

Procesos de colonización y extinción de plantas vasculares en los saladares del Guadalentín (SE España)*

María Teresa Pardo(†), José María Caballero, Miguel Ángel Esteve & José Francisco Calvo
Departamento de Ecología e Hidrología, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100 Murcia, España.

Resumen

Correspondencia

M. A. Esteve

Tel.: +34 968 364992

Fax: +34 968 363963

e-mail: maesteve@um.es

Recibido: 1 Noviembre 2005

Aceptado: 30 Noviembre 2005

En el presente trabajo se analiza la información correspondiente a dos inventarios de plantas vasculares (1991 y 1998) realizados en los saladares del Guadalentín (Murcia, SE España), donde la perturbación humana ha conducido a cambios drásticos en el tamaño de los fragmentos de vegetación de saladar. El estudio tiene como objetivo evaluar si la hipótesis del equilibrio explica las relaciones especies-área observadas. Para ello se calcularon las tasas de colonización y extinción entre 1991 y 1998, y se relacionaron con el área, el porcentaje de cambio del área y la distancia a la fuente potencial de especies más cercana. En el periodo considerado, un proceso de extinción diferencial asociado a la perturbación humana condujo a la reducción del número de especies por fragmento. La hipótesis del equilibrio debe ser considerada para explicar las relaciones especies-área en la zona de estudio, ya que se observó una fuerte correlación inversa entre las tasas de extinción y el área. Las tasas de colonización no se relacionaron con el tamaño de los fragmentos, sino con el porcentaje de cambio en el área. La distancia a las fuentes de especies no explica la variación de las tasas de colonización, lo que sugiere que las manchas de saladar se encuentran separadas por distancias similares y que la mayoría de los fragmentos se encuentran aislados funcionalmente.

Palabras clave: Estepas salinas, Fragmentación, Hipótesis del equilibrio, Relación especies-área.

Abstract

Plant colonization and extinction processes in Guadalentín salt steppes (SE Spain).

Lists of vascular plant species were compiled in 1991 and 1998 within Guadalentín salt steppe fragments (Region of Murcia, SE Spain), where human disturbance during the last 25 years has been substantial, leading to considerable changes in island sizes. Our aim was to determine whether equilibrium hypothesis explains the species-area relationship found in the study site and to elucidate the main factors determining colonization and extinction rates. Colonization and extinction rates between 1991 and 1998 were calculated in islands which have suffered less disturbance and related to area, percentage of change in the area of each patch and distance to the nearest potential sources of species.

* Dedicado a la memoria de Maite Pardo Sáez.

In the considered period, a differential extinction process associated with human disturbance has resulted in reductions in species number within each patch. Equilibrium theory must be taken into consideration to explain the species-area relations as there is a strong inverse correlation between extinction rates and area. Colonization rates are not related to island sizes but to the percentage of change in the area of islands that explains losses and increases in species number higher than those expected taking into consideration species-area relationships. Distance has no effect on colonization rates, as the fragments are isolated in a functional sense.

Key words: Equilibrium hypothesis, Fragmentation, Salt-steppes, Species-area relationship.

Introducción

El principio de que las áreas (islas o fragmentos) de mayor tamaño albergan un mayor número de especies constituye una de las generalizaciones más importantes de la ciencia ecológica (Rosenzweig 1995). Los aspectos más relevantes del análisis de las relaciones especies-área se centran en la búsqueda de las ecuaciones que proporcionan un mejor ajuste de dichas relaciones y en la investigación de los mecanismos biológicos subyacentes (McGuinness 1984, He & Legendre 1996). Las principales ecuaciones que describen las curvas de ajuste de las relaciones especies-área son el modelo exponencial, el modelo de función potencial y el modelo logístico (revisados en Buys et al. 1994). Las hipótesis que intentan explicar los mecanismos del proceso son fundamentalmente tres: la hipótesis de asentamiento aleatorio (Coleman 1981), la hipótesis de la diversidad de hábitats (Williams 1943) y la hipótesis del equilibrio (MacArthur & Wilson 1963, 1967). Esta última considera que el número de especies resulta del balance entre las tasas de colonización y extinción. La hipótesis del equilibrio sostiene que la inmigración se ve favorecida por la proximidad a una fuente de especies, y asume que la extinción es inversamente proporcional al área de la isla o fragmento. El estudio de los procesos de colonización y extinción proporciona una perspectiva dinámica a los estudios de conservación y ayuda a explicar las causas biológicas subyacentes a los patrones especies-área observados en la naturaleza. Sin embargo, existen pocos estudios sobre las relaciones especies-área, que abarquen un periodo de tiempo extenso, en los que se consideren estos procesos de colonización y extinción (p. ej. Bolger et al. 1991, Bellamy et al. 2000, Mason 2001).

Los parámetros de colonización y extinción son componentes esenciales de la teoría de metapoblaciones. El modelo pionero de Levins (1970) consi-

deraba que tanto la tasa de colonización como la tasa de extinción era constante para todos los fragmentos (es decir, todos los fragmentos tienen la misma superficie y se distribuyen regularmente). Sin embargo, los modelos metapoblacionales más recientes proporcionan la posibilidad de incorporar variaciones en el área y diferentes grados de aislamiento, circunstancia que permite considerar diferentes tasas de colonización y extinción según las características de las manchas (Verboom et al. 1991, Gotelli & Kelley 1993, Hanski 1999). Otros autores han considerado el efecto que ejercen sobre las tasas de colonización y extinción diversas características de las especies, tales como el tamaño, el peso, la capacidad de dispersión y la tasa reproductiva (Gaston & Blackburn 2002), la densidad (Verboom et al. 1991, Bolger et al. 1996), la composición fenotípica y genotípica de las poblaciones (Hanski & Singer 2001), la disponibilidad de hábitat y la estructura del paisaje (Halley et al. 1996, Fahrig 2001), los procesos de competencia (Valone & Brown 1995) y la intensidad de las perturbaciones (Wilson & Tilman 2002).

Los estudios sobre las relaciones especies-área en vegetación de saladares y estepas salinas son escasos (Sing et al. 1996, Onaindia et al. 2001, Pardo et al. 2003). El estudio que se presenta analiza la influencia de la superficie de los fragmentos de estepas salinas en la riqueza de especies de plantas vasculares, interpretando las relaciones especies-área encontradas en 1991 y 1998 en función de procesos de colonización y extinción. El objetivo del trabajo se centra en evaluar la hipótesis del equilibrio como modelo explicativo de las relaciones especies-área observadas. En concreto se pretende contrastar la hipótesis de que las tasas de colonización y extinción están determinadas por el tamaño de los fragmentos, su grado de aislamiento y los cambios en el área producidos por alteraciones humanas.

Métodos

El área de estudio comprende el Paisaje Protegido de los Saladares del Guadalentín, integrado en la Red de Espacios Naturales Protegidos de la Región de Murcia. Localizado entre las coordenadas 37°44'–37°51'N y 1°21'–1°28'O (Figura 1), el espacio se caracteriza por la presencia de múltiples manchas o fragmentos de saladar, remanentes del hábitat original, inmersos en una extensa matriz de cultivos de regadío. Las comunidades vegetales naturales están compuestas por ma-

torrales suculentos de quenopodiáceas, principalmente *Sarcocornia fruticosa* (L.), *Arthrocnemum macrostachyum* (Moris) Moris y *Halocnemum strobilaceum* (Pallas) MB., además de formaciones dominadas por especies del género *Limonium* (Caballero et al. 1994, 1996, Pardo et al. 2003).

Los muestreos se realizaron en 1991 y 1998. En ambos años los límites de los fragmentos de vegetación natural fueron delimitados sobre ortofotomapas (escala 1:50.000) con ayuda de fotografías aéreas y recorridos en vehículo y a pie sobre el terreno, esti-

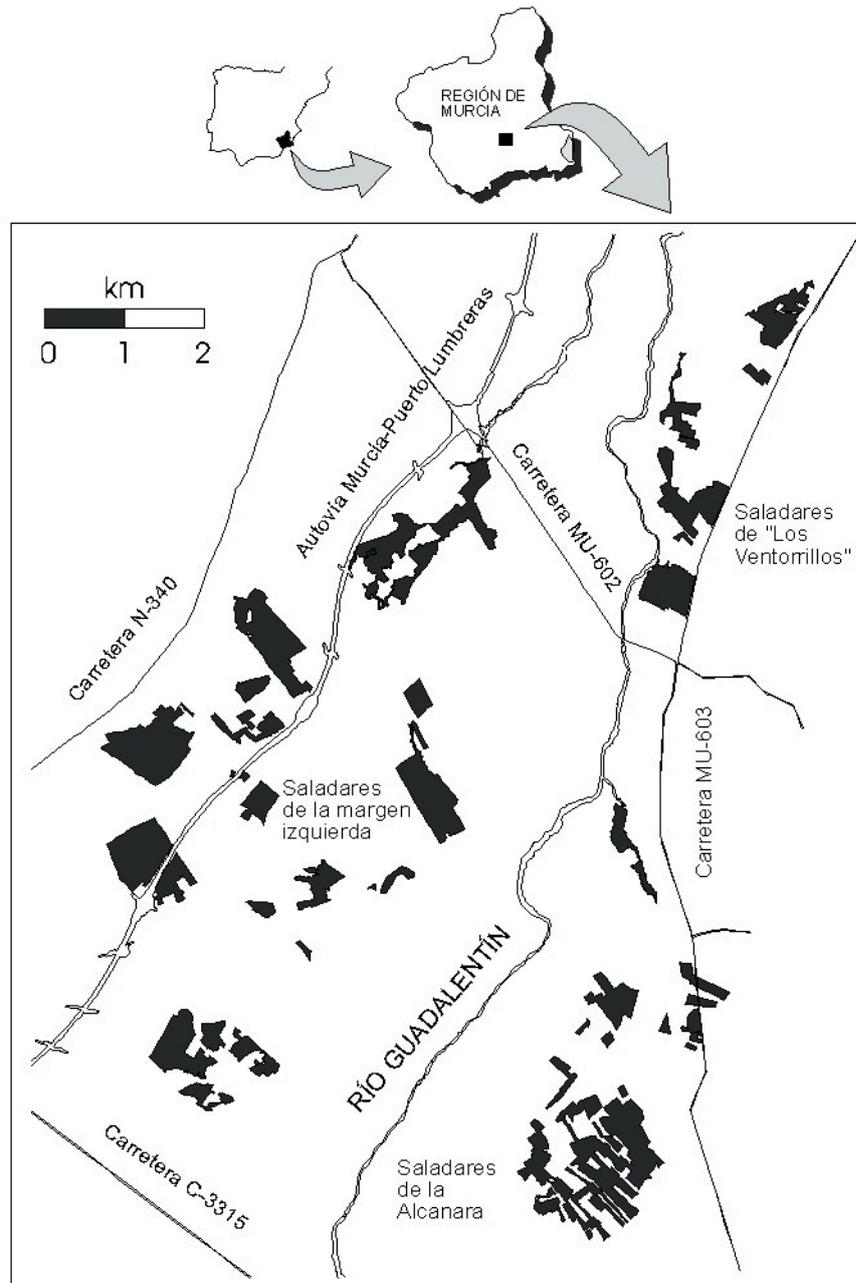


Figura 1. Localización del área de estudio, con la configuración de los fragmentos en 1993.
Figure 1. Location of the study area showing the configuration of patches in 1993.

mándose la superficie de cada uno mediante el uso de un planímetro digital. También en ambos años, durante los meses de primavera y verano, la flora vascular fue exhaustivamente muestreada en todos los fragmentos, anotándose la presencia-ausencia de las diferentes especies. Para la realización del trabajo se excluyeron las plantas anuales no halófilas, las parásitas y las cultivadas, por lo que finalmente el número de especies considerado fue 122 en total.

El patrón de relaciones especies-área para 1991 y 1998 fue analizado mediante regresiones, utilizando un modelo de ajuste exponencial (Pardo et al. 2003), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$S = C + z \log(A) + a Y + b Y \log(A) \quad (1)$$

donde S es la riqueza (número de especies), A es la superficie de los fragmentos, Y es el año y C , z , a y b son constantes. Los parámetros C y z de la curva especies-área representan respectivamente el número de especies en un fragmento de área igual a 1 hectárea y la tasa de incremento en relación al área. La inclusión en el modelo del año como variable *dummy* (Jongman et al. 1995), permite la comparación de las curvas de 1991 y 1998. De esta forma, la significación estadística de los coeficientes a y b implicará, respectivamente,

la existencia de diferencias entre los valores de C y z correspondientes a ambos años.

Teniendo en cuenta los cambios en la superficie de las manchas entre 1991 y 1998 y el objetivo de determinar si la hipótesis del equilibrio explica los procesos que subyacen a las relaciones en el área de estudio, se calcularon los porcentajes de alteración (cambio en el área) de cada fragmento. No obstante, dado que existe un amplio número de fragmentos que experimentaron cambios muy importantes en su superficie, y considerando que la estimación de las tasas de colonización y extinción en tales circunstancias no resulta apropiada, se consideraron exclusivamente 19 fragmentos con alteraciones inferiores al 15%. De esta forma, se evitan aquellos casos en los que los cambios en la composición de especies se deban fundamentalmente a alteraciones sustanciales de superficie en las manchas. Para cada una de estas manchas se calcularon las tasas de colonización C_i y extinción E_i (expresadas como el porcentaje de especies nuevas o desaparecidas en 1998 en relación al número de especies presentes en 1991), así como la diferencia entre el número de colonizaciones y extinciones ($c_i - e_i$) durante el periodo considerado. Estos tres parámetros se relacionaron con las áreas correspondientes a 1991 y con los porcentajes de variación de las superficies entre 1991 y 1998.

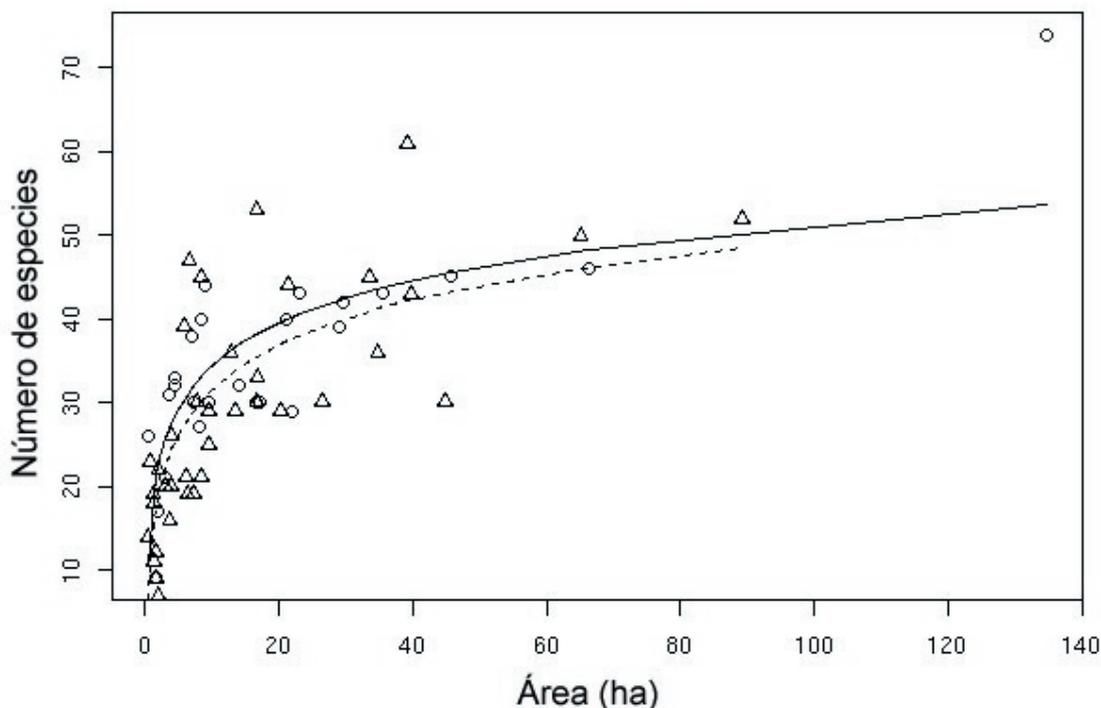


Figura 2. Relaciones especies-área en los Saladares del Guadalentín en 1991 (línea continua) y 1998 (línea discontinua). Los triángulos corresponden a los fragmentos de 1991 y los círculos a los de 1998.

Figure 2. Species-area curves for Guadalentín salt steppe islands in 1991 (solid line) and 1998 (broken line). Triangles and circles correspond to data from 1991 and 1998 patches, respectively.

Finalmente, con objeto de evaluar el efecto del aislamiento en las tasas de colonización, se calculó la distancia entre cada fragmento y su vecino más cercano ($d1$), y el valor medio de las distancias entre cada fragmento y los tres vecinos más próximos ($d3$).

Resultados

Para cada año, considerados independientemente, se encontró una importante correlación positiva entre el número de especies y el logaritmo del área (1991: $r = 0,756$, $P < 0,001$, $n = 37$; 1998: $r = 0,760$, $P < 0,001$, $n = 27$). El análisis de regresión realizado con los datos de ambos años conjuntamente (Figura 2), muestra que la curva de 1991 se sitúa ligeramente por encima de la de 1998, lo cual se corresponde con la presencia de un mayor número de especies en los fragmentos del primer año de muestreo. No obstante, las pruebas estadísticas correspondientes a los coeficientes a y b permiten descartar la existencia de diferencias significativas entre los parámetros C y z de ambas curvas (Tabla 1).

Las tasas de extinción se relacionaron inversamente con el logaritmo del área ($r = 0,509$, $P = 0,026$, $n = 19$; Figura 3), lo que indica que la probabilidad

de extinción es mayor en los fragmentos de menor tamaño. Sin embargo, las tasas de colonización y los valores $c_i - e_i$ no se correlacionaron significativamente con el tamaño de los fragmentos ($r = 0,273$, $P = 0,258$ y $r = 0,055$, $P < 0,821$, respectivamente). Los valores $c_i - e_i$ fueron positivos sólo en cuatro de las 19 manchas analizadas (media = $-6,63$), lo que significa que la riqueza de especies disminuyó en una gran proporción de fragmentos. En los cuatro fragmentos que incrementaron su riqueza se apreció un incremento de su superficie entre 1991 y 1998. En el resto de manchas, la superficie se redujo en 10 de ellas, permaneciendo sin cambios en 3 y aumentando en otras 2. Esta circunstancia se aprecia también en la existencia de una relación positiva y significativa entre los valores $c_i - e_i$ y el porcentaje de cambio de área de los fragmentos ($r = 0,569$, $P = 0,011$). El porcentaje de cambio también se relacionó significativamente con la tasa de colonización ($r = 0,463$, $P = 0,046$; Figura 4), pero no con la tasa de extinción ($r = 0,321$, $P = 0,180$).

Por otra parte, no se encontraron correlaciones significativas entre la tasa de colonización y las variables de distancias ($d1$: $r = 0,184$, $P = 0,451$; $d3$: $r = 0,162$, $P = 0,508$), lo cual sugiere una escasa influencia del grado de aislamiento de los fragmentos en los procesos de colonización en el área de estudio.

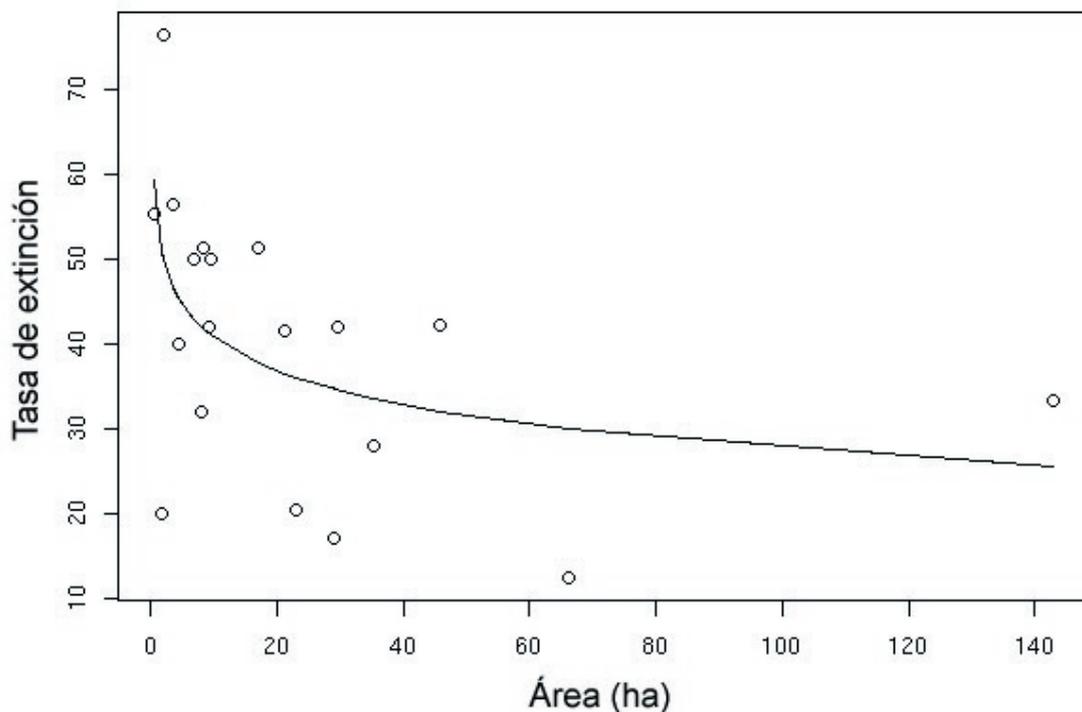


Figura 3. Relación entre las tasas de extinción en el periodo 1991-1998 y el área.
Figure 3. Relation between extinction rates over the period 1991-1998 and area.

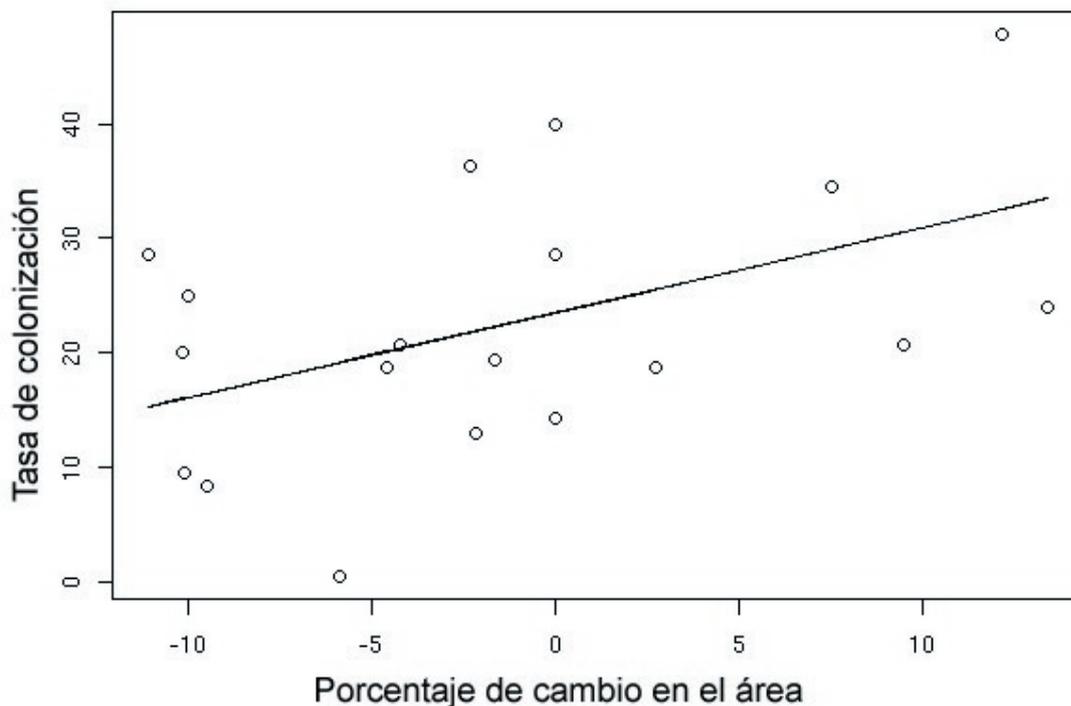


Figura 4. Relación entre las tasas de colonización en el periodo 1991-1998 y el porcentaje de cambio en el área.
Figure 4. Relation between colonization rates over the period 1991-1998 and the percentage of change in area.

Coefficiente	<i>P</i>
$C = 18,295$	$< 0,001$
$z = 6,824$	$< 0,001$
$a = -4,851$	$0,264$
$b = 0,998$	$0,537$

Tabla 1. Resultados del análisis de regresión correspondiente al modelo de la ecuación 1.

Table 1. Results of the regression analysis corresponding to the model of equation 1.

Discusión

La hipótesis del equilibrio (cf. Williamsom 1981) relaciona las tasas de extinción principalmente con la superficie de las islas o fragmentos, y considera el aislamiento (distancia a una fuente potencial de especies) como la variable más importante para explicar las variaciones en las tasas de colonización. En los saladares del Guadalentín existe una importante correlación entre las tasas de extinción y el área de los fragmentos, mientras que las tasas de colonización no se relacionan ni con el tamaño ni con el grado de aislamiento, probablemente debido a que las distancias sean demasiado similares para ejercer un efecto apreciable en los procesos de dispersión. En este tipo de manchas, es más probable que el aislamiento

afecte a la composición de especies y su abundancia relativa, que a su riqueza (Ås 1984, Nilsson et al. 1988). En consecuencia, resulta evidente que, en el área de estudio, el factor clave para explicar las tasas de colonización sea el porcentaje de cambio en la superficie de los fragmentos, en vez de las variables de distancia y área propuestas por MacArthur y Wilson (1967). Por tanto, un incremento en los tamaños de las manchas implicará la aparición de estadios iniciales de la sucesión, con el consiguiente aumento de la riqueza específica, sobre todo por la incorporación de especies no estrictamente halófilas. El efecto menos importante de la pérdida de superficie en la disminución del número de especies explica por qué las tasas de extinción no se relacionan con el porcentaje de cambio.

La pérdida generalizada de especies ocurrida en el área de estudio durante el periodo 1991-1998, con una reducción media de más de seis especies por fragmento, es una consecuencia de las elevadas tasas de extinción y las reducidas tasas de colonización observadas. La disminución en el número de especies por fragmento y el incremento en el parámetro z , que describe la pendiente de la curva especies-área, es una consecuencia característica del proceso de fragmentación. La mayoría de estudios sobre fragmentación han demostrado que este proceso influencia negativamente la diversidad de especies (p. ej. Kemper et al. 1999, Tabarelli et al. 1999, Ford et al. 2001). Estos procesos

de fragmentación habitualmente originan una pérdida de biodiversidad y un incremento del riego de extinción (Johnson & Simberloff 1974). Los resultados de este trabajo sugieren que los procesos de recolonización que puedan compensar estas extinciones, no son frecuentes en el área de estudio, teniendo en cuenta el elevado número de extinciones observadas y la ausencia de relaciones significativas entre las tasas de colonización y la distancia entre fragmentos (cf. Soulé et al. 1988).

Los procesos de extinción en el área de estudio pueden ser explicados teniendo en cuenta el elevado y creciente grado de perturbación humana ocurrido durante los últimos 25 años, que ha originado la pérdida de importantes extensiones de saladar, un proceso de fragmentación severo y una alteración sustancial de la estructura del paisaje. En este tipo de paisajes fuertemente fragmentados, la extinción se convierte en el proceso poblacional dominante (Andrén 1994). Por otra parte, estos cambios han ido precedidos de alteraciones drásticas de las características ambientales de los Saladares del Guadalentín. La disminución de los niveles freáticos es una de las causas que determinan la sustitución de las comunidades halófilas (Rey Benayas 1991). En consecuencia, la sobreexplotación del acuífero del Río Guadalentín ha originado, en gran parte del área de estudio, la sustitución de las comunidades de especies halófilas (*Sarcocornia*, *Arthrocnemum*, *Halocnemum*) por otras características de estepas salinas más secas, como *Frankenia corymbosa* Desf. y *Limonium caesium* (Girard) Kuntze (Caballero et al. 1996).

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento a José Antonio Palazón, Martina Carrete, Irene Pérez, José Daniel Anadón y Francisca Carreño, por su ayuda y colaboración en el trabajo de gabinete.

Referencias

- Andrén H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 255-366.
- Ås S. 1984. To fly or not to fly? Colonization of Baltic islands by winged and wingless carabid beetles. *Journal of Biogeography* 11: 413-426.
- Bellamy PE, Rothery P, Hinsley SA & Newton I. 2000. Variation in the relationship between numbers of breeding pairs and woodland area for passerines in fragmented habitat. *Ecography* 23: 130-138.
- Bolger DT, Alberts AC & Soulé ME. 1991. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinction and nested species subset. *American Naturalist* 137: 155-166.
- Buys MH, Maritz JS, Boucher C & Van der Walt JJA. 1994. A model for species-area relationships in plant communities. *Journal of Vegetation Science* 5: 63-66.
- Caballero JM, Esteve MA, Calvo JF & Pujol JA. 1994. Estructura de la vegetación de los saladares del Guadalentín (Región de Murcia). *Studia Oecologica* X-XI: 171-183.
- Caballero JM, Calvo JF, Esteve MA, Nicolás E & Robledano F. 1996. Saladares del Guadalentín, Spain. Management of Mediterranean Wetlands (2) (Morillo & González, eds.). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, pp. 109-127.
- Coleman BD. 1981. On random placement and species-area relations. *Mathematical Bioscience* 54: 191-215.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100: 65-74.
- Ford HA, Barrett GW, Saunders DA & Recher HF 2001. Why have birds in the woodlands of Southern Australia declined? *Biological Conservation* 97: 71-88.
- Gaston KJ & Blackburn TM. 2002. Large scale dynamics in colonization and extinction for breeding birds in Britain. *Journal of Animal Ecology* 71: 390-399.
- Gotelli NJ & Kelley WG. 1993. A general model of metapopulation dynamics. *Oikos* 68: 36-44.
- Halley JM, Thomas, CFG, Jepson PC. 1996. A model for the spatial dynamics of Linyphiid spiders in farmlands. *Journal of Applied Ecology* 33: 471-492.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation Ecology*. New York: Oxford University Press.
- Hanski I & Singer MC. 2001. Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. *American Naturalist* 158: 341-353.
- He F & Legendre P. 1996. On species-area relations. *American Naturalist* 48: 719-737.
- Johnson MP & Simberloff DS. 1974. Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. *Journal of Biogeography* 1: 149-154.
- Jongman RHG, Ter Braak CJF & Van Tongeren OFR. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kemper J, Cowling RM & Richardson DM. 1999. Fragmentation of South African renosterveld shrublands: effects on plant community structure and conservation implications. *Biological Conservation* 90: 103-111.
- Levins R. 1970. Extinction. In *Lectures on mathematics in the life sciences, vol 2, some mathematical questions in biology* (Gerstenhaber M, ed.). Providence, Rhode Island: American Mathematical Society, pp. 75-107.
- MacArthur R & Wilson EO. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.

- MacArthur R & Wilson EO. 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press.
- Mason, C.F. 2001. Woodland area, species turnover and the conservation of bird assemblages in lowland England. *Biodiversity and Conservation* 10: 495-510.
- McGuinness KA. 1984. Equations and explanations in the study of species-area curves. *Biological Reviews* 59: 423-440.
- Nilsson SG, Bengtsson J & Ås S. 1988. Habitat diversity or area per se? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. *Journal of Animal Ecology* 57: 685-704.
- Onaindia M, Albizu I & Amezaga I. 2001. Effects of time on the natural regeneration of salt marsh. *Applied Vegetation Science* 4: 247-256.
- Pardo MT, Calvo JF, Caballero JM & Esteve MA. 2003. Relaciones especies-área en los saladares del Guadalentín (SE Ibérico, España) e implicaciones para la conservación, restauración y gestión. *Anales de Biología* 25: 91-102.
- Rey Benayas JM. 1991. Aguas subterráneas y Ecología. Ecosistemas de descarga de acuíferos en los arenales. Madrid: ICONA-CSIC.
- Rosenzweig M. 1995. Species diversity in space and time. New York: Cambridge University Press.
- Sing J.S., Bourgeron P. & Lauenroth W.K. 1996. Plant species richness and species-area relations in a shortgrass steppe in Colorado. *Journal of Vegetation Science* 7: 645-650.
- Soulé ME, Bolger DT, Alberts AC, Wright J, Sorice M & Hill S. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2: 75-92.
- Tabarelli M, Mantovani W & Peres CA. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of Southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- Valone TJ & Brown JH. 1995. Effects of competition, colonization, and extinction on rodents species diversity. *Science* 267: 880-883.
- Verboom J, Schotman A, Opdam P & Metz JA. 1991. European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. *Oikos* 61: 149-156.
- Wilson SD & Tilman D. 2002. Quadratic variation in old-field species richness along experimental gradients of disturbance and nitrogen. *Ecology* 83: 492-504.
- Williams CB. 1943. Area and number of species. *Nature* 152: 264-267.
- Williamson M. 1981. Island populations. Oxford: Oxford University Press.