anual de 748 mm (Bullock y Solís-Magallanes 1986). La vegetación dominante es el bosque tropical deciduo *sensu* Rzedowski (1978). En la Reserva se han registrado alrededor de 1200 especies de plantas vasculares (Lott 1993).

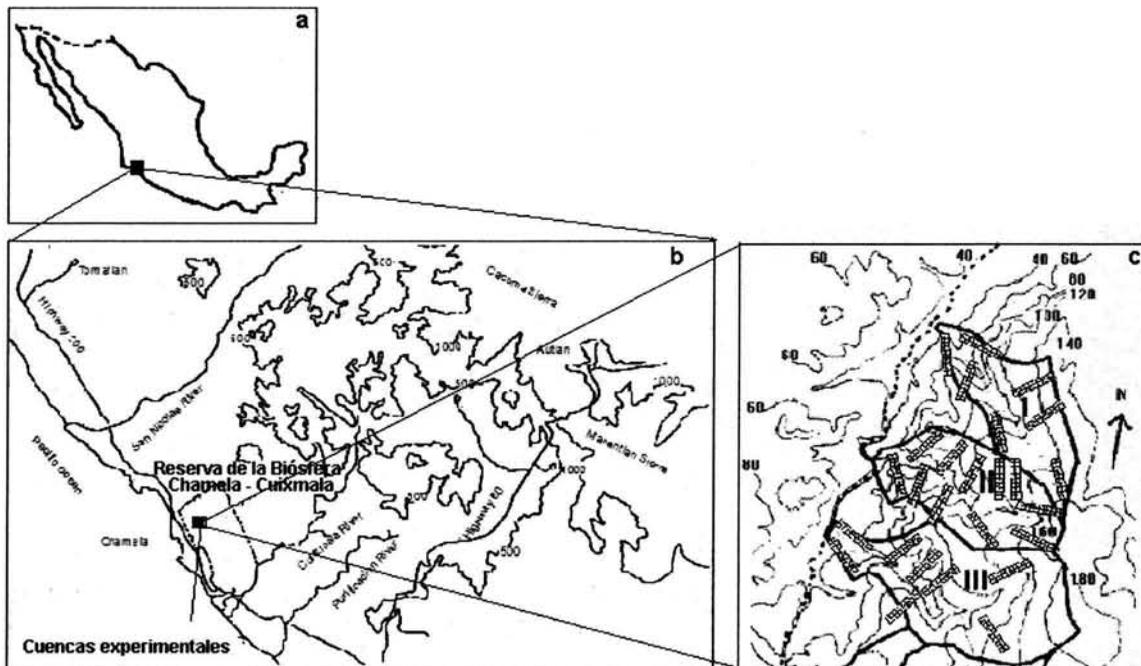


Figura 2. Sitio de estudio. a) Ubicación en México; b) Ubicación en la Reserva de la Biosfera Chamela -Cuixmala; c) Ubicación dentro de las cuencas experimentales.

Protocolo de toma de datos

Ubicación espacial de los transectos- Los datos presentados en este trabajo fueron generados durante el desarrollo de un proyecto más amplio encaminado a caracterizar la diversidad arbórea a lo largo de un gradiente de disponibilidad de agua dentro de una misma unidad geomorfoedafológica (Balvanera 1999, Balvanera *et al.* 2002, Segura *et al.* 2003). El muestreo se realizó en un sistema de cinco cuencas experimentales de entre 12 y 28 ha de superficie que forman parte de un mismo macizo de granito (Cotler *et al.* 2003), en las cuales se han analizado la entrada, la salida y los flujos de energía, agua y nutrientes desde 1982 y bajo condiciones de ausencia de disturbio (Maass 1995).

Características de los cuadros y transectos- Se utilizaron datos de 26 transectos de 20 x 100 m, subdivididos en cuadros de 10 x 10 m dispuestos de forma perpendicular a los cauces de las cuencas con el fin de maximizar la diferencia altitudinal y de disponibilidad de agua entre los dos extremos del transecto. Para obtener unidades de muestreo de distintas áreas se combinaron los datos de los cuadros de 10 x 10 m siguiendo un patrón anidado: 0.01 ha (10 x 10 m) n = 520; 0.02 ha (10 x 20 m) n = 260; 0.04 ha (20 x 20 m) n = 130; 0.10 ha (20 x 50 m) n = 52 y 0.20 ha (20 x 100 m) n = 26 (Figura 3).

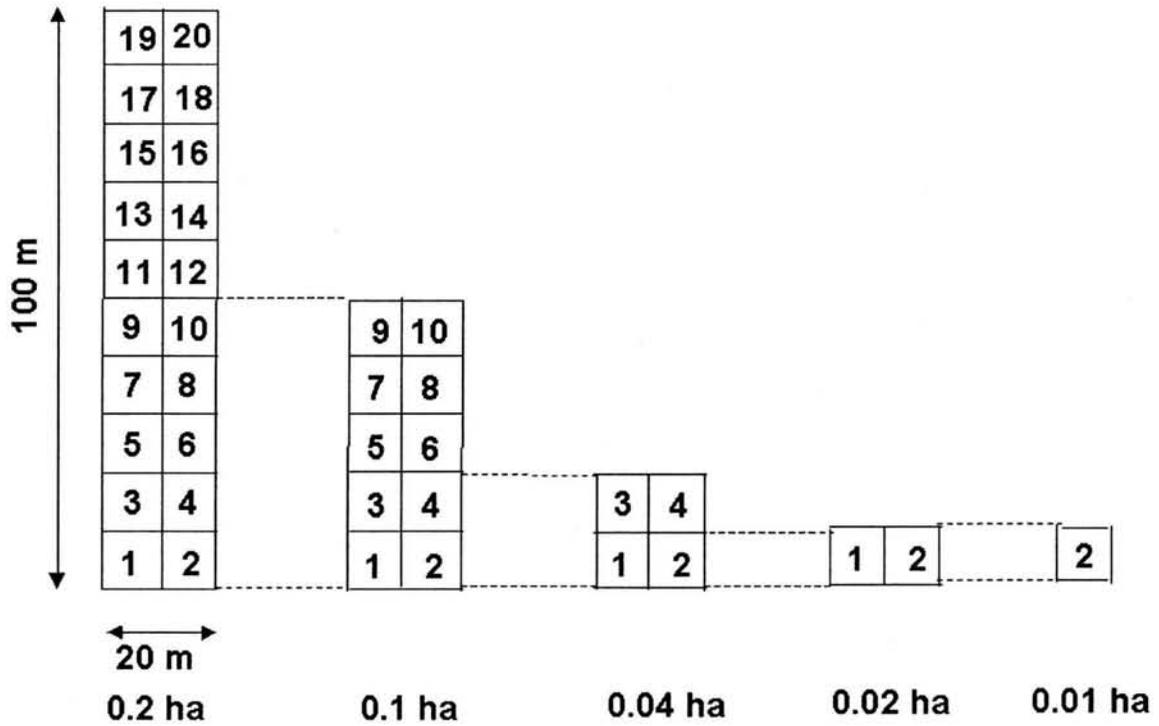


Figura 3. Representación de las dimensiones de los transectos y los tamaños de cuadro utilizados. La numeración (1 – 20) corresponde a los cuadros de 10 × 10 m considerados para construir cada unidad muestral.

Datos de composición de especies- Para cada uno de los 520 cuadros de 0.01 ha, se contó con información sobre la identidad taxonómica (a nivel de especie) de todos los árboles con perímetro a la altura del pecho (PAP) ≥ 5 cm, así como de su diámetro a la altura del pecho (DAP) (Balvanera 1999).

Datos ambientales- Para cada uno de los 520 cuadros de 0.01 ha se contó con datos de cuatro variables ambientales relacionadas con la disponibilidad de agua en el suelo (Balvanera 1999, Balvanera *et al.* 2002): (i) altitud (ALT en m s.n.m.), (ii) pendiente (PDTE en grados), (iii) insolación total anual (ITA, en MJoule ha⁻¹ año⁻¹), modelada con Joule 2.0 (Ezcurra 1996), programa que utiliza datos de pendiente y exposición, y (iv) capacidad de retención de agua del suelo (CRA, en l m⁻²). La capacidad de retención de agua del suelo se obtuvo en una muestra con una barrena en el centro de cada cuadro, para la cual se midieron la profundidad, el porcentaje de pedregosidad y textura de cada horizonte en campo. Estos datos fueron a su vez convertidos a l m⁻² mediante el uso de bases de datos de uso común siguiendo el protocolo propuesto por Siebe (Siebe *et al.* 1996). Los valores obtenidos se corrigieron considerando la superficie de roca expuesta encontrada en cada cuadro.

Estimadores de la heterogeneidad ambiental y de la productividad

Estimador de la heterogeneidad ambiental- La heterogeneidad ambiental (HA) se estimó a través de la sumatoria de la desviación estándar de ALT, PDTE, ITA, CRA previamente estandarizados. Los valores de HA se obtuvieron para las escalas 0.02, 0.04, 0.10 y 0.20 de ha, puesto que comparan cuadros vecinos del mismo tamaño. Por ello, 0.01 ha no presenta dicho valor, puesto que se requieren al menos dos datos para calcular la desviación estándar.

$$HA = \sqrt{S^2} \quad (\text{Eq.1})$$

donde

$$S^2 = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n-1} \text{ ALT} + \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n-1} \text{ PDTE} + \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n-1} \text{ ITA} + \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n-1} \text{ CRA}$$

Para realizar el cálculo de HA por medio de esta suma se estandarizaron las variables ambientales ALT, PDTE, ITA y CRA mediante el cociente

$$HA = \frac{x}{max}$$

Donde: x es el valor de las variables, max es el valor máximo para dicho valor.

Estimador de la productividad- La productividad es la cantidad de energía que fluye a través de un ecosistema en el espacio y en el tiempo (Chapin *et al.* 2002). La productividad primaria neta (PPN) de un ecosistema se define como la cantidad de materia orgánica producida por unidad de área y de tiempo, que resulta de la diferencia entre la fotosíntesis total y la respiración total (Clark *et al.* 2001). Su cuantificación se realiza mediante la evaluación de los incrementos y las pérdidas en la biomasa aérea y subterránea para un tiempo y área dados, incluyendo el incremento en biomasa de troncos, tallos y hojas, y las pérdidas por herbivoría. Sin embargo, debido a la complejidad de su cuantificación, pocos estudios consideran tanto al componente aéreo como al subterráneo (Clark *et al.* 2001).

Los estudios de la relación entre la productividad y la diversidad generalmente evalúan la productividad mediante estimaciones indirectas, debido a la complejidad de su cuantificación directa. La mitad de los estudios ha utilizado estimadores de la energía disponible en el sistema, como son la precipitación, la evapotranspiración potencial, la latitud o la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Groner y Novoplansky 2003, Mittelbach *et al.* 2001). En el otro 50% de los estudios se han utilizado estimadores de la energía asimilada por las plantas, de los cuales el utilizado con más frecuencia es la biomasa área total (Groner y Novoplansky 2003, Mittelbach *et al.* 2001, Waide *et al.* 1999). Más recientemente, el uso del índice de vegetación de diferencias normalizadas NDVI (Schloss *et al.* 1999) a través de datos derivados de radiaciones infrarrojas, mediante imágenes de satélite, desarrollado como estimador indirecto de la PPN, ha sido aplicado para los estudios de la relación entre productividad y diversidad.

En este trabajo se utilizó el área basal total por unidad de superficie como un estimador indirecto de la productividad, puesto que se observó una correlación positiva y altamente significativa entre el área basal total y la PPN ($R^2 = 0.996$, $p = 0.003$; datos analizados a partir de Martínez-Yrizar *et al.* (1996) y de Segura *et al.* (2003). Los datos de productividad provienen de tres cuadros permanentes dentro del sistema de cuencas experimentales aquí estudiadas, en distintas posiciones a lo largo del gradiente altitudinal y de disponibilidad de agua en el suelo. La cuantificación de la PPN en este caso fue precisa e incluyó ganancias y pérdidas de los componentes aéreos y subterráneos para un año dado. La estimación utilizada en este trabajo está sujeta a una validación posterior con datos de PPN para varios años y de área basal total para un mayor número de sitios cubriendo más ampliamente el espectro de condiciones ambientales presentes en las cuencas experimentales.

En este trabajo se midió el área basal total por cuadro como la suma del área basal de todos los individuos censados en un área dada, a partir de su diámetro a la altura del pecho (DAP). Esta variable se expresa en $\text{cm}^{-2} \text{m}^{-2}$.

Estimadores de la diversidad

Estimadores de diversidad seleccionados- Una de las acepciones más utilizadas del concepto de diversidad abarca tanto la riqueza de especies como su abundancia relativa. Algunos índices, como la riqueza, el índice de Margalef, el de Menhinick, o el Alfa de Williams, enfatizan el número de especies. Otros índices enfatizan la abundancia relativa de las especies; unos miden la dominancia, como el Índice de Simpson o el de Berger y Paker, mientras que otros miden la equitatividad, como el índice de Equitatividad de Pielou, el de Brillouin, o el de Hill. Finalmente, otros más combinan ambos componentes, como es el caso del índice de Shannon-Wiener (Magurran 1988, Moreno 2001, Peet 1974). Las estimaciones de la diversidad pueden estar sesgadas por la abundancia relativa de las especies, por el patrón espacial de distribución de los individuos de las distintas especies y por el número de individuos o de muestras (Gotelli y Colwell 2001, Magurran 1988, Moreno 2001, Palmer *et al.* 2000). Los distintos estimadores se ven afectados de forma diferencial por estos sesgos (Magurran 1988). Para este trabajo se seleccionó un conjunto de estimadores que reflejaran de manera complementaria los aspectos de riqueza y abundancia relativa de las especies.

El primer estimador es simplemente el número total de especies de árboles encontrados por cuadro, es decir, la riqueza (S). Este estimador permite la discriminación entre sitios con valores de alta diversidad con respecto a los de baja diversidad y sólo incluye el conteo de las especies presentes. Este estimador puede verse afectado por el número total de cuadros, el tamaño de los cuadros, y

el número de individuos muestreados por cuadro (Magurran 1988).

El segundo estimador es el índice de Shannon-Wiener base n (H') que combina los dos componentes de la diversidad, la riqueza y la abundancia relativa de las especies –otorgando un énfasis particular a las especies raras (Peet 1974).

Este estimador, utilizado ampliamente, supone que los individuos se muestrearon al azar y que todas las especies están representadas en la muestra y su valor oscila entre 1.5 y 3.5 (Magurran 1988).

$$H' = -\sum p_i \ln p_i \quad (\text{Eq. 2})$$

donde p_i es la proporción de individuos encontrados en i especies

El tercer estimador evalúa la distribución de las abundancias relativas de las especies y es el índice de Equitividad de Pielou (E). Los valores de E oscilan entre 0 y 1, donde 1 representa una comunidad en la cual todas las especies son igualmente abundantes (Magurran 1988, Moreno 2001).

$$E = H' / \ln S \quad (\text{Eq. 3})$$

donde S representa el número total de especies y H' es el índice de Shannon-Wiener (Eq. 2).

El último estimador es el índice α de Fisher, que refleja la riqueza corregida por el número de individuos. Este estimador, derivado de un modelo de series logarítmicas que representa la relación entre el número de especies y el número de individuos, se considera muy robusto ante variaciones en el número de individuos (Magurran 1988).

$$\alpha = \frac{N(1-x)}{x} \quad (\text{Eq. 4})$$

donde x es una constante estimada a través de un proceso iterativo y N es el número de individuos.

Cálculo de los índices. Una de las técnicas más utilizadas para corregir los sesgos en las estimaciones de la diversidad (riqueza y abundancia relativa) de especies asociados a conjuntos de muestras con números de distintos individuos es la rarificación (Figura 4). La rarificación se basa en comparar los promedios de n -iteraciones de curvas de acumulación de especies donde los individuos de una muestra son añadidos paulatinamente mediante muestreos aleatorios sin reemplazo. Para poder comparar muestras con distintos números de individuos, se utiliza el estimador de la diversidad obtenido para un número de individuos umbral idéntico en todas las muestras; este número umbral corresponde al número de individuos en la muestra más pequeña (Gotelli y Colwell 2001). Debido a que sólo se consideran las especies acumuladas hasta el número de individuos umbral, se ha discutido que los datos correspondientes a los individuos que excedan al umbral se pierden (Magurran 1988).

Los estimadores de la diversidad se calcularon entonces de dos formas. La primera fue simplemente obtener los valores de los estimadores de diversidad mediante una hoja de cálculo para la totalidad del cuadro de referencia. Los índices obtenidos bajo cálculo directo fueron S , H' , E . La segunda permite corregir los sesgos asociados al número de individuos y se realizó mediante el programa EstimateS 5.0 (Colwell 1997) para obtener la curva promedio de acumulación de

especies, construida a partir de 50 muestreos aleatorios sin reemplazo de individuos o muestras. Los índices obtenidos con la técnica de rarificación fueron S_r , H_r , E_r y α de Fisher.

Para tamaños de cuadro pequeños (0.01, 0.02 y 0.04 ha), los 50 muestreos aleatorios sin reemplazo estuvieron basados en el número de individuos, puesto que el número de cuadros de 0.01 ha que los conforman es reducido ($n = 1$ para 0.01 ha; $n = 2$ para 0.02 ha; $n = 4$ para 0.04 ha). Para los cuadros de mayor tamaño (0.1 y 0.2 ha) los muestreos aleatorios se basaron en los cuadros de 0.01 ha que los conformaron ($n = 10$ para 0.1 ha; $n = 20$ para 0.2 ha), considerando que esta opción permite reflejar el patrón agregado de distribución de las especies (Gotelli y Colwell 2001). Puesto que el número de individuos mínimo por cuadro para 0.01, 0.02, y 0.04 ha fue de 3, 8 y 21, respectivamente, y con el fin de evitar la pérdida de información asociado al número de individuos por arriba de estos valores, se modificó el umbral hasta la mediana aritmética del número de individuos por cuadro para ese tamaño.

Se consideraron entonces aproximadamente la mitad de los cuadros disponibles (13 individuos en 0.01 ha, $n = 276$; 26 individuos en 0.02 ha $n = 135$; 53 individuos en 0.04 ha, $n = 66$). Para los tamaños de 0.1 y 0.2 ha se analizaron todos los cuadros ($n = 52$ y $n = 26$ respectivamente), donde el número mínimo de individuos fue 70 (0.1 ha) y 148 (0.2 ha). Una vez obtenidos ambos conjuntos de estimadores, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson y los niveles de significancia para las correlaciones entre pares de estimadores, para todos los estimadores y todos los tamaños de cuadro.

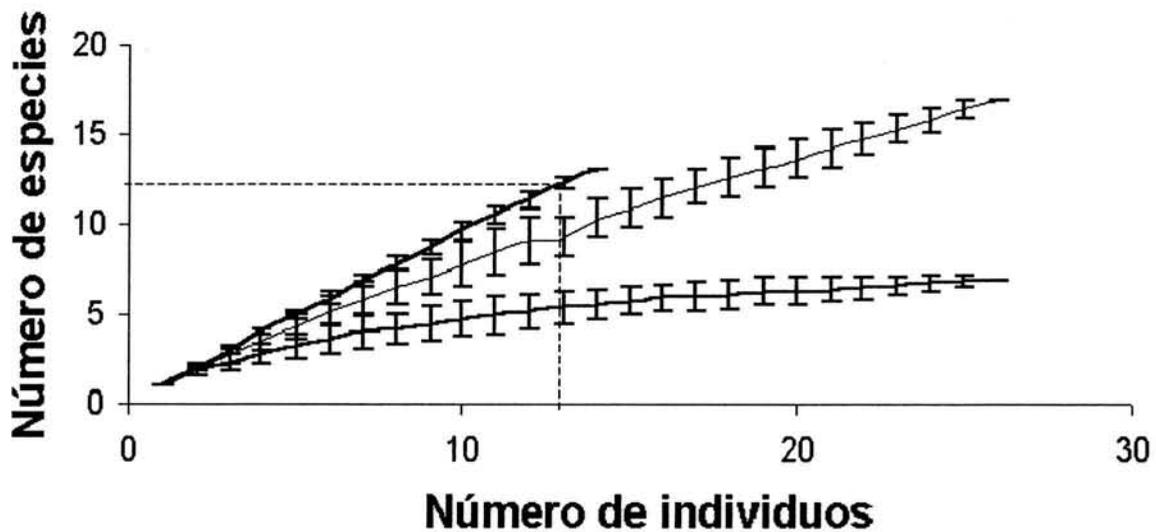


Figura 4. Construcción de las curvas de rarificación y obtención de la riqueza para un número fijo de individuos. Se muestran tres curvas con distinto número de individuos. Cada punto representa la media y la desviación estándar de las 50 iteraciones. Las líneas punteadas representan el número de especies correspondientes al número fijo de individuos (13) a 0.01 ha.

Análisis de datos.

Al hacer un análisis exploratorio, las respuestas de los estimadores de la diversidad tanto a la heterogeneidad ambiental como al estimador de la productividad, mostraron una tendencia lineal. Por esta razón, se utilizaron modelos de regresión lineal para su análisis. Para fines meramente ilustrativos se muestra el cálculo de las regresiones lineales simples entre la heterogeneidad ambiental o el área basal y los distintos estimadores de diversidad para varios tamaños de cuadro. Los modelos de las regresiones se compararon con la dispersión de los datos crudos (Figura 5).

Para cada tamaño de cuadro se realizó un análisis de regresión lineal múltiple, donde la diversidad era la variable de respuesta, y la heterogeneidad ambiental, el área basal y su interacción las variables independientes. En el caso de los cuadros de 0.01 ha se analizó únicamente al área basal, por no haber estimación de heterogeneidad ambiental correspondiente a este tamaño de unidad muestral. Tres de los estimadores de la diversidad (S , H' , α), así como los residuos de la regresión correspondiente, presentaron una distribución normal. La prueba de normalidad incluyó el comportamiento de los valores de los cuartiles con respecto a una distribución normal y la prueba de Shapiro-Wilkinson ($p < 0.001$; SAS Institute 1989-1996, Sokal y Rohlf 1995). La equitatividad, por ser una variable cuyo valor máximo es uno, fue transformada usando el arcoseno (Sokal y Rohlf 1995); la variable transformada y los residuos de la regresión presentaron normalidad. Las regresiones fueron hechas con el programa JMP (SAS Institute 1989-1996).

La heterogeneidad ambiental y el área basal no estuvieron correlacionadas significativamente entre sí para ningún tamaño de cuadro (índice de correlación de Pearson para 0.02 ha: $r = 0.005$, $N = 135$, $p = 0.95$; para 0.04 ha: $r = 0.043$, $N = 66$, $p = 0.73$; para 0.1 ha: $r = 0.095$, $N = 52$, $p = 0.50$; para 0.2 ha: $r = 0.177$, $N = 26$, $p = 0.39$).

La magnitud de los coeficientes parciales estandarizados de las regresiones (β estandarizado) de los modelos fueron utilizados como estimadores de la sensibilidad de la diversidad a cada una de las variables independientes (heterogeneidad ambiental y productividad). A mayor β estandarizado, sería mayor la sensibilidad de la diversidad a las variables ambientales. Los valores de β estandarizado oscilan entre 0 y 1, y pueden ser positivos o negativos (Sokal y Rohlf 1995, Zar 1999).

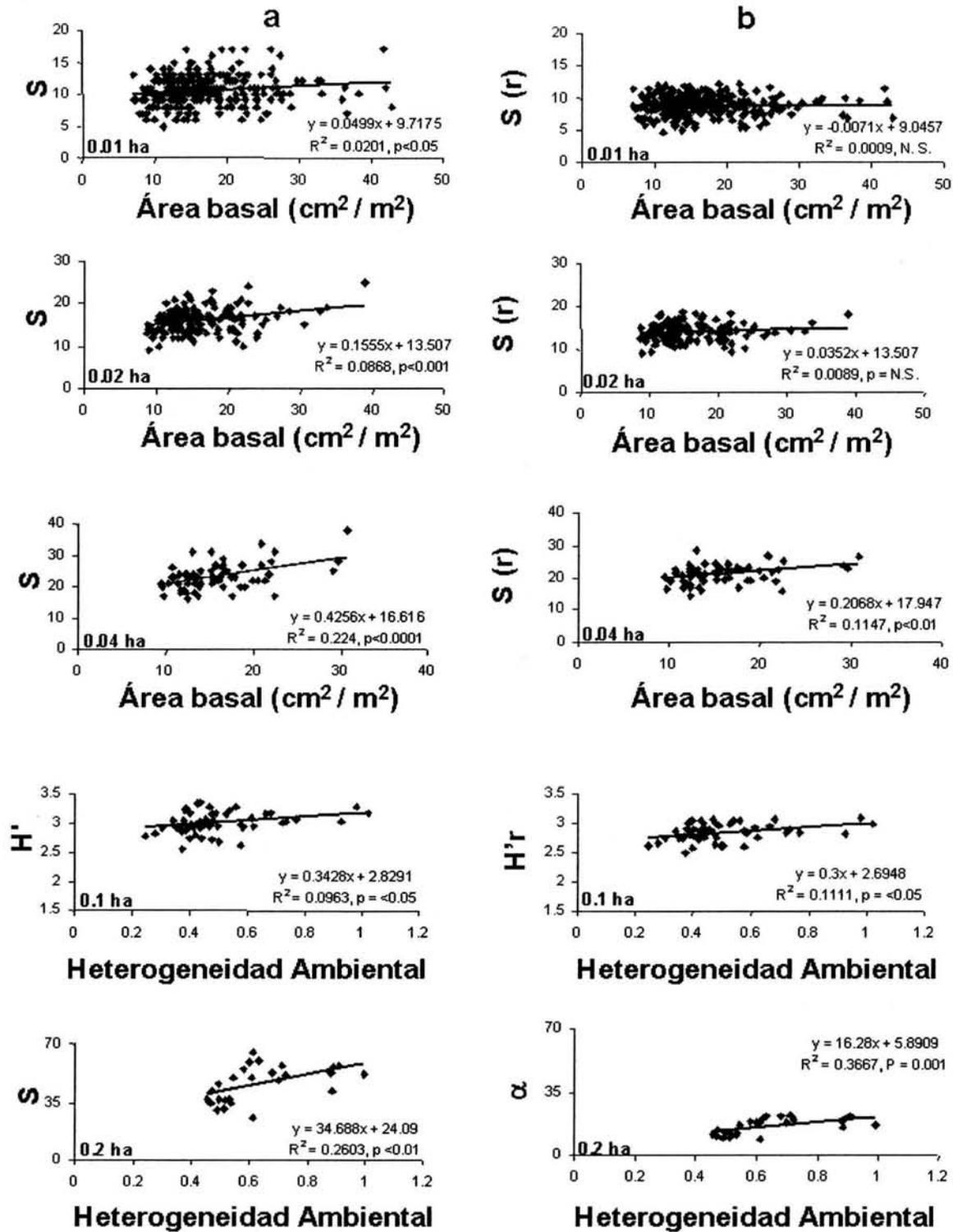


Figura 5. Ejemplos de respuestas de los estimadores de la diversidad a la heterogeneidad ambiental y al área basal para distintos tamaños de cuadro. a) Estimadores mediante cálculo directo y b) mediante rarefacción.

RESULTADOS

VARIABLES AMBIENTALES. Los valores de heterogeneidad ambiental oscilaron entre 0.03 y 1.00 para cuadros de 0.02 ha, entre 0.11 y 0.74 para cuadros de 0.04 ha, entre 0.24 y 1.02 para cuadros de 0.1 ha, entre 0.46 y 0.99 para cuadros de 0.2 ha. Al aumentar el tamaño de cuadro aumentó la heterogeneidad ambiental promedio (0.02 ha = 0.27, 0.04 ha = 0.36, 0.1 ha = 0.50, 0.2 ha = 0.63). Los valores de heterogeneidad ambiental presentaron una gran varianza entre cuadros, aunque ésta fue similar para los distintos tamaños de cuadro (varianza 0.02 ha = 0.026, 0.04 ha = 0.018, 0.1 ha = 0.027 y 0.2 ha = 0.024) (Figura 6).

Los valores de área basal oscilaron entre 1.13 y 53.30 $\text{cm}^{-2} \text{m}^{-2}$ para cuadros de 0.01 ha, entre 3.11 y 38.83 para cuadros de 0.02 ha, entre 5.24 y 30.73 para cuadros de 0.04 ha, entre 5.77 y 26.73 para cuadros de 0.1 ha, entre 5.78 y 21.71 para cuadros de 0.2 ha. Los valores obtenidos mostraron una gran varianza entre cuadros, particularmente cuando se usaron los tamaños de cuadro menores, donde la diferencia entre cuadros con mayor y menor área basal fue de hasta seis veces. La varianza disminuyó a medida que aumentó el tamaño de cuadro (varianza 0.01 ha = 54.82, 0.02 ha = 36.26, 0.04 ha = 27.18, 0.1 ha = 24.40, 0.2 ha = 13.78) (Figura 6).

Estimadores de la diversidad

Riqueza- Los valores de S oscilaron entre 5 y 17 especies para 0.01 ha, entre 9 y 25 para 0.02 ha, entre 16 y 38 para 0.04 ha, entre 21 y 51 para 0.1 ha, entre 26 y 65 para 0.2 ha. La riqueza promedio aumentó con el tamaño de cuadro (0.01 ha = 10.55, 0.02 ha = 16.00, 0.04 ha = 23.26, 0.1 ha = 33.52, 0.2 ha = 46.15) (Figura 7). Asimismo, su varianza aumentó a medida que aumentó el tamaño de cuadro (Varianza 0.01 ha = 5.22, 0.02 ha = 8.08, 0.04 ha = 17.51, 0.1 ha = 50.25, 0.2 ha = 113.65).

Los valores de S_r oscilaron entre 4.74 y 12.12 para 0.01 ha, entre 9 y 18.76 para 0.02 ha, entre 14.06 y 28.42 para 0.04 ha, entre 18.68 y 32.7 para 0.1 ha y 26 y 45.26 para 0.2 ha. La riqueza promedio calculada con rarefacción aumentó con el tamaño de cuadro (0.01 ha = 8.93, 0.02 = 14.07, 0.04 = 21.17, 0.1 ha = 25.10, 0.2 ha = 36.92) (Figura 7). La varianza aumentó a medida que aumentó el tamaño de cuadro (Varianza 0.01 ha = 2.26, 0.02 = 4.05, 0.04 = 8.07, 0.1 = 9.42 y 0.2 = 35.04).

Índice de Shannon-Wiener- Los valores de H' oscilaron entre 1.20 y 2.79 para 0.01 ha, entre 1.62 y 2.96 para 0.02 ha, entre 2.14 y 3.23 para 0.04 ha, entre 2.54 y 3.35 para 0.1 ha, entre 2.82 y 3.50 para 0.2 ha. Al aumentar el tamaño de cuadro aumentó el índice de Shannon-Wiener promedio (0.01 ha = 2.17, 0.02 ha = 2.48, 0.04 ha = 2.75, 0.1 ha = 3.00, 0.2 ha = 3.2) (Figura 7). Su varianza disminuyó ligeramente a medida que aumentó el tamaño de cuadro (Varianza 0.01 ha = 0.07, 0.02 ha = 0.06, 0.04 ha = 0.04, 0.1 ha = 0.03, 0.2 ha = 0.03).

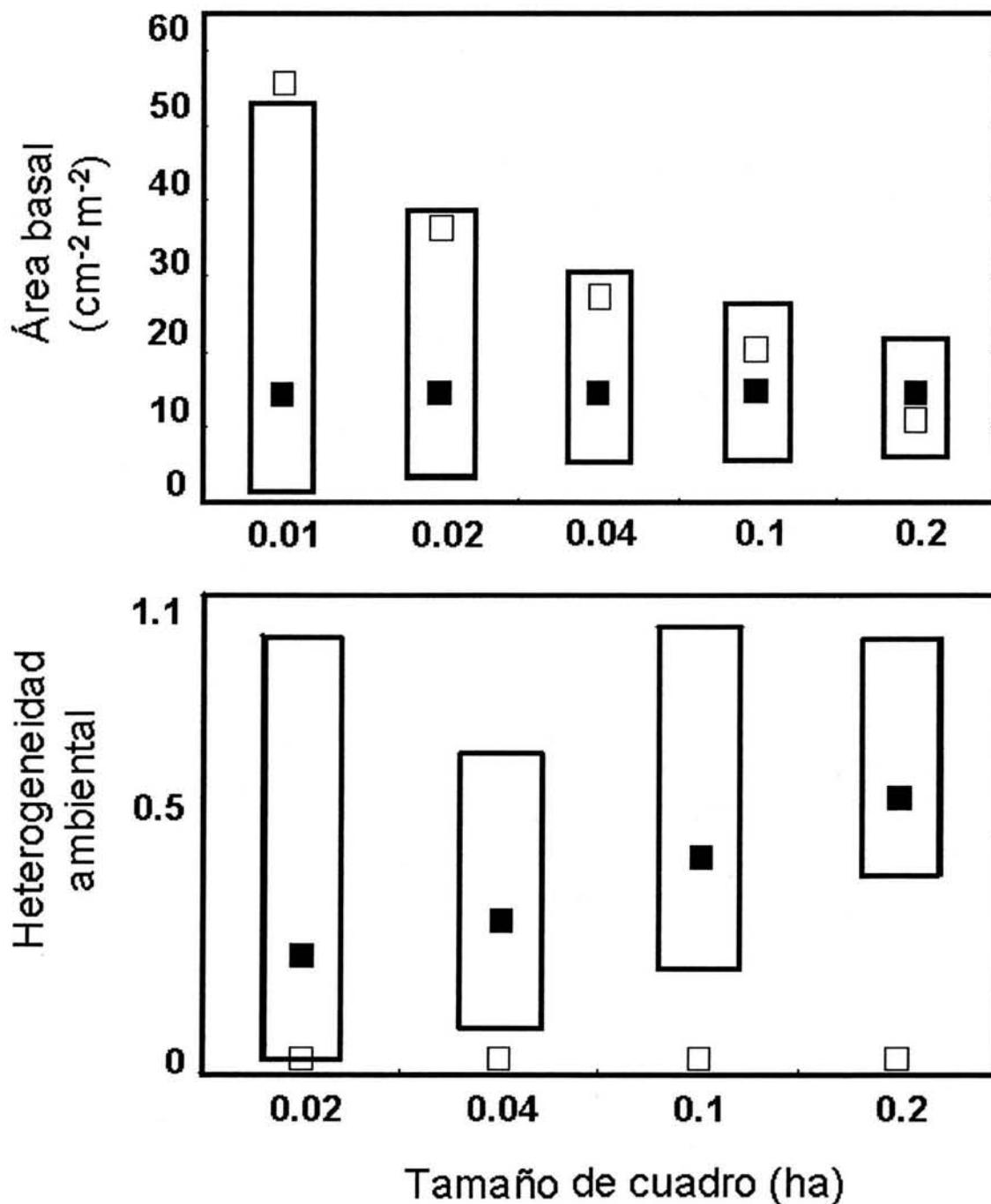


Figura 6. Comportamiento de la media aritmética (cuadros negros) y de la varianza (cuadros blancos) respecto al intervalo (rectángulos) de la heterogeneidad ambiental y del área basal comprendido en cada tamaño de cuadro.

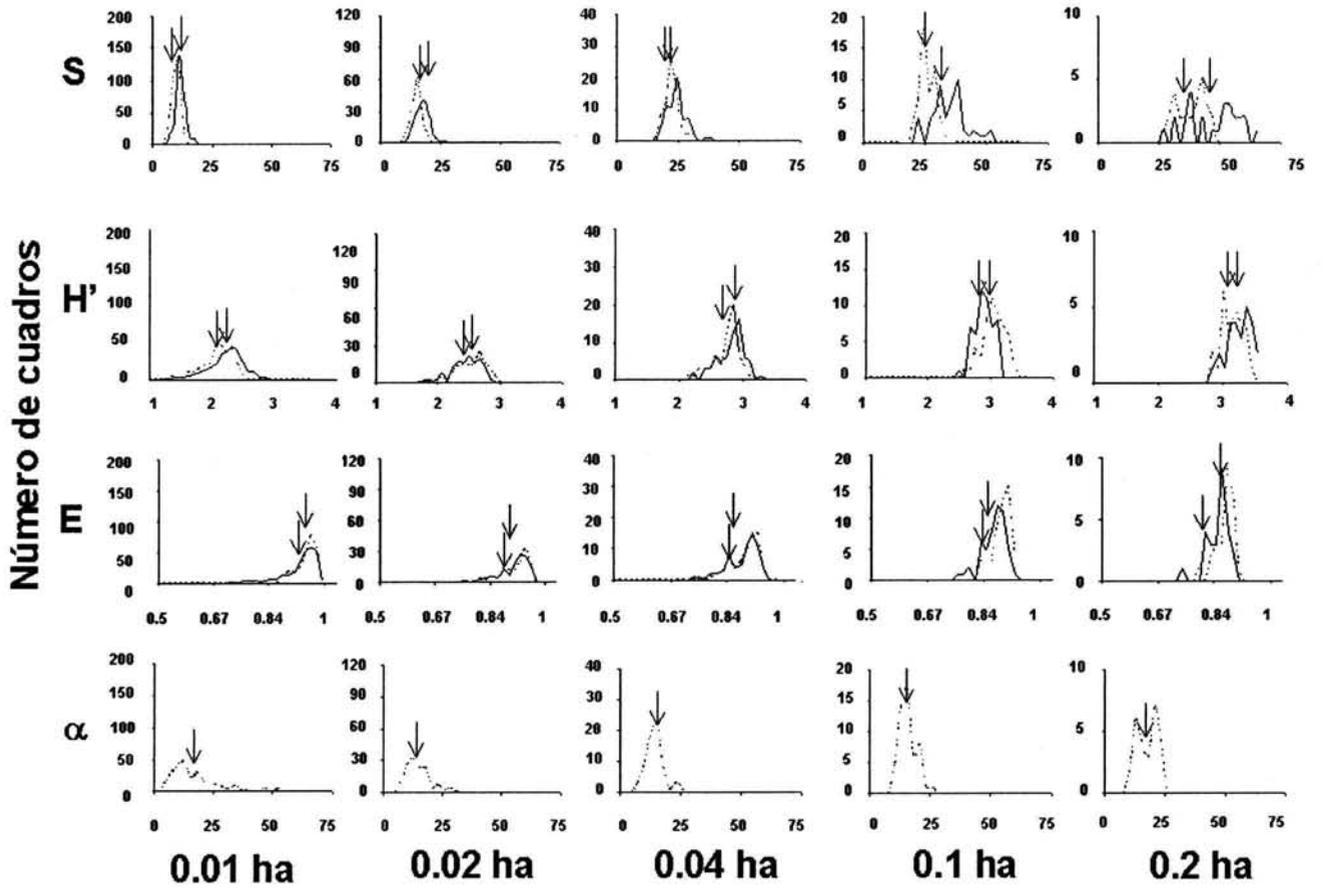


Figura 7. Distribución de frecuencias de los estimadores de diversidad para diferentes tamaños de cuadro. Las líneas continuas muestran la distribución de los estimadores calculados directamente y las punteadas aquellos calculados con rarificación. Las flechas indican la media aritmética.

Los valores de H' oscilaron entre 1.2 y 2.47 para 0.01 ha, entre 1.72 y 2.82 para 0.02 ha, entre 2.13 y 3.16 para 0.04 ha, entre 2.48 y 3.09 para 0.1 ha y entre 2.81 y 3.37 para 0.2 ha. Al aumentar el tamaño de cuadro aumentó el índice de Shannon-Weiner calculado con rarefacción promedio (0.01 ha = 2.04, 0.02 = 2.40, 0.04 = 2.70, 0.1 ha = 2.85, 0.2 ha = 3.11) (Figura 7). Su varianza disminuyó ligeramente a medida que aumentó el tamaño de cuadro (Varianza 0.01 = 0.06, 0.02 ha = 0.05, 0.04 ha = 0.04, 0.1 ha = 0.02, 0.2 ha = 0.02).

Equitatividad - Los valores de E oscilaron entre 0.72 y 0.99 para 0.01 ha, entre 0.60 y 0.97 para 0.02 ha, entre 0.74 y 0.94 para 0.04 ha, entre 0.75 y 0.92 para 0.1 ha, entre 0.74 y 0.89 para 0.2 ha. Al aumentar el tamaño de cuadro disminuyó la equitatividad promedio (0.01 ha = 0.93, 0.02 ha = 0.90, 0.04 ha = 0.88, 0.1 ha = 0.86, 0.2 ha = 0.84) (Figura 7). Su varianza disminuyó a medida que aumentó el tamaño de cuadro (0.01 ha = 0.003, 0.02 ha = 0.003, 0.04 ha = 0.002, 0.1 ha = 0.001, 0.2 ha = 0.001).

Los valores de E_r oscilaron entre 0.75 y 0.99 para 0.01 ha, entre 0.72 y 0.97 para 0.02 ha, entre 0.74 y 0.94 para 0.04 ha, entre 0.81 y 0.93 para 0.1 ha, entre 0.79 y 0.91 para 0.2 ha. Al aumentar el tamaño de cuadro disminuyó la equitatividad calculada con rarefacción promedio (0.01 ha = 0.94, 0.02 ha = 0.91, 0.04 ha = 0.89, 0.1 ha = 0.88, 0.2 ha = 0.86) (Figura 7). Su varianza disminuyó a medida que aumentó el tamaño de cuadro (0.01 ha = 0.002, 0.02 ha = 0.002, 0.04 ha = 0.002, 0.1 ha = 0.001, 0.2 ha = 0.001).

Índice α de Fisher – Los valores de α oscilaron entre 2.7 y 75.97 para 0.01 ha, entre 4.88 y 31.15, entre 6.28 y 25.09, entre 8.34 y 25.92, entre 9.14 y 22.71. El índice α de Fisher promedio se mantuvo casi constante para todos los tamaños de cuadro (0.01 ha = 16.35, 0.02 ha = 13.62, 0.04 ha = 13.49, 0.1 ha = 14.62, 0.2 ha = 16.25) (Figura 7). Su varianza disminuyó notablemente con el aumento en el tamaño de cuadro (0.01 ha = 126.34, 0.02 ha = 26.75, 0.04 ha = 13.12, 0.1 ha = 12.74, 0.2 ha = 17.76).

Los coeficientes de correlación de Pearson entre los estimadores de diversidad difirieron notablemente entre sí y entre tamaños de cuadro. En general, los estimadores calculados con rarificación estuvieron correlacionados con sus equivalentes rarificados. Los estimadores de riqueza (S , S_r , α) estuvieron claramente correlacionados entre sí, aunque su correlación fue menor de la observada los que combinan riqueza y abundancia relativa (H , H_r), y mínima con los estimadores de equitatividad (E , E_r). La magnitud de la correlación y su nivel de significancia se redujeron en general al aumentar el tamaño de cuadro. Sin embargo, se observó que en los dos mayores tamaños de cuadro (0.1 y 0.2 ha) las correlaciones no fueron significativas (Tabla 1).

Tabla 1- Coeficientes de correlación de Pearson entre los estimadores de diversidad calculados directamente y con rarefacción para distintos tamaños de cuadro y nivel de significancia de la correlación. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, **** = $p < 0.0001$, en blanco = N.S.

	S	Sr	H	Hr	E	Er	α
S	0.01 0.02 0.04 0.10 0.20	0.01 0.02 0.04 0.10 0.20	0.01 0.02 0.04 0.10 0.20	0.01 0.02 0.04 0.10 0.20	0.01 0.02 0.04 0.10 0.20	0.01 0.02 0.04 0.10 0.20	0.01 0.02 0.04 0.10 0.20
Sr	0.75 0.82 0.88	0.76 0.92 0.90 0.80 0.73 0.70 0.77 0.70 0.69 0.63 0.44 0.67 0.42 0.33 0.08 -0.37 -0.44 0.53 0.44 0.19 -0.18 -0.24 0.60 0.80 0.89 0.81 0.93	0.91 0.90 0.82 0.84 0.87 0.97 0.93 0.80 0.79 0.83 0.81 0.64 0.31 0.07 -0.20 0.84 0.71 0.36 0.11 -0.08 0.86 0.97 0.99 0.95 0.99	0.92 0.95 0.98 0.93 0.98 0.76 0.82 0.73 0.38 0.21 0.82 0.85 0.79 0.53 0.39 0.71 0.84 0.80 0.82 0.87	0.91 0.86 0.80 0.62 0.35 0.94 0.92 0.84 0.69 0.49 0.78 0.87 0.77 0.72 0.81	0.98 0.95 0.99 0.93 0.94 0.66 0.59 0.28 0.00 -0.21	0.69 0.65 0.33 0.06 -0.09
H	****	****	****	****	****	****	****
Hr	****	****	****	****	****	****	****
E	**	****	****	****	****	****	****
Er	****	****	****	****	****	****	****
α	****	****	****	****	****	****	****

Respuesta de la diversidad a los estimadores de la heterogeneidad ambiental, de la productividad y a sus interacciones para distintos tamaños de cuadro

Riqueza- La riqueza mostró una respuesta lineal positiva a la magnitud de la heterogeneidad ambiental (Figura 8). Esta respuesta es significativa únicamente para cuadros de 0.2 ha en el caso de *S*, y para cuadros de 0.1 ha y 0.2 ha para *Sr* (Tablas 2 y 3). El nivel de significancia de la respuesta oscila entre $p = 0.0159$ y $p = 0.003$; la respuesta más significativa fue la de *Sr* para 0.2 ha. El porcentaje de varianza explicado por la heterogeneidad ambiental (R^2), osciló entre valores intermedios, entre 15.86 y 24.46%; los valores de R^2 para *S* fueron mayores que para *Sr*, R^2 aumentó con el tamaño de cuadro para *Sr* (Figura 8). La sensibilidad de la riqueza a la heterogeneidad ambiental, medida a través de la β estandarizada, osciló entre 0.31 y 0.50; la sensibilidad de *Sr* es mayor que la de *S* y la sensibilidad aumenta con el tamaño de cuadro para *Sr* (Figura 9).

La riqueza mostró una respuesta lineal positiva a la magnitud del estimador de la productividad (Figura 8). Esta respuesta fue significativa para todos los tamaños de cuadro en el caso de *S*, y para cuadros mayores que o iguales a 0.04 ha en el caso de *Sr* (Tablas 2 y 3). El nivel de significancia de la respuesta osciló entre $p = 0.0183$ y $p < 0.0001$; las respuestas tendieron a ser más significativas a medida que aumentó el tamaño de cuadro; la respuesta más significativa fue la de *Sr* para 0.2 ha (Tabla 3). El porcentaje de varianza explicado por el estimador de la productividad (R^2), osciló entre valores muy bajos, como 2.01%, y otros relativamente elevados como 34.3%. Los valores de R^2 para *S* y *Sr* fueron semejantes; R^2 aumentó con el tamaño de cuadro para ambos estimadores, pero

más claramente para S (Figura 8). La sensibilidad de la riqueza a la heterogeneidad ambiental, medida a través de la β estandarizada, osciló entre 0.14 y 0.59; la sensibilidad de S y Sr fueron semejantes; la sensibilidad aumentó con el tamaño de cuadro, pero es más evidente el aumento para S (Figura 9).

El estimador de la productividad explicó consistentemente un porcentaje mayor de la varianza que la heterogeneidad ambiental. La sensibilidad de la riqueza al área basal fue consistentemente mayor que la de la heterogeneidad ambiental (Figuras 8 y 9, Tablas 2 y 3). La interacción entre la heterogeneidad ambiental y el estimador de la productividad sobre la riqueza no fue significativa para ningún tamaño de cuadro, tanto en el caso de S como de Sr (Tablas 2 y 3).

Índice de Shannon-Wiener- El índice de Shannon-Wiener mostró una respuesta lineal positiva a la magnitud de la heterogeneidad ambiental (Figura 7). Esta respuesta fue significativa únicamente para cuadros de 0.1 y 0.2 ha, tanto para H' como para $H'r$ (Tablas 2 y 3). El porcentaje de varianza explicado por la heterogeneidad ambiental, (R^2), osciló entre 11.11 y 17.73%; los valores de R^2 son similares entre H' y $H'r$ y entre tamaños de cuadro (Figura 8). La sensibilidad de la riqueza a la heterogeneidad ambiental, medida a través del valor estandarizado de β , osciló entre 0.33 y 0.42; la sensibilidad fue similar entre H' y $H'r$ y entre tamaños de cuadro (Figura 9).

El índice de Shannon-Wiener mostró una respuesta lineal positiva a la magnitud del estimador de la productividad (Figura 8). Esta respuesta fue significativa únicamente para cuadros de 0.01 y 0.2 ha en el caso de H' , y sólo para cuadros de 0.2 ha para el caso de $H'r$ (Tablas 2 y 3). El porcentaje de varianza explicado por el estimador de la productividad, (R^2), osciló entre 10.4 y 17.7%; los valores de R^2 fueron similares entre H' y $H'r$ y para distintos tamaños de cuadro. La sensibilidad de la riqueza al estimador de la productividad, medida a través del valor estandarizado de β , osciló entre 0.32 y 0.42 y fue equivalente entre H' y $H'r$ y para distintos tamaños de cuadro.

Los porcentajes de varianza explicados por los estimadores de la heterogeneidad ambiental y de la productividad fueron similares (Figura 8). La sensibilidad del índice de Shannon-Wiener a los estimadores de la heterogeneidad ambiental y de la productividad fue equivalente (Figura 9). El efecto de la interacción entre los estimadores de la heterogeneidad ambiental y de la productividad sobre el índice de Shannon-Wiener no fue significativo para ningún tamaño de cuadro, tanto en el caso de H' como de $H'r$ (Tablas 2 y 3).

Tabla 2. Análisis de regresión lineal múltiple de los efectos de la heterogeneidad ambiental (HA), de la productividad (AB) y de su interacción (HA×AB) sobre los estimadores de diversidad calculados directamente para distintos tamaños de cuadro.

Las letras en negritas resaltan los efectos que fueron significativos. La equitatividad (E) fue transformada a arco seno.

Tamaño de cuadro (ha)	Índice	Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	F	p	Porcentaje de varianza explicada	Beta estandarizada
0.01	S	AB	28.923	275	5.632	0.018	2.014	0.141
		H	0.031	275	0.396	0.529		
		E	0.047	275	5.316	0.021	1.904	-0.137
0.02	S	HA	1.167	134	0.156	0.693		
		AB	94.095	134	12.642	0.000	8.680	0.294
		HA×AB	9.403	134	0.628	0.535		
	H	HA	0.005	134	0.071	0.790		
		AB	0.064	134	0.980	0.324		
		HA×AB	0.120	134	0.605	0.612		
E	HA	0.003	134	0.382	0.537			
	AB	0.018	134	2.459	0.119			
	HA×AB	0.024	134	1.075	0.361			
0.04	S	HA	12.088	65	0.874	0.353		
		AB	255.069	65	18.476	0.000	22.402	0.473
		HA×AB	66.091	65	2.506	0.089		
	H	HA	0.003	65	0.066	0.797		
		AB	0.034	65	0.712	0.402		
		HA×AB	0.077	65	0.518	0.671		
E	HA	0.001	65	0.227	0.635			
	AB	0.024	65	5.526	0.021	7.948	-0.281	
	HA×AB	0.001	65	0.112	0.894			
0.1	S	HA	95.708	51	2.707	0.106		
		AB	735.098	51	20.108	0.000	28.681	0.535
		HA×AB	96.476	51	1.337	0.272		
	H	HA	0.196	51	7.072	0.010	11.543	0.341
		AB	0.177	51	6.370	0.014	10.396	0.323
		HA×AB	0.002	51	0.083	0.775		
E	HA	0.004	51	1.512	0.224			
	AB	0.014	51	5.910	0.018	10.571	-0.325	
	HA×AB	0.005	51	1.003	0.374			
0.2	S	HA	450.706	25	9.204	0.005	15.862	0.404
		AB	975.557	25	19.922	0.000	34.334	0.595
		HA×AB	53.157	25	1.090	0.307		
	H	HA	0.169	25	7.176	0.013	17.738	0.427
		AB	0.170	25	7.187	0.013	17.764	0.428
		HA×AB	0.002	25	0.095	0.761		
E	HA	0.000	25	0.142	0.709			
	AB	0.006	25	3.398	0.077			
	HA×AB	0.011	25	2.254	0.110			

Equitatividad- La equitatividad no mostró respuesta alguna a la magnitud de la heterogeneidad ambiental (Tablas 2 y 3).

La equitatividad mostró una respuesta lineal negativa a la magnitud del estimador de la productividad únicamente para E ; en contraste E_r no mostró respuesta alguna. Además, esta respuesta fue significativa únicamente para cuadros de 0.01, 0.04 y 0.1 ha. El nivel de significancia de la respuesta varió muy poco, y fue de $p = 0.02$ (Tabla 2). El porcentaje de varianza explicado por el estimador de la heterogeneidad ambiental (R^2), presentó valores muy bajos y osciló entre 1.90 y 10.5 %; R^2 aumentó ligeramente con el tamaño de cuadro (Figura 8). La sensibilidad de la equitatividad al estimador de la productividad, medida a través del valor estandarizado de β , osciló entre -0.13 y -0.32; la sensibilidad aumentó con el tamaño de cuadro (Figura 9).

El efecto de la interacción entre los estimadores de la heterogeneidad ambiental y de la productividad sobre la equitatividad no fue significativo para ningún tamaño de cuadro (Tablas 2 y 3).

Tabla 3- Análisis de regresión múltiple de los efectos de la heterogeneidad ambiental (HA), del área basal (AB) y de su interacción (HA×AB) sobre los estimadores de diversidad calculados con rarificación para distintos tamaños de cuadro. Las letras en negritas resaltan aquellos efectos que fueron significativos. La equitatividad (Er) fue transformada a arcoseno.

Tamaño de cuadro (ha)	Índice	Fuente de variación	Suma de Cuadrados	Grados de libertad	F	p	Porcentaje de varianza explicada	Beta estandarizada
0.01	Sr	AB	0.579	275	0.255	0.613		
		Hr	0.053	275	0.869	0.352		
	Er	AB	0.022	275	3.045	0.082		
		α	AB	364.576	263	2.895	0.090	
0.02	Sr	HA	0.353	134	0.087	0.769		
		AB	4.826	134	1.191	0.277		
		HA×AB	5.460	134	0.443	0.722		
	Hr	HA	0.001	134	0.025	0.875		
		AB	0.000	134	0.004	0.948		
		HA×AB	0.019	134	0.114	0.951		
	Er	HA	0.002	134	0.387	0.534		
		AB	0.006	134	1.08	0.300		
		HA×AB	0.013	134	0.719	0.542		
	α	HA	5.399	134	0.201	0.655		
		AB	46.350	134	1.742	0.189		
		HA×AB	69.409	134	0.862	0.462		
0.04	Sr	HA	0.150	65	0.02	0.887		
		AB	60.222	65	8.294	0.005	11.473	0.338
		HA×AB	1.720	65	0.115	0.891		
	Hr	HA	0.000	65	0.004	0.950		
		AB	0.006	65	0.131	0.718		
		HA×AB	0.016	65	0.117	0.950		
	Er	HA	0.001	65	0.203	0.653		
		AB	0.013	65	3.287	0.074		
		HA×AB	0.015	65	1.168	0.329		
	α	HA	0.641	65	0.054	0.816		
		AB	105.742	65	9.051	0.003	12.390	0.351
		HA×AB	4.556	65	0.19	0.827		
0.1	Sr	HA	46.751	51	6.237	0.015	9.730	0.313
		AB	76.871	51	10.255	0.002	15.998	0.401
		HA×AB	0.490	51	0.064	0.801		
	Hr	HA	0.125	51	6.25	0.015	11.112	0.333
		AB	0.037	51	1.898	0.174		
		HA×AB	0.039	51	0.963	0.388		
	Er	HA	0.004	51	2.258	0.139		
		AB	0.004	51	2.256	0.139		
		HA×AB	0.009	51	1.576	0.207		
	α	HA	32.708	51	3.098	0.084		
		AB	99.700	51	9.062	0.004	15.343	0.391
		HA×AB	32.742	51	1.519	0.229		
0.2	Sr	HA	214.331	25	18.435	0.000	24.466	0.502
		AB	287.282	25	24.71	0.000	32.793	0.581
		HA×AB	3.386	25	0.282	0.600		
	Hr	HA	0.117	25	6.295	0.019	17.134	0.420
		AB	0.093	25	5.021	0.035	13.666	0.375
		HA×AB	0.005	25	0.268	0.610		
	Er	HA	0.000	25	0.130	0.721		
		AB	0.002	25	1.681	0.207		
		HA×AB	0.005	25	1.339	0.287		
	α	HA	110.526	25	17.215	0.000	24.884	0.506
		AB	133.598	25	20.808	0.000	30.079	0.557
		HA×AB	1.221	25	0.183	0.672		

Índice α de Fisher- El índice α de Fisher mostró una respuesta lineal positiva a la magnitud del estimador de la heterogeneidad ambiental (Figura 7). Esta respuesta fue significativa únicamente para el cuadro de 0.2 ha. El nivel de significancia de la respuesta fue de $p = 0.0004$ (Tabla 3). El porcentaje de varianza explicado por el estimador de la heterogeneidad ambiental, R^2 , fue de 24.88% (Figura 8). La sensibilidad del índice α de Fisher al estimador de la heterogeneidad ambiental, medida a través del valor estandarizado de β , fue de 0.50 (Figura 9).

El índice α de Fisher mostró una respuesta lineal positiva a la magnitud del estimador de la productividad. Esta respuesta fue significativa para cuadros de 0.04, 0.1 y 0.2 ha; las respuestas fueron más significativas a mayor tamaño de cuadro (Tabla 3). El porcentaje de varianza explicado por el estimador de la productividad osciló entre valores intermedios, como 12.39%, y otros relativamente elevados, como 30.07% (Figura 8). La sensibilidad del índice α de Fisher al estimador de la productividad, medido como área basal, osciló entre 0.35 y 0.55; la sensibilidad aumentó con el tamaño de cuadro (Figura 9).

El estimador de la productividad explicó un mayor porcentaje de varianza que el estimador de la heterogeneidad ambiental. La sensibilidad del índice α de Fisher fue mayor al estimador de la productividad que al de la heterogeneidad ambiental. El efecto de la interacción entre los estimadores de la heterogeneidad ambiental y de la productividad sobre el índice α de Fisher no fue significativo para ningún tamaño de cuadro (Tabla 3).

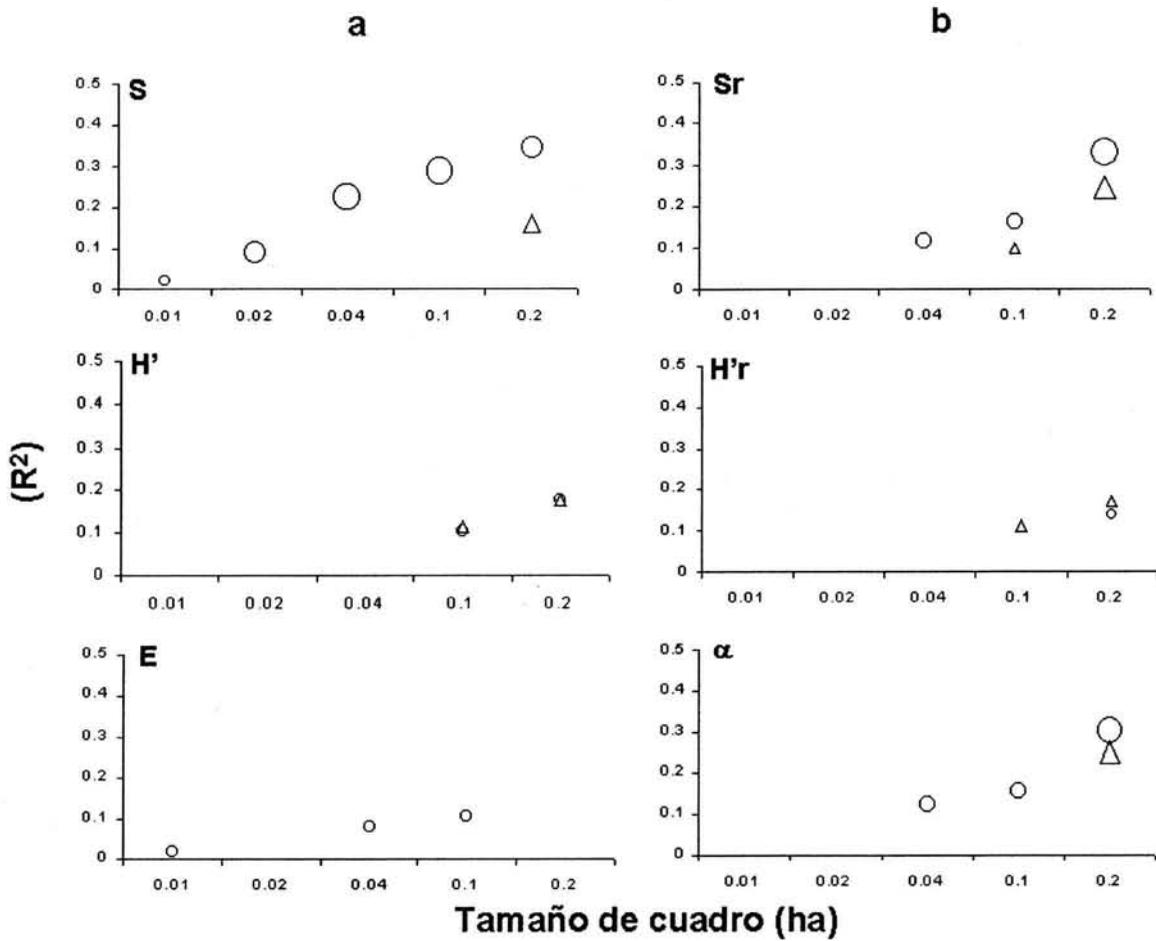


Figura 8.-Porcentaje de varianza explicado por las respuestas de los estimadores de diversidad a la heterogeneidad ambiental (triángulos) y al área basal (círculos) y sus niveles de significancia para distintos tamaños de cuadro. Los porcentajes de varianza corresponden a las R^2 de las regresiones lineales múltiples. (a) Estimadores calculados directamente. (b) Estimadores calculados con rarefacción. \circ = $p < 0.05$, \bigcirc = $p < 0.01$, \bigcirc = $p < 0.001$, \bigcirc = $p < 0.0001$.

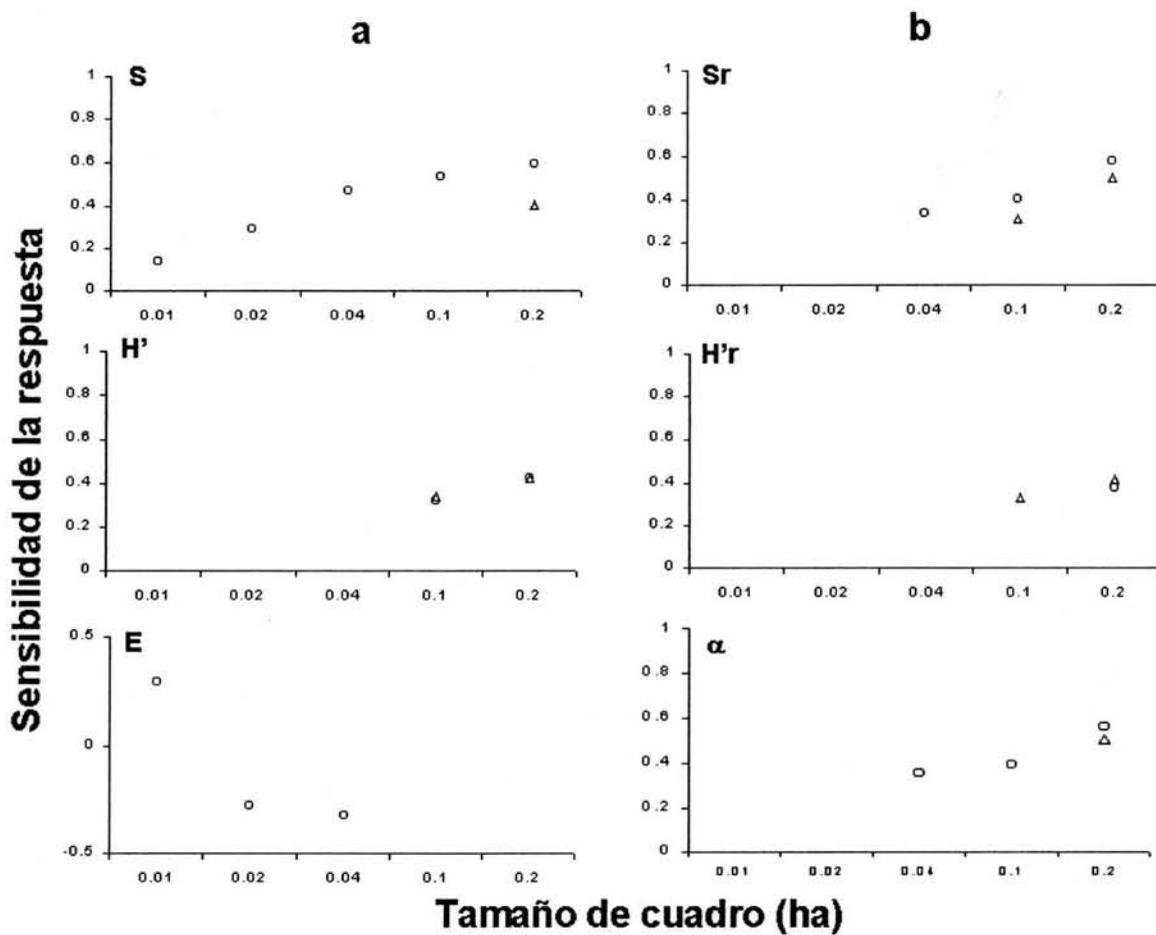


Figura 9.-Sensibilidad de la respuesta de los estimadores de la diversidad a la heterogeneidad ambiental (triángulos) y al área basal (círculos) para distintos tamaños de cuadro. Esta sensibilidad se midió a través de la magnitud de los coeficientes de las regresiones parciales estandarizados, es decir los valores estandarizados de β .

(a) Estimadores calculados directamente. (b) Estimadores calculados con rarefacción.

DISCUSIÓN

Uso de distintos tamaños de cuadro- Consistentemente, el efecto de las variables independientes sobre los estimadores de diversidad se encontró a los mayores tamaños de cuadro. Por un lado, las varianzas disminuyeron, lo que sugiere una menor contribución relativa de procesos aleatorios a tamaños de cuadro mayores. Por otro lado, el aumento de los porcentajes de varianza explicada por las variables independientes y el aumento en la sensibilidad de las respuesta de los estimadores de la diversidad a estas variables confirma las hipótesis planteadas en este trabajo. La inclusión de distintos tamaños de cuadro en el análisis, utilizado escasamente en otros trabajos (Scheiner *et al.* 2000, Waide *et al.* 1999), permitió identificar como 0.1 ha el tamaño de cuadro óptimo para la exploración de los procesos que operan en el mantenimiento de la diversidad en los bosques tropicales caducifolios.

Uso de distintos estimadores. El uso de estimadores que reflejaran distintos componentes de la diversidad de especies mostró que la heterogeneidad ambiental y la productividad tienen efectos sobre el número de especies mas no sobre sus abundancias relativas. Esto podría sugerir que la diferenciación ecológica y las restricciones al establecimiento debido a escasez de recursos operan sobre el número de especies que pueden coexistir en un área dada y no sobre el desempeño y tasa de crecimiento poblacional de las distintas especies que ahí coexisten. Por tanto, los efectos sobre las abundancias relativas no pudieron ser observados en este trabajo, y quedan por ser analizados en la comunidad arbórea de este BTC.

El uso de la rarificación permite sugerir que la respuesta de la diversidad a la heterogeneidad ambiental y a la productividad puede estar sobrestimada cuando no se controla el efecto del número de individuos sobre los estimadores de la diversidad. Lo mismo sucede con el uso de índices que no presentan sesgos por el número de individuos, como el índice α de Fisher. Se sabe que el número de individuos afecta la riqueza y la abundancia relativa de las especies presentes en un área dada (Magurran 1988). Cuando el tamaño de cuadro es menor, la incorporación de nuevas especies por efecto del incremento en el número de individuos es más frecuente (Palmer *et al.* 2000, Palmer y White 1994). Los efectos de estos sesgos pueden ser particularmente importantes en sistemas muy diversos.

En el caso particular del bosque tropical caducifolio de Chamela, se encontró evidencia de que a menores tamaños de cuadro se incorporan hasta 0.92 especies por individuo (P. Balvanera y E.Aguirre, datos no publicados). Además, los cambios en la productividad se asocian no sólo a cambios en riqueza sino también a cambios pronunciados en el número de individuos, de modo que puede haber hasta cuatro veces más individuos en un sitio que en otro (Segura *et al.* 2003). Estas evidencias muestran los efectos del número de individuos en la sobreestimación de la respuesta de la diversidad sobre todo a menores tamaños de cuadro.

Diversidad y heterogeneidad ambiental-. La respuesta de la diversidad a la heterogeneidad ambiental es congruente con otros trabajos de este tipo en la literatura (Dupré *et al.* 2002, Schmitz *et al.* 2002). Por ejemplo, la respuesta de plantas vasculares a la heterogeneidad ambiental, medida en forma similar a la

usada en este trabajo con la varianza en elevación, fue lineal positiva en los Everglades, Florida (Schmitz *et al.* 2002). La respuesta encontrada también es congruente con las hipótesis planteadas aquí (Figura 1).

En el bosque tropical caducifolio de Chamela existe un mosaico de condiciones edáficas y topográficas que están muy probablemente asociadas a una gran varianza en la disponibilidad de agua en el suelo para la plantas (Cotler *et al.* 2003, Galicia 1992, Martínez-Yrizar *et al.* 1996, Segura *et al.* 2003). Las especies de árboles en el bosque tropical caducifolio de Chamela le distribuyen diferencialmente a la largo del gradiente en disponibilidad de agua (Durán *et al.* 2003). El efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad encontrado aquí sugiere que se puede estar dando un proceso de diferenciación ecológica entre las especies de árboles, las cuales pueden coexistir en mayor número a mayores si los intervalos de condiciones o recursos son más amplios, es decir, si la heterogeneidad ambiental es mayor.

Diversidad y productividad- La respuesta lineal positiva encontrada aquí entre la diversidad y el estimador de la productividad es congruente con numerosos estudios que han analizado esta relación para comunidades de plantas a escalas locales (Groner y Novoplansky 2003, Mittelbach *et al.* 2001, Waide *et al.* 1999). Las hipótesis de este trabajo contemplaron las tres posibles respuestas de la diversidad a la productividad: unimodal, lineal positiva y lineal negativa (Figura 1).

La respuesta lineal positiva aquí encontrada se ha considerado como la sección ascendente de la respuesta unimodal, y corresponde al intervalo de bajas condiciones de productividad (Tilman 82, Tilman y Pacala 93, Guo y Berry 1998,

Scheiner et al 2000). Se sugiere que para este bosque tropical caducifolio, si las condiciones de productividad son bajas dominan procesos de exclusión de especies por la escasez de recursos, y no por interacciones competitivas.

Existen numerosas evidencias que concuerdan con el hecho de que la diversidad puede estar limitada en sitios de baja productividad por tratarse de un ambiente muy estresante que pocas especies pueden tolerar. En particular para este sistema, los valores de productividad primaria neta total anual reportados para las cuencas experimentales aquí estudiadas oscilan entre 6.1 y 8.1 T ha⁻¹ año⁻¹ (Martínez-Yrizar 1995), mientras que los valores encontrados para otros bosques tropicales caducifolios del mundo oscilan entre 6 y 16 T ha⁻¹ año⁻¹ (Martínez-Yrizar 1995). Estos sitios de baja productividad presentan muy probablemente también una baja disponibilidad de agua (Martínez-Yrizar et al. 1996), la cual ha sido propuesta como el factor limitante más importante para el establecimiento, desarrollo y reproducción de las plantas (Holbrook *et al.* 1995, Mooney *et al.* 1995). Existen evidencias de reducciones en la diversidad asociadas a baja disponibilidad de agua y de productividad primaria neta en este sitio (Martínez-Yrizar *et al.* 1996, Segura *et al.* 2003). Se ha mostrado también que se encuentra un mayor porcentaje de la biomasa total en pie muerta en la parte superior del gradiente, con menor disponibilidad de agua, que en las partes bajas (Segura *et al.* 2003).

En lo que se refiere a la naturaleza de la relación entre la diversidad y la productividad, Groner y Novoplansky (2003) muestran que la frecuencia de estudios de comunidades vegetales con respuestas positivas, en forma de U, negativas, unimodales o inexistentes entre la diversidad y la productividad no

cambia con el tipo de estimador utilizado. La comparación de estos autores se hace entre estimadores considerados indirectos, como los recursos disponibles, la precipitación o la humedad del suelo, y los directos, que se refieren a variables tomadas para la comunidad de plantas (Groner y Novoplansky 2003).

Se ha discutido (Groner y Novoplansky 2003) que el tipo de estimador utilizado para evaluar la productividad puede afectar la magnitud (grado de significancia, porcentaje de varianza explicada o sensibilidad) pero no la naturaleza (lineal positiva, unimodal o inexistente) de su efecto sobre la diversidad. Waide (1999) discute que los estimadores indirectos de la productividad pueden presentar correlaciones pobres con el valor directo de la productividad; de hecho, la magnitud de la correlación puede variar en el espacio y en el tiempo. El estimador de la productividad utilizado en este trabajo parece mostrar, por los menos para los datos disponibles, que existe una buena correlación con datos de productividad primaria neta para el sistema y los sitios aquí estudiados. En el caso de este trabajo, el área basal (el estimador utilizado) se relacionó con la productividad primaria neta de todo un año, incluyendo la variación intra-anual; queda por evaluar el efecto de las variaciones inter-anales en la correlación encontrada aquí. El área basal y la productividad primaria neta anual covarían espacialmente junto con la disponibilidad de agua y de nutrientes en el suelo (Galicia 1992, Segura *et al.* 2003), y esto puede afectar la correlación entre el estimador y el dato real.

Diversidad, heterogeneidad ambiental y productividad. Este es el primer trabajo que explora simultáneamente los efectos de la heterogeneidad ambiental y de la productividad sobre distintos estimadores de la diversidad. Tanto los

porcentajes de varianza explicados por la heterogeneidad ambiental y por la productividad, como la sensibilidad de las respuestas de la diversidad a ambas variables fueron similares. Además, no existió respuesta alguna a la interacción entre la heterogeneidad ambiental y la productividad. Ambos factores parecen operar de manera independiente y equivalente sobre la diversidad. Esto sugiere que en el bosque tropical caducifolio de Chamela operan simultáneamente y con importancias relativas equivalentes, procesos de diferenciación ecológica que evitan la exclusión competitiva, y otros que restringen el establecimiento de especies en condiciones ambientales adversas. En sitios con muy baja productividad domina probablemente el efecto restrictivo de la escasez de recursos, mientras que en ambientes menos estresantes y muy heterogéneos domina probablemente la diferenciación ecológica. La operación simultánea de procesos asociados al mantenimiento de la diversidad como la diferenciación ecológica, los factores estocásticos y las limitaciones espaciales a la dispersión de las especies ha sido documentada para la selva tropical húmeda en el sur-oeste Amazónico (Phillips *et al.* 2003). Sin embargo, estas son las primeras evidencias para el bosque tropical caducifolio de la presencia de estos dos tipos de procesos.

CONCLUSIONES

Este trabajo permitió:

1- Sugerir que posiblemente dos procesos explican la gran varianza en diversidad observada: i) la exclusión de especies derivada de las limitaciones en el establecimiento de las especies debido a la disponibilidad de recursos restringida, y ii) la especialización ecológica

2- Sugerir que se requieren tamaños de cuadro de al menos 0.1 ha en la exploración de la relación entre diversidad, heterogeneidad ambiental y productividad.

3- Afirmar que la riqueza de especies muestra una respuesta más clara a la heterogeneidad ambiental y a la productividad que la abundancia relativa de las especies

4- Recomendar que sean controlados los sesgos de muestreo asociados al número de individuos a fin de no sobreestimar la respuesta de la diversidad a la heterogeneidad ambiental y a la productividad.

REFERENCIAS

- Balvanera, P. 1999. *Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia.* Tesis de Doctorado en Ecología. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe y A. Islas. 2002. Patterns of beta diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158
- Bullock, S. H., H. A. Mooney y Medina E. (eds.) 1995. *Seasonally dry tropical forests.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Bullock, S.H. y A. Solís-Magallanes. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives of Meteorology, Geophysics and Bioclimatology Series B* 36: 297-316
- Chapin III, F. S., P. A. Matson y H. A. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology.* Springer Verlag, Nueva York.
- Clark, D. A., S. Brown, D. Kicklighter, J.Q. Chambers, J.R. Thomlinson y J. Ni. 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications* 11: 356-370
- Colwell, R. K. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Ver. 5.0
- Cotler, H., E. Durán y C. Siebe. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. En: *Historia natural de*

Chamela (eds. F. A. Noguera, J. Vega y M. Quesada). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Dupré, C., Wessberg y M. Diekmann. 2002. Species richness in deciduous forests: Effects of species pools and environmental variables. *Journal of Vegetation Science* 13: 505-516.

Durán, E., P. Balvanera, E. J. Lott, G. Segura, D. Rosas, A. Islas y M. Franco. 2002. Composición, estructura y dinámica de la vegetación. En: *Historia Natural de Chamela* (eds. F. A. Noguera, J. Vega y M. Quesada.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF.

Ezcurra, E. 1996. Jولة. Ver. 2.0

Galicia, L. 1992. *Influencia de la variabilidad de la forma de la pendiente en las propiedades físicas del suelo y su capacidad de retención de agua, en una cuenca tropical estacional*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

García-Oliva, F., J. M. Maass y L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* 34: 2491-2498

Gotelli, N. y R. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391

Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Londres.

Groner, E. y A. Novoplansky. 2003. Reconsidering diversity-productivity relationships: directness of productivity estimates matters. *Ecology Letters* 6: 965-699

- Guo, Q. y W. Berry. 1998. Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology* 79: 2555-2559
- Holbrook, N. M., J. L. Whitbeck y H. A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. En: *Seasonally dry tropical forests* (eds. S.H. Bullock , H.A. Mooney y E. Medina), pp. 243-270. Cambridge University Press, Cambridge
- Huston, M. A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species in changing landscapes.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Jaramillo, V. J. y R. L. Sanford Jr. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. En: *Seasonally dry tropical forests* (eds. S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina), pp. 346-361. Cambridge University Press, Cambridge
- Kelly, C. R., H. Banyard Smith, Y. M. Buckley, R. Carter, M. Franco, W. Johnson, T. Jones, B. May, R. Pérez-Ishiwara, A. Pérez-Jiménez, A. Solís-Magallanes, H. Steers y C. Waterman. 2001. Investigations in commonness and rarity: a comparative analysis of co-occurring, congeneric Mexican trees. *Ecology Letters* 4: 618-627
- Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay Region, Jalisco, Mexico. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*: 60
- Maass, J. M., V. Jaramillo, A. Martínez - Yirizar, F. García – Oliva y J. Sarukhán. 1994. The Chamela watershed project. Centro de Ecología, UNAM.
- Mac Arthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology.* Harper & Row, Nueva York.
- Magurran, A. 1988. *Ecological Diversity and its measurements.* Princeton University Press, Princeton.

- Martínez-Yrizar, A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. En: *Seasonally dry tropical forests* (eds. S.H. Bullock , H.A. Mooney y E. Medina), pp. 326-341. Cambridge University Press, Cambridge
- Martínez-Yrizar, A., J. M. Maass, L. A. Pérez y J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 169-175
- Mittelbach, G. G., C F. Steiner, S. M. Scheiner, K. L. Gross, H. L. Reynolds, R. B. Waide, M. R. Willig, S. I. Dodson y L. Gough. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82: 2381-2396
- Mooney, H. A., S.H. Bullock y E. Medina. 1995. Introduction. En: *Seasonally dry tropical forests* (eds. S.H. Bullock , H.A. Mooney y E. Medina), pp. 1-8. Cambridge University Press, Cambridge
- Moreno, C. 2001. *Manual de Métodos para Medir la Biodiversidad.* Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. 49 pp.
- Murphy, P. G. Y A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. En: *Seasonally dry tropical forests* (eds. S.H. Bullock , H.A. Mooney y E. Medina), pp. 9-29. Cambridge University Press, Cambridge
- Palmer, M. W., D. B. Clark y D. A. Clark. 2000. Is the number of tree species in small tropical forest plots nonrandom? *Community Ecology* 1: 95-101
- Palmer, M. W. y P. S. White. 1994. Scale dependence and the species-area relationship. *The American Naturalist* 144: 717-740
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285-307

- Phillips, O. I., P. Núñez-Vargas, A. L. Monteagudo, A. Peña-Cruz, M. E. Chuspe-Zans, W. Galiano-Sánchez, M Yli-Halla y S. Rose. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91: 757-775
- Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43: 185-215
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosenzweig, M. L. y Z. Abramsky. 1993. How are diversity and productivity related? En: *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives* (eds. R.E. Ricklefs y Schluter D.), pp. 52-65. The University of Chicago Press, Chicago
- Rzedowsky J. 1978. *Vegetación de México.* Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- SAS Institute. 1989-1996. JMP. 3.1.6.2
- Scheiner, S. M., S. B. Cox, M. Willig, G. G. Mittelbach, C. Osenberg y M. Kaspari. 2000. Species richness, species-area curves and Simpson's paradox. *Evolutionary Ecology Research* 2: 791-802
- Schloss, A. L., D. W. Kicklighter, J. Kaduk, U. Wittenberg y "participants of the Postdam NPP Model Intercomparison". 1999. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): comparison of NPP to climate and the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). *Global Change Biology* 5: 25-34

- Schmitz, M., W. Platt y J. De Coster. 2002. Substrate heterogeneity and number of plant species in Everglades savannas (Florida, USA). *Plant Ecology* 160: 137-148
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y J. A. Pérez. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169: 259-271
- Siebe, C., R. Jahn y K. Stahr. 1996. *Manual para la descripción y evaluación de suelos en el campo.* Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C., Chapingo.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* Freeman, Nueva York.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure.* Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. y S. Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives.* (eds. R.E. Ricklefs y D. Schluter), pp. 13-25. The University of Chicago Press, Chicago
- Uetz, G. W. 1975. Temporal variation in species diversity of wandering spiders (Araneae) in deciduous forest litter. *Environmental Entomology* 4: 719-724
- Waide, R. B., M. R. Willig, C F. Steiner, G. G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday y R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 257-300

- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurements of species diversity. *Taxon* 21: 213-251
- Williamson, M. 1988. Relationships of species number to area, distance and other variables. En: *Species diversity. Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution* (eds. Myers A. A. y Giller P. S.), pp. 91-115. Chapman and Hall, Londres
- Wilson, J. B., J. B. Steel, W. McG. King y H. Gitay. 1999. The effect of spatial scale on evenness. *Journal of Vegetation Science* 10: 463-468
- Wilson, S. D. 2000. Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. En: *The ecological consequences of environmental heterogeneity: The 40th symposium of the British Ecological Society* (eds. J. Hutchings M. , A. John E. y A. Stewart A. J.). Blackwell Science, Oxford
- Wright, D. H., D. J. Currie y B. A. Maurer. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. En: *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives.* (eds. R.E. Ricklefs y D. Schluter), pp. 66-74. The University of Chicago Press, Chicago
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14
- Zar, H.J. 1999. *Biostatistical Analysis*. 3 ed. Prentice Hall, New Jersey.

AGRADECIMIENTOS

Dra. Patricia Balvanera Levy

Directora de Tesis, a quien infinitamente le agradeceré el privilegio de su paciencia.

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Dra. Elva Guadalupe Escobar Briones

Dr. Carlos Martorell Delgado

Dr. Francisco Javier Alvarez Sánchez

Sinodales de esta Tesis, quienes se comprometieron intensamente corrigiendo el escrito.

Dr. Miguel Martínez Ramos

Dra. Angelina Martínez – Yrizar

Dra. Deborah Clark

Sus asesorías académicas enriquecieron enormemente este trabajo

Manuel Maass, Víctor Jaramillo, Raúl Ahedo, Salvador Araiza y al Grupo Cuencas.

Las facilidades otorgadas durante el desarrollo de este trabajo hicieron posible su realización.

Estación de Biología “Chamela” del Instituto de Biología, UNAM

El trato amable y las atenciones recibidas fueron fundamentales.

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM

El enorme respaldo y atenciones de su personal académico y administrativo durante las fases de análisis y escritura de esta Tesis permitieron concluirlo cabalmente.

Instituto de Ecología, UNAM.

Su espacio, recursos administrativos y humanos dieron luz verde a este proyecto.

Emily Lott, Alfredo Pérez, Elvira Durán.

Su compañía y lecciones en la selva de Chamela marcaron el rumbo de mi vida académica.

Sandra Quijas.

Su amistad, apoyo y solidaridad permanecen conmigo desde 1995.

Angeles Islas, Jorge Rodríguez, Mario González , Aída Castillo, Guillermo Téllez y aproximadamente cincuenta personas más hicieron posible la colosal toma de datos.

El trabajo de campo de este trabajo fue financiado con fondos de la Universidad Nacional Autónoma de México (PUMA, PADEP) y por la México-US Foundation for Science bajo la tutela de la Dra. Patricia Balvanera Levy y del Dr. Gerardo Segura. Los análisis y fase de escritura fueron financiados con apoyo del Presupuesto Operativo del Laboratorio de la Dra. Patricia Balvanera Levy y con fondos personales y familiares .

Jesús Aguirre Escobar, Carolina Cortés, Eduardo Aguirre, Angelita Rodríguez, Ricardo Cortes Rodríguez, Josefina Cortés, Roxana Cortés, Lucía Aguilera, Francisco Garza, Beatriz Almaguer, Marcia Cortés, Beatriz Cortés, Lidia Cortés. Mi Familia toda: Por su impulso decidido y generoso mediante fondos económicos, apoyo logístico, respaldo de información, anímico y moral pero sobre todo, con su inquebrantable amor durante el desarrollo de este y otros proyectos en Ciudad de México, Veracruz y Morelia.

Alejandro Serrato, Eva Gasperín, Alejandra Huitrón, Daniel Barreto, Amadeo Estrada, Claudia Carranza, Katja Moebius, Camilo Villarroel, Rodrigo Suárez.

Mis amigos de ayer, hoy y siempre.

Patricia Balvanera, Miguel Martínez, Mariana Martínez y Santiago Martínez.

Por su tiempo, espacio y comprensión.

Ricardo Cortés Tovar †, Carlos Cessa †, Jesús Aguirre Gutiérrez †

En su Memoria...

MEXICO 2004

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA