

# Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones

FERNANDO T. MAESTRE

ADRIÁN ESCUDERO

ANDREU BONET

*(editores)*



Todos los derechos reservados. Ni la totalidad ni parte de este libro, incluido el diseño de la cubierta, puede reproducirse o transmitirse por ningún procedimiento electrónico o mecánico. Cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra solo puede ser realizada con la autorización de sus titulares, salvo excepción prevista por la ley. Diríjase a CEDRO (Centro Español de Derechos Reprográficos, [www.cedro.org](http://www.cedro.org)) si necesita fotocopiar o escanear algún fragmento de esta obra.

© Copyright by  
Universidad Rey Juan Carlos  
Servicio de publicaciones  
Los autores  
Madrid, 2008

Editorial DYKINSON, S.L.  
Meléndez Valdés, 61 - 28015 Madrid  
Teléfono (+34) 91544 28 46 - (+34) 91544 28 69  
e-mail: [info@dykinson.com](mailto:info@dykinson.com)  
<http://www.dykinson.es> <http://www.dykinson.com>

ISBN: 978-84-9849-308-5  
Depósito Legal:

*Preimpresión:*

Besing Servicios Gráficos, S.L.  
[besing@terra.es](mailto:besing@terra.es)

# Evaluando el papel funcional de la biodiversidad y el patrón espacial: Una aproximación experimental utilizando la costra biológica como modelo

ANDREA DEL P. CASTILLO

Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnológicas, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, España. E-mail: [andrea.castillo@urjc.es](mailto:andrea.castillo@urjc.es)

FERNANDO T. MAESTRE

Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnológicas, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, España. E-mail: [fernando.maestre@urjc.es](mailto:fernando.maestre@urjc.es)

PABLO GARCÍA

Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnológicas, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, España. E-mail: [pablo.palacios@urjc.es](mailto:pablo.palacios@urjc.es)

ISABEL MARTÍNEZ

Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnológicas, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, España. E-mail: [isabel.martinez@urjc.es](mailto:isabel.martinez@urjc.es)

## ADRIÁN ESCUDERO

Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, Escuela Superior de Ciencias Experimentales y Tecnológicas, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, España. E-mail: *adrian.escudero@urjc.es*

## RESUMEN

Los líquenes que forman parte de la costra biológica del suelo son uno de los componentes bióticos fundamentales de los ecosistemas áridos y semiáridos de todo el planeta. Estos organismos juegan un papel muy importante en su funcionamiento y estabilidad. En los últimos años se ha producido un notable aumento en el conocimiento de su ecofisiología, dinámica, taxonomía y distribución; no obstante, muy pocos estudios han evaluado el papel funcional de los atributos de la costra biológica sobre el ecosistema. El presente trabajo plantea la siguiente hipótesis: ¿es el patrón espacial de los componentes visibles de la costra biológica tan importante como su riqueza específica, composición o equitatividad a la hora de determinar el funcionamiento del ecosistema? Para evaluarla se diseñaron dos experimentos independientes (Exp1 y Exp2) mediante un modelo artificial constituido por una comunidad de líquenes terrestres y así establecer la importancia relativa de los distintos atributos bióticos (riqueza específica, composición o equitatividad y patrón espacial) sobre funcionamiento del ecosistema evaluado mediante la respiración edáfica. Los resultados que se exponen son preliminares, ya que el experimento todavía no ha terminado. En el Exp1 no se encontraron diferencias significativas entre tratamiento, mientras que en el Exp2 hay un efecto significativo de la riqueza sobre el funcionamiento de ecosistema. Si éstos se confirman supondrían la primera evidencia empírica de un efecto positivo de la diversidad en el funcionamiento del ecosistema sin que medien efectos facilitativos ni de diferenciación de nicho entre los miembros de la comunidad.

## 17.1 INTRODUCCIÓN

La identificación de aquellas variables clave que van a determinar el funcionamiento del ecosistema ha sido una importante línea de investigación en ecología durante décadas, y aún constituye uno de los mayores retos a los que se enfrentan los ecólogos en la actualidad (Oosting 1949, Loreau *et al.* 2002). La importancia de recursos como el agua y la luz, así como

de factores abióticos como la temperatura y la orografía a la hora de determinar el funcionamiento de numerosos ecosistemas es bien conocida (Noy-Meir 1973, Reynolds *et al.* 2004). En las últimas décadas, no obstante, se está prestando especial interés al papel que juegan las comunidades bióticas. A nivel global, regional y local, el conjunto de organismos vivos, desde los microorganismos hasta las plantas y animales superiores, determinan la productividad de los ecosistemas, controlan los ciclos de nutrientes y afectan la estabilidad climática (Lubchenco *et al.* 1991). Por lo tanto, entender cómo la estructura y composición de las comunidades bióticas afecta a los procesos que determinan la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas naturales es todavía un reto (Pimm 1984). Debido a una preocupación creciente por las consecuencias ecológicas de su pérdida, la biodiversidad ha sido el objeto de un sinnúmero de artículos en las dos últimas décadas; éstos han tenido como principal objetivo comprender su papel en el funcionamiento y estabilidad de los ecosistemas (véase Loreau *et al.* 2002, Kinzig *et al.* 2002 y Hooper *et al.* 2005 para revisiones recientes sobre el tema). Dichos estudios han puesto de manifiesto, tanto el número de especies *per se* (i.e. riqueza específica) como su abundancia relativa e identidad son determinantes clave de atributos como la productividad en un ecosistemas acuáticos y terrestres (Jones y Lawton 1995, Hooper y Vitousek 1997, Loreau *et al.* 2002, Bruno *et al.* 2006, Hooper *et al.* 2005). Pese a que estos estudios han promovido importantes avances en nuestro conocimiento sobre el papel funcional de la biodiversidad, poco se conoce sobre la importancia relativa de este atributo ecosistémico frente a otros concurrentes como determinantes del funcionamiento y estabilidad del ecosistema (Tilman 2001). Entre estos atributos, el patrón espacial de los organismos merece una mención especial.

La presencia de patrones no aleatorios en la distribución espacial de plantas, animales y organismos edáficos es la norma, más que la excepción, en la mayoría de ecosistemas terrestres (Perry 1995, Dale 1999, Ettema y Wardle 2002). Numerosos estudios teóricos y modelos han puesto de manifiesto la importancia de estos patrones para el mantenimiento de la estructura de las comunidades y su diversidad, así como para el funcionamiento del ecosistema (p. ej. Pacala y Deutschman 1995, Tilman y Kareiva 1997, Bolker *et al.* 2003). No obstante, y a pesar del reconocimiento de su importancia, hasta la fecha pocos estudios han evaluado empíricamente cómo afecta el patrón espacial de los organismos a proce-

sos como la coexistencia intra- e interespecífica y la estructura de la comunidad (Schmid y Harper 1985, Belgeson 1990, Stoll y Prati 2001, Tirado y Pugnaire 2003, Monzeglio y Stoll 2005). Asimismo, muy pocos estudios han evaluado si estos patrones *per se* están directamente relacionados con el funcionamiento de los ecosistemas (Kikivdze *et al.* 2005a, Maestre *et al.* 2005b), y ninguno de ellos ha utilizado una aproximación experimental.

La costra biológica formada por bacterias, cianobacterias, algas, musgos y líquenes, constituye uno de los principales componentes bióticos de los ecosistemas áridos y semiáridos de todo el planeta (West 1990, Belnap y Lange 2001). Esta costra tiene un importante papel en el mantenimiento del funcionamiento de estos ecosistemas, ya que constituye un importante aporte de carbono y nitrógeno al suelo, incrementa su estabilidad y lo protege frente a la acción erosiva de la lluvia y el viento (Belnap *et al.* 2001). De la misma manera, puede influenciar el establecimiento (Zaady *et al.* 1997, Prasse y Bornkamm 2000), estado nutricional (Harper y Belnap 2001) e hídrico (DeFalco *et al.* 2001) de las plantas vasculares, y sirve de hábitat a numerosas especies de invertebrados y microorganismos. Dado el importante papel que la costra biológica tiene en el funcionamiento de los ecosistemas semiáridos (West 1990, Belnap *et al.* 2001), no es de extrañar que en los últimos años se haya producido un notable aumento en el conocimiento de la ecofisiología, dinámica, taxonomía y distribución de sus constituyentes (p. ej., Lange *et al.* 1992, Eldridge 1996, Eldridge y Tozer 1997). No obstante, muy pocos estudios han evaluado el papel funcional de los atributos de este importante componente del ecosistema. Maestre *et al.* (2005b) encontraron que atributos como la cobertura, la diversidad y el patrón espacial de la costra biológica determinaron indicadores de la funcionalidad del ecosistema como la respiración edáfica y el contenido en nitrógeno del suelo. No obstante, la naturaleza observacional de este estudio no permite determinar si estos resultados estuvieron influenciados por otras variables no controladas.

En este capítulo se presentan los resultados preliminares de un estudio que tiene como objetivo principal evaluar la importancia relativa de distintos atributos bióticos (composición, riqueza específica, equitatividad y patrón espacial) como determinantes del funcionamiento del ecosistema utilizando una aproximación experimental. Se utiliza como comunidad modelo la costra biológica de zonas yesíferas del sur de la Comunidad

de Madrid, que se encuentra dominada por líquenes terrícolas (Crespo y Barreno 1975, Maestre *et al.* 2005b, Martínez *et al.* 1996). La hipótesis evaluada en este estudio es: ¿el patrón espacial de los componentes visibles de la costra biológica (líquenes y musgos) es tan importante como su riqueza específica, composición o equitatividad a la hora de determinar el funcionamiento del ecosistema? Los objetivos específicos fueron: (i) evaluar, utilizando una aproximación experimental, si la diversidad y el patrón espacial de las comunidades de la costra biológica determinan el funcionamiento del ecosistema en ambientes gipsícolas semiáridos y (ii) determinar la importancia relativa de los diferentes componentes de la biodiversidad y el patrón espacial como determinantes del ecosistema.

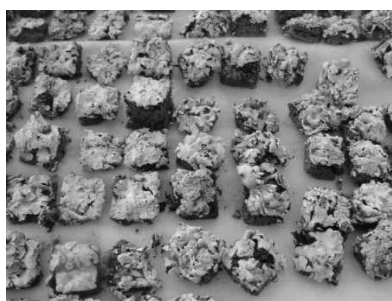
## 17.2. MATERIALES Y MÉTODOS

Para cumplir los objetivos de este estudio se pusieron en marcha durante junio de 2006 dos experimentos realizados con macetas en las instalaciones que la Universidad Rey Juan Carlos tiene en el Campus de Móstoles, a unos 18 km de Madrid. El primero de ellos, denominado en lo sucesivo como Experimento 1, evalúa el papel de la riqueza específica, la composición y el patrón espacial en el funcionamiento del ecosistema a pequeña escala. El segundo experimento (Experimento 2) evalúa los efectos de la riqueza específica, la equitatividad y el patrón espacial como determinantes de dicho funcionamiento.

### 17.2.1 Unidad experimental

En los dos experimentos realizados, las unidades experimentales consistieron en macetas de PVC de 20 (diámetro) x 8 (altura) cm. Estos contenedores se llenaron con 7 cm de suelo rico en yeso (recolectado de una cantera abandonada en las inmediaciones de Chinchón, Madrid), homogeneizado previamente con una hormigonera. Sobre estas macetas se recrearon de forma artificial comunidades de líquenes con una cobertura total en todos los casos del 60%, valor que se encuentra dentro del rango encontrado en condiciones de campo (39-98%; Maestre *et al.* 2005b). Las especies utilizadas en los dos experimentos fueron las siguientes: *Acarospora nodulosa* (Dufour) Hue, *Cladonia convoluta* (Lam.) Cout, *Collema cris-*

*pum* (Huds.) F.H.Wigg.r, *Diplostiches diacapsis* (Ach.) Lumbsch, *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm, *Leproloma membranaceum* (Dicks.) Vain, *Fulgensia subbracteata* (Nyl.) Poelt, *Squamarina lentigera* (Weber) Poelt, *Toninia sedifolia* (Scop.) Timdal, *Squamarina cartilaginea* (With.) P.James. Estas especies se encuentran entre las más abundantes dentro de los afloramientos gipsícolas del sur de la Comunidad de Madrid (Crespo y Barreno 1975, Martínez *et al.* 2006). Se recolectaron fragmentos de estas especies en distintos afloramientos gipsícolas del sur de Madrid y se transportaron al laboratorio, donde fueron cortados en cuadrados de  $0,5 \times 0,5$  cm (Figura 17.1A-B). Estos cuadrados se sembraron posteriormente en las macetas para recrear las comunidades de costra biológica según el diseño experimental de cada experimento (véase el siguiente apartado; Figura 17.1C). Una vez terminada la siembra, las macetas se mantuvieron en invernadero durante un mes. Pasado este tiempo, las macetas se sacaron al aire libre, donde permanecen bajo condiciones de luz, temperatura y humedad natural desde finales de julio de 2006 hasta la actualidad (Figura 17.1D).



(A)



(B)



(C)



(D)

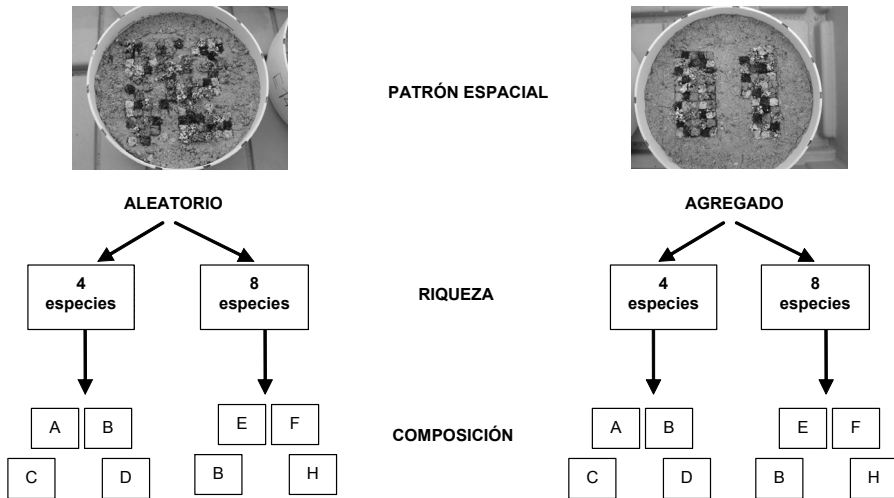
**Figura 17.1.** Detalle de trozos de costra biológica del suelo (A), vista general de trozos de diferentes especies de líquenes durante el montaje (B), siembra de líquenes en las macetas (C) y vista general de los Experimentos 1 y 2 una vez concluido su montaje (D).



### 17.2.2. Diseño experimental

#### 17.2.2.1. Experimento 1

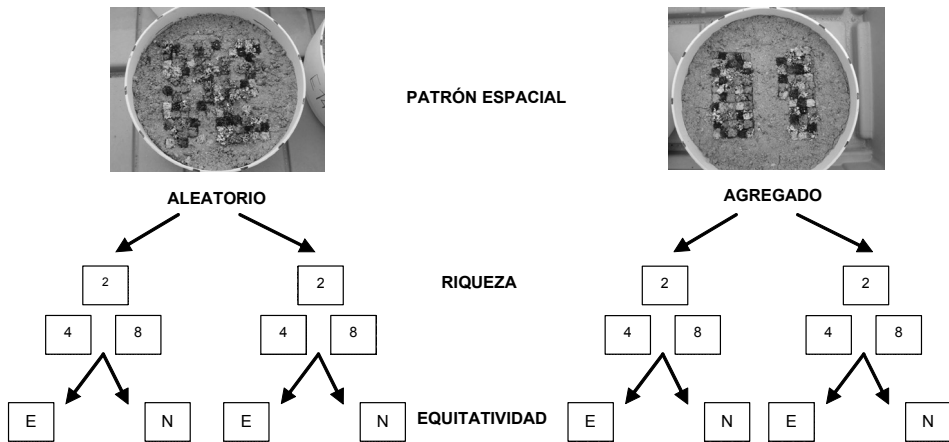
Con el fin de evaluar de forma independiente los efectos de la riqueza específica, la composición y el patrón espacial de las comunidades de costra biológica en el funcionamiento del ecosistema, se diseñó un experimento con cuatro niveles de composición (combinación de especies asignada aleatoriamente entre las diez especies seleccionadas; véase apartado anterior) anidados en dos niveles de riqueza específica (4 y 8 especies). Cada combinación de composición y riqueza específica se estableció bajo dos niveles de patrón espacial (agregado y aleatorio; Figura 17.2). El número de especies seleccionados para el factor riqueza fue tomado del rango encontrado en campo (Maestre *et al.* 2005b). La cobertura ocupada por cada especie fue del 15% y del 7.5% para los tratamientos con 4 y 8 especies, respectivamente. Cada combinación de riqueza, composición y patrón espacial fue replicada 6 veces, para dar un total de 96 macetas en este experimento. Éstas se repartieron en 6 bloques de 16 macetas cada uno, de modo que en cada bloque se colocó una réplica por cada combinación de tratamientos.



**Figura 17.2.** Diseño del experimento Riqueza - Composición - Patrón espacial (Experimento 1). Las letras A-H representan las diferentes combinaciones de especies de líquenes utilizadas; estas combinaciones de especies utilizadas para este experimento se pueden ver en el Apéndice, que se encuentra en el CD adjunto (carpeta "Capítulo 17", archivo "Apéndice 17.doc").

17.2.2.2. *Experimento 2*

Este experimento se ha diseñado para evaluar, de forma independiente y mediante un diseño factorial, los efectos de la riqueza específica (dos, cuatro y ocho especies), la equitatividad (composición equitativa vs. comunidades con una distribución geométrica de las abundancias entre las especies; Wilsey y Polley 2004) y el patrón espacial (agregado vs. aleatorio). Para ello se seleccionaron aleatoriamente combinaciones de especies (seis para cada uno de los niveles de riqueza específica; Figura 17.3). Una vez realizada esta selección se determinó la cobertura de cada especie en el nivel equitativo (30, 15 y 7.5% para los tratamientos con dos, cuatro y ocho especies, respectivamente). En los tratamientos no equitativos, se asignó un valor de cobertura basado en una distribución geométrica de las especies que produjo una pendiente de rango-abundancia aproximada de -0.26 (39:21%, 25:20:11:4% y 24:17:10:4:2:1:1:1% de cobertura para los tratamientos de dos, cuatro y ocho especies, respectivamente; la cobertura de cada especie dentro de cada tratamiento fue asignada aleatoriamente). Este valor corresponde a la pendiente media encontrada en un muestreo de la costra biológica en 100 cuadrados de 30 × 30 cm situados en la zona donde se recolectaron los líquenes para este experimento (F. T. Maestre, I. Martínez y A. Escudero, datos no publicados). Cada combinación de ri-



**Figura 17.3.** Diseño del experimento Riqueza-Equitatividad-Patrón espacial (Experimento 2). 2, 4, y 8 son el número de especies empleadas para el factor riqueza. E: Equitativo; N: No equitativo. Las combinaciones de especies utilizadas para este experimento se pueden ver en el Apéndice, que se encuentra en el CD adjunto (carpeta "Capítulo 17", archivo "Apéndice 17.doc").

queza y equitatividad se estableció bajo dos patrones espaciales (agregado y aleatorio). Cada combinación de riqueza, composición y patrón espacial fue replicada 6 veces, para dar un total de 72 macetas en este experimento. Éstas se repartieron en 6 bloques de 12 macetas cada uno, de modo que en cada bloque se colocó una réplica de cada combinación de tratamientos.

### **17.2.3. Mediciones**

Como indicador de funcionalidad del ecosistema se utilizó la respiración edáfica, ya que es un buen indicador de la actividad microbiana del suelo y tiene un gran interés en el contexto de cambio global en el que nos encontramos (Rustad *et al.* 2000). Esta variable se midió mensualmente en cada una de las macetas entre julio y noviembre de 2006, y posteriormente entre febrero y junio de 2007 con un medidor automático LI-COR 8100 (LI-COR, Lincon, Nebraska, USA). No pudieron realizarse medidas durante los meses de noviembre de 2006 y enero de 2007 debido a los bajos valores de respiración encontrados. Se utilizó la media de la respiración y su coeficiente de variación como variables respuesta en los dos experimentos.

De forma simultánea a las medidas de la respiración edáfica, se tomaron datos de humedad y temperatura del suelo en cada una de las macetas. La humedad del suelo (0-5 cm de profundidad) se evaluó mediante la técnica del "time domain reflectometry" (TDR, Topp y Davis 1985). La temperatura del suelo se evaluó a 2 cm de profundidad utilizando diodos protegidos.

### **17.2.4. Análisis estadístico**

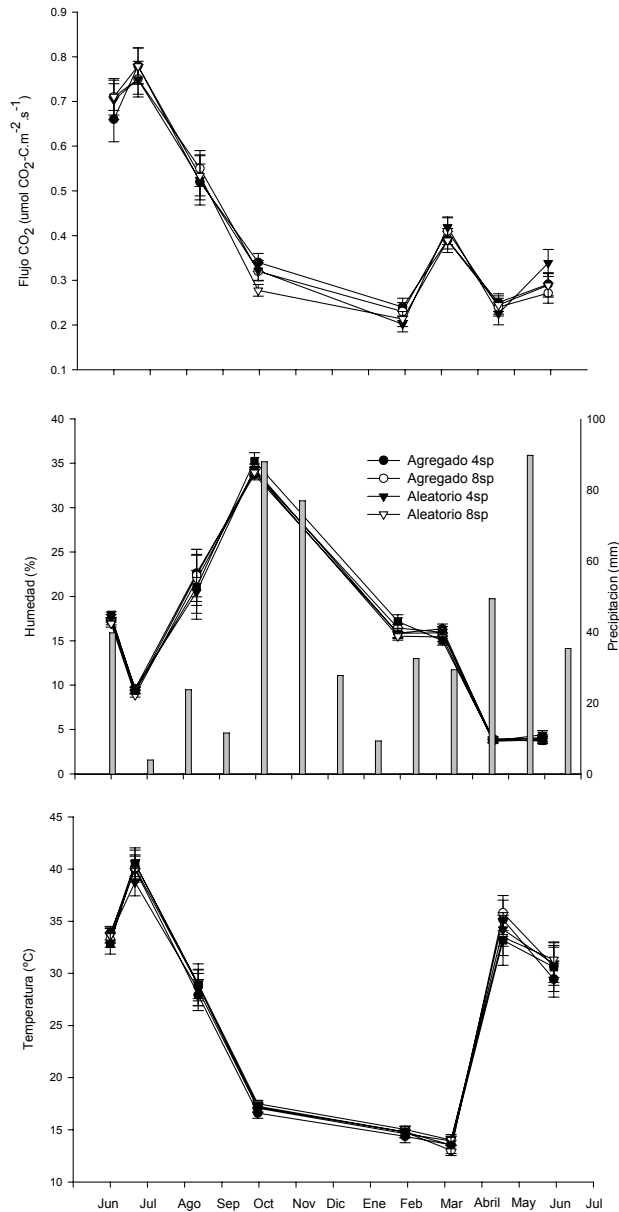
Las relaciones existentes entre la respiración (variable dependiente) y la temperatura y humedad edáficas (variables independientes) obtenidas en cada uno de los experimentos se evaluaron inicialmente utilizando un modelo de regresión múltiple por pasos sucesivos. Previamente a la realización de estas regresiones se comprobó la colinealidad de las variables independientes utilizando el factor de inflado de la varianza (FIV). Este estadístico es un indicador de la independencia de una variable con respecto a

las otras variables independientes de la ecuación de regresión, calculándose con la siguiente ecuación (Etxeberría 1999):

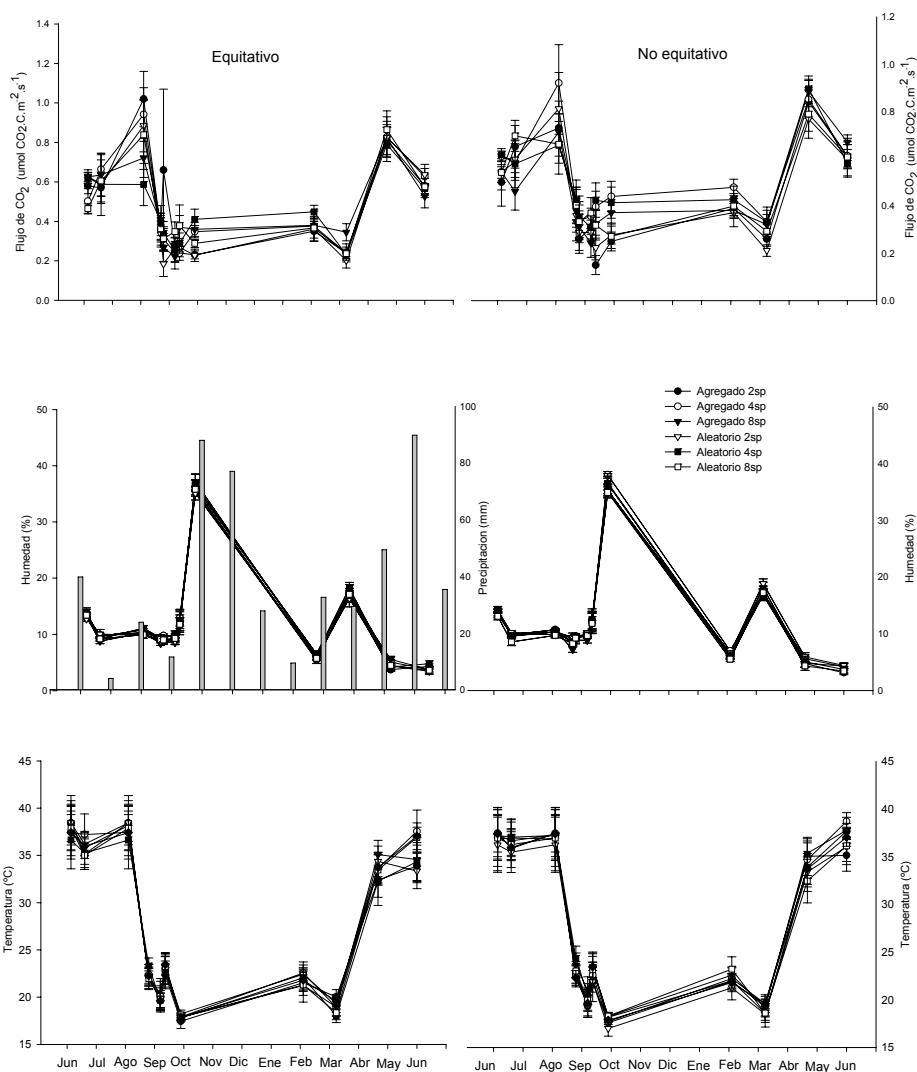
$$FIV = \frac{1}{1 - R_i^2}$$

donde  $R_i^2$  es el coeficiente de determinación múltiple entre la variable cuya multicolinealidad se está calculando y el resto de variables independientes. El FIV fue en todos los casos inferior a 2, indicando la ausencia de una multicolinealidad importante (Chatterjee y Price 1991). Asimismo, se evaluaron los residuales una vez realizadas las regresiones, con el fin de evaluar si los datos se ajustaron a los supuestos de estos análisis, comprobándose que éstos siguieron una distribución normal en ambos experimentos (datos no presentados). No obstante, presentaron un elevado grado de autocorrelación de primer orden (datos no presentados), por lo que se violó la independencia de los mismos. Debido a ello se utilizaron análisis de autoregresión mediante el método Prais-Winsten (SPSS 2004). Estos análisis se realizaron de forma independiente para los experimentos 1 y 2.

Los datos del Experimento 1 fueron analizados mediante análisis de la varianza (en lo sucesivo ANOVA) de tres factores: patrón espacial (fijo) riqueza específica (fijo) y composición (aleatorio). Este último factor se anidó dentro de la riqueza específica. Los términos de error utilizados para evaluar los efectos de la riqueza específica y el patrón espacial fueron, respectivamente la composición y la interacción composición  $\times$  patrón espacial (Quinn y Keough 2002). Un efecto significativo de la composición indicaría que comunidades con el mismo número de especies pero con distinta composición afectan de forma diferente al funcionamiento del ecosistema. La habilidad de este análisis de detectar el efecto de la composición proporciona importantes ventajas sobre otros diseños experimentales que no permiten separar los efectos de la riqueza específica de los de la composición (Schmid *et al.* 2002). Los datos del Experimento 2 fueron analizados mediante un ANOVA de tres factores fijos: patrón espacial, riqueza específica y equitatividad. En este caso se utilizó el residual como término de error de todos estos factores. En este experimento, las diferencias entre niveles de riqueza fueron evaluadas mediante el método de Tukey, con un nivel de significación de 0,05. Los análisis estadísticos de los datos se realizaron utilizando el programa SPSS para windows versión 14 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).



**Figura 17.4.** Flujo de CO<sub>2</sub> del suelo (arriba), temperatura del suelo a 2 cm de profundidad (centro) y precipitación y porcentaje de humedad del suelo (abajo) obtenidos en el Experimento 1. Los datos representan la media  $\pm$  el error estándar ( $n = 6$ ); sp = número de especies.

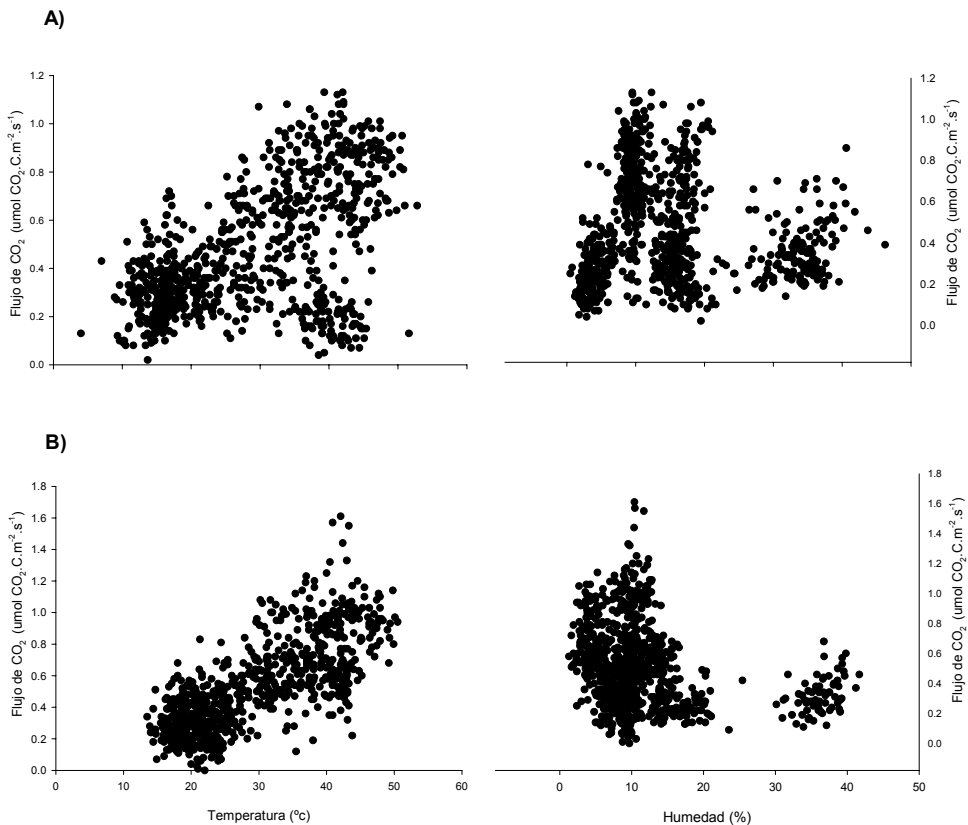


**Figura 17.5.** Flujo de CO<sub>2</sub> del suelo (arriba), precipitación y porcentaje de humedad del suelo (centro) y temperatura del suelo a 2 cm de profundidad (abajo) en el Experimento 2. Los datos representan la media ± el error estándar (n = 6); sp = número de especies.

### 17.3. RESULTADOS

La tendencia de la respiración edáfica en los dos experimentos durante el periodo observado fue la misma, con valores altos en los meses más calidos (junio-julio) y valores bajos en los meses fríos (octubre y febrero; Figuras 17.4 y 17.5). Tras un fuerte evento de precipitación producido en mayo de 2007, los datos de respiración fueron más bajos que los de abril, un mes históricamente más frío.

En la Figura 17.6 (A y B) se relaciona la respiración edáfica con la temperatura y la humedad de las macetas en los dos experimentos. Hay una clara relación de la respiración con la temperatura del suelo y en menor grado con la humedad durante el primer año de muestreo. Los análisis de autorregresión



**Figura 17.6.** Relaciones entre el flujo de CO<sub>2</sub> y la respiración y la temperatura en los Experimentos 1 (A) y 2 (B) durante el transcurso del experimento.

revelaron que tanto la temperatura como la humedad fueron predictores significativos de la respiración en el Experimento 1 (Rho = 0.499, Coeficiente de la temperatura = 0.011,  $t = 11.56$ ,  $P < 0.001$ , Coeficiente de la humedad = 0.004,  $t = 3.90$ ,  $P < 0.001$ ), pero sólo la temperatura fue un predictor significativo en el Experimento 2 (Rho = 0.334, Coeficiente de la temperatura = 0.017,  $t = 16.86$ ,  $P < 0.001$ , Coeficiente de la humedad = -0.001,  $t = -1.03$ ,  $P = 0.303$ ).

Por lo que respecta al efecto de los tratamientos, en el Experimento 1 no se encontraron diferencias significativas entre los mismos, ni con la media ni con el coeficiente de variación de la respiración edáfica a lo largo del periodo estudiado (Fig. 17.7; Tabla 17.1). No obstante, en el Experimento 2 se encontró un efecto significativo de la riqueza específica en la media y el coeficiente de variación de la respiración edáfica (Tabla 17.2). Los macetas con riqueza de cuatro especies muestran valores más altos de flujo de  $\text{CO}_2$  que los que contiene dos especies. Asimismo, el coeficiente de variación de las macetas que tiene dos especies es significativamente más alto que los que contienen cuatro y ocho especies (Figura 17.7).

**Tabla 17.1.** Resumen del ANOVA realizado con la media y el coeficiente de variación de la respiración edáfica de las macetas del Experimento 1 (medidas tomadas entre junio de 2006 y 2007).

A) Media

Fuente	gl	Media cuadrática	F	Significación
Riqueza	1	0,0004	0,219	0,656
Composición(Riqueza)	6	0,0018	0,369	0,897
Patrón espacial	1	$1,07 \cdot 10^{-6}$	0,001	0,979
Riqueza $\times$ Patrón espacial	1	0,0004	0,329	0,587
Composición(Riqueza) $\times$ Patrón espacial	6	0,0015	0,302	0,934
Error	80	0,0050		

B) Coeficiente de variación

Fuente	gl	Media cuadrática	F	Significación
Riqueza	1	0,0011	0,095	0,768
Composición(Riqueza)	6	0,0122	0,912	0,491
Patrón espacial	1	0,0021	0,320	0,592
Riqueza $\times$ Patrón espacial	1	0,0010	0,157	0,705
Composición(Riqueza) $\times$ Patrón espacial	6	0,0065	0,488	0,815
Error	80	0,0134		



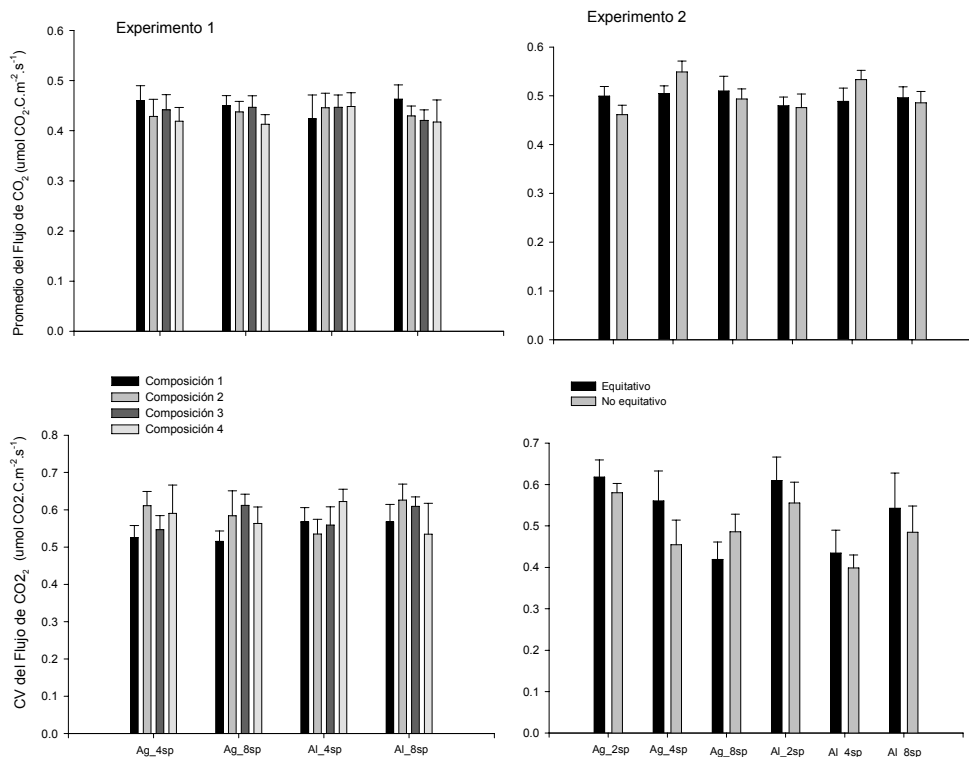
**Tabla 17.2.** Resumen del ANOVA realizado con la media y el coeficiente de variación de la respiración edáfica de las macetas del Experimento 2 (medidas tomadas entre junio de 2006 y mayo de 2007). *P* valores menores que 0,05 van en negrita.

## A) Media

Fuente	gl	Media cuadrática	F	Significación
Riqueza	2	0,0096	3,227	0,047
Equitatividad	1	0,0002	0,069	0,794
Patrón espacial	1	0,0017	0,575	0,451
Riqueza × Equitatividad	2	0,0077	2,575	0,085
Riqueza × Patrón espacial	2	0,0003	0,091	0,914
Equitatividad × Patrón espacial	1	0,0008	0,274	0,602
Riqueza × Equitatividad × Patrón espacial	2	0,0005	0,168	0,845
Error	60	0,0030		

## B) Coeficiente de variación

Fuente	gl	Media cuadrática	F	Significación
Riqueza	2	0,115	6,420	0,003
Equitatividad	1	0,025	1,412	0,239
Patrón espacial	1	0,004	0,245	0,623
Riqueza × Equitatividad	2	0,009	0,495	0,612
Riqueza × Patrón espacial	2	0,035	1,950	0,151
Equitatividad × Patrón espacial	1	0,002	0,139	0,711
Riqueza × Equitatividad × Patrón espacial	2	0,014	0,799	0,454
Error	60	0,018		



**Figura 17.7.** Promedio (arriba) y coeficiente de variación (abajo) de flujo de CO<sub>2</sub> del suelo de los tratamientos para los dos experimentos. Ag\_2sp = patrón espacial agregado, dos especies; Ag\_4sp = patrón espacial agregado, cuatro especies; Ag\_8sp = patrón espacial agregado, ocho especies; patrón espacial; Al\_2sp = patrón espacial aleatorio, dos especies; Al\_4sp = patrón espacial aleatorio, cuatro especies y Al\_8sp = patrón espacial aleatorio, ocho especies. Las barras de error corresponden al error estándar ( $n = 6$ ).

## 17.4. DISCUSIÓN

Son varios los factores ambientales que determinan procesos ecosistémicos como los evaluados en este estudio (Vitousek y Hopper 1993). Distintos autores han puesto de manifiesto que los atributos de las comunidades bióticas pueden tener un mayor efecto sobre el funcionamiento del ecosistema que los factores abióticos (Van Cleve *et al.* 1991, Chapin *et al.* 2000). Es así como muchos estudios en ecología se han centrado en la im-

portancia de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas (Hooper *et al.* 2005, Tilman *et al.* 1997). Pese a la dificultad que entraña separar el efecto de los distintos atributos de las comunidades (riqueza específica, patrón espacial, cobertura, etc.) en el funcionamiento del ecosistema, grandes esfuerzos se han dedicado para conseguir dicho fin durante las dos últimas décadas. La riqueza de especies ha sido uno de los factores más estudiados (Tilman *et al.* 1997, Hector *et al.* 1999, Loreau *et al.* 2002, Hooper *et al.* 2005), pero también lo han sido la composición (Hooper *et al.* 2005), la equitatividad (Wilsey y Potvin 2000, Maestre y Reynolds 2006) y, en menor grado, el patrón espacial (Pacala y Deutschman 1995, Bolker *et al.* 2003, Maestre *et al.* 2005b, Kikvidze *et al.* 2005b, Maestre 2006). La mayoría de estos estudios han evaluado el efecto de estos atributos de forma independiente, y los resultados obtenidos hasta la fecha no son del todo concluyentes (véase Hooper *et al.* 2005 para una reciente revisión sobre el efecto de la diversidad en el funcionamiento del ecosistema). Algunos experimentos tienden a confundir el efecto de la riqueza específica con el de la composición (Hooper *et al.* 2005) y pocos autores han diseñado experimentos para, de una manera integrada, establecer la importancia específica de cada uno de los atributos mencionados. Hooper (1997) señala la importancia relativa de la composición sobre el funcionamiento en una sabana de California, así como la correlación que existe entre dichos atributos (a mayor riqueza específica mayor probabilidad que influya la composición en el funcionamiento). Sin embargo, nuestros resultados indican que no hay respuesta significativa de la composición y las interacciones sobre la estabilidad y funcionamiento del ecosistema en ninguno de los experimentos realizados.

El patrón espacial es otro de los atributos bióticos evaluados en nuestros experimentos. Evidencias de estudios previos demostraron su importancia sobre el ecosistema. Así, utilizando modelos espacialmente explícitos, Pacala y Deutschman (1995) encontraron que el patrón espacial de árboles forestales afecta la habilidad del ecosistema de fijar CO<sub>2</sub> atmosférico. Simioni *et al.* (2003), en otro estudio de modelización, demostraron que la estructura espacial de los árboles influyen la producción primaria y el flujo de agua en un ecosistema de sabana, mientras que Guo *et al.* (2003) observaron que cambios en el patrón espacial de los árboles dentro de un bosque modificaron su capacidad para retener agua. Por su parte, Maestre *et al.* (2005b) encontraron una relación directa del patrón espacial de la costra

biológica del suelo con distintos indicadores de funcionamiento del ecosistema (respiración y densidad aparente) en ecosistemas semiáridos del sureste de España. Contrariamente a lo encontrado por estos autores, no se observaron efectos significativos del patrón espacial sobre la respiración en ninguno de los dos experimentos realizados. Ello puede deberse a las diferencias metodológicas y de diseño experimental entre estudios, así como al tiempo transcurrido desde el montaje de los experimentos (un año), que puede no ser suficiente como para encontrar un efecto consistente del patrón espacial en el funcionamiento del ecosistema.

Numerosos estudios de campo e invernadero han encontrado que la riqueza de especies de una comunidad influencia procesos ecosistémicos como la productividad (Hooper y Vitousek, 1997, Tilman *et al.* 1997, Hector *et al.* 1999, Hooper *et al.* 2005). No obstante, se ha generado mucha discusión alrededor de estos resultados. Así, Wardle *et al.* 2000 concluyeron que no podía haber ningún acuerdo general sobre tales efectos en los procesos ecosistémicos. Sin embargo, Tilman (2001) encontró que la diversidad de especies determina procesos ecosistémicos en pastizales, argumentando que la riqueza específica es un factor clave a la hora de determinar el funcionamiento del ecosistema. El efecto positivo de la biodiversidad sobre las propiedades del ecosistema está ampliamente discutido, existiendo muchos ejemplos que muestran la influencia de atributos como la riqueza específica, la equitatividad y la composición específica en distintas propiedades del ecosistema (Hooper *et al.* 2005). Los resultados mostrados del Experimento 2, aún siendo preliminares, apoyan los argumentos de Tilman (2001), ya que se encontró un efecto significativo de la riqueza específica sobre el funcionamiento del ecosistema y sobre la variabilidad temporal del mismo.

Por otro lado, el flujo de CO<sub>2</sub> del suelo en diversos ecosistemas frecuentemente está relacionado con variables como humedad, temperatura, materia orgánica y actividad microbiana (Conant *et al.* 2000, Stoyan *et al.* 2000, Xu and Qi, 2001). Igualmente, en ecosistemas semiáridos el flujo también está influenciado por la temperatura y la humedad (Conant *et al.* 2004), pero todavía no hay consenso sobre su importancia relativa. Conant (2000) encontró que la humedad del suelo es el principal factor que influencia el flujo de CO<sub>2</sub> en ecosistemas áridos de Arizona, aunque Casals *et al.* (2000) sugirió que la importancia relativa de la temperatura del suelo es más alta que la humedad en un bosque semiárido de *P. halepensis* en Es-

paña. Frank *et al.* (2002) encontró el mismo patrón en una pradera semiárida del noreste de Estados Unidos. Maestre y Cortina (2003) encontraron que la respiración decrecía sustancialmente en un ecosistema semiárido de España durante el comienzo de la época estival, cuando la temperatura fue alta y la humedad del suelo baja. Nuestros resultados también sugieren que la temperatura es el principal factor abiótico que influye en la respiración del suelo, aunque los resultados del Experimento 1 indican la importancia de la humedad al existir una relación significativa entre esta variable y la respiración edáfica.

Los dos experimentos se están siguiendo en la actualidad, por lo que los resultados presentados en este trabajo deben considerarse como preliminares. Si éstos se confirman supondrían la primera evidencia empírica de un efecto positivo de la diversidad en el funcionamiento del ecosistema sin que medien efectos facilitativos ni de diferenciación de nicho entre los miembros de la comunidad (las especies estudiadas crecen en dos dimensiones y no tienen raíces, por lo que no hay posibilidad de que exista diferenciación de nicho), los mecanismos más frecuentemente citados para explicar los efectos positivos de la diversidad en el funcionamiento del ecosistema (Hooper *et al.* 2005).

## AGRADECIMIENTOS

A Marta Carpio, Santiago Soliveres, Bárbara Paredes, Consuelo Iriarte, José Margalet, Yolanda Valinani, Esther Polaina e Ignacio Conde por su ayuda durante el montaje y mediciones de los experimentos. Este trabajo ha sido financiado por un "Early Career Project Grant" de la British Ecological Society otorgado a FTM (ECPG 231/607). APC agradece el apoyo de una beca financiada por la ayuda complementaria para investigadores Ramón y Cajal del Ministerio de Educación y Ciencia. FTM agradece el apoyo de un contrato Ramón y Cajal del Ministerio de Educación y Ciencia, así como de los proyectos CEFEMED (URJC-RNT-063-2), financiado por la Dirección General de Universidades e Investigación de la Consejería de Educación de la Comunidad de Madrid (DGUICAM) y la Universidad Rey Juan Carlos, REMEDINAL (S-0505/AMB/0335), financiado por la DGUICAM, e INTERCAMBIO (BIOCON 06\_039), financiado por la Fundación BBVA.

