

Análisis de la distribución geográfica de especies con fotosíntesis C4 en un área mediterránea (este de la Península Ibérica): estudio del caso de *Atriplex halimus* L.

ADELA BLASCO

Departamento de Ecología/ IMEM Ramón Margalef
Universidad de Alicante. 03080 Alicante. España. E-mail: adela.blasco@ua.es

ANTONIO ESCARRÉ

Departamento de Ciencias del Mar y Biología Aplicada/IMEM Ramón Margalef Universidad de Alicante. 03080 Alicante. España. E-mail: escarre@ua.es

JOSÉ E. MARTÍNEZ

Servicios Técnicos de Investigación. Universidad de Alicante. 03080 Alicante. España. E-mail: je.martinez@ua.es

GERMÁN LÓPEZ-IBORRA

Departamento de Ecología/ IMEM Ramón Margalef
Universidad de Alicante. 03080 Alicante. España. E-mail: german.lopez@ua.es

RESUMEN

Se aborda el análisis del área de distribución de una especie con fotosíntesis C4, *Atriplex halimus* L., a partir de la información corológica existente en el área de Cataluña, Comunidad Valenciana e Islas Baleares, y con la utilización de herramienta SIG, que incluye los factores ambientales considerados como más importantes en la distribución de este tipo de plantas. Este procedimiento representa una alternativa a las

investigaciones pasadas en distribución de plantas C4, en este caso se analiza el número de especies C4 en áreas geográficas concretas, a lo largo de gradientes, y es el inicio de una vía más inductiva que puede ser prometedora para entender mejor los factores que afectan a la distribución de estas plantas. Se ha podido obtener un modelo de distribución de *A. halimus* en base a los factores ambientales actuales que tiene interés porque, aunque el uso de estos métodos predictivos está ya muy extendido, en este caso se aplica por primera vez a una especie que posee una vía de fotosíntesis que ha sido descrita como una adaptación a determinados tipos de clima. En esta especie, la altitud y la precipitación anual, con coeficientes negativos, son las dos variables que al introducirlas, más contribuyen a reducir la desviación. De las temperaturas consideradas, solo la de enero interviene en el modelo y con un comportamiento diferente por debajo o por encima de los 400 m de altitud. La salinidad del suelo resulta también seleccionada, pero no de forma significativa. La coincidencia entre la distribución real y la resultante de la aplicación del modelo es otro indicador que nos muestra que el modelo es próximo a la realidad, salvo, acaso, en el medio insular. Los resultados son muy coherentes con la información existente sobre los factores que determinan la distribución de las plantas C4 en general, y de las Quenopodiáceas en concreto, que son las temperaturas y el coeficiente de aridez.

24.1. INTRODUCCIÓN

Las plantas con vía fotosintética conocida como C4, o vía del ácido dicarboxílico (Hatch *et al.* 1968), son en general, más sensibles a los cambios ambientales que las plantas C3 o las CAM y presentan altas tasas de fotosíntesis y crecimiento (Gil *et al.* 1982). La investigación de las preferencias ambientales de las plantas con fotosíntesis C4 se ha realizado con dos aproximaciones distintas. En la primera de ellas, que se puede denominar florística, la variable clave es el porcentaje de especies de este tipo en la flora de cada una de las zonas prospectadas. En la llamada aproximación ecológica, la medida de interés es la proporción de cobertura o biomasa de especies con esa vía de fotosíntesis, en una determinada área o tipo de vegetación. En el primer caso lo usual es llevar a cabo un análisis de la variación del número de especies a lo largo de gradientes, tanto latitudinales como de altitud. Así pues, distintas publicaciones han relacionado la distribución de las especies C4 en diferentes lugares del planeta y en distintos ecosistemas con factores climáticos como la temperatura, la altitud, la radiación, la aridez y la precipitación media anual (Stowe y Teeri 1978, Tieszen *et al.* 1979, Teeri *et al.* 1980, Collins y Jones 1985, Takeda *et al.* 1985, Ueno y Takeda 1992).

Se presenta aquí, como alternativa, una aproximación distinta que se basa en el análisis de los mapas de distribución de cada especie, mediante el empleo de modelos predictivos de probabilidad de presencia, en función de unas variables ambientales predictoras (Guisan y Zimmermann 2000). El presente estudio se centra en el área geográfica del mediterráneo peninsular, concretamente en Cataluña, la Comunidad Valenciana e Islas Baleares, siguiendo un gradiente altitudinal desde el nivel del mar hasta los 3000 m, y un gradiente latitudinal desde los 37°50'N hasta los 42°58'N. Se trata de un área de estudio que comprende un amplio gradiente ecológico, idóneo para poder observar la influencia de las variables ambientales relacionadas con esta variabilidad espacial y que, además, se trata de una zona sobre la que existe la información corológica imprescindible para llevar a cabo el trabajo.

La especie seleccionada en este estudio es *Atriplex halimus* L, planta nativa de zonas áridas (Moh'd Khair 2000). Se trata de una especie C4 dentro del subtipo NAD-ME (Shomer-Ilan *et al.* 1981, Sage y Monson 1999), un arbusto que puede llegar a medir hasta 3 m de altura, con las hojas cubiertas de pelos vesiculares que contienen cloruro sódico y oxalato (Waisel 1972), por lo que se muestra bien adaptado a las condiciones de suelos salinos y a la aridez (Martínez *et al.* 2005). De origen Saharo-Mediterráneo, su distribución se centra en los países de Siria, Túnez, Libia, Arabia, Jordania, Egipto y Arabia Saudita (Martínez *et al.* 2003). Desde el punto de vista fitosociológico se le considera una especie característica de la Alianza *Salsolo-Peganion* Br-BI. Et O. Bolós 1954, que agrupa comunidades poco densas de caméfitos o nanofanerófitos, con alta proporción de terófitos de pequeño tamaño. Es un tipo de vegetación frecuente en suelos con concentraciones relativamente altas de nitrógeno y moderadamente salobres, que abunda en áreas semiáridas de tendencia esteparia (Bolós 1967). Es muy palatable, por lo que resulta una de las especies preferida por los ovinos, caprinos y camélidos, sobre todo en la época seca (Abdelaziz y Abderrazak 2004). Como otras muchas especies C4, *Atriplex halimus* tiene una alta eficiencia en el uso del agua (Sage *et al.* 1999, Martínez *et al.* 2003). Así, esta especie posee un gran interés forrajero, al menos en aquellas zonas áridas con suelos salinos, por su inusual contenido de proteínas y su tolerancia a la salinidad (Mozafar y Goodin 1970), siendo la principal, y a veces la única, fuente de alimento para el ganado en diferentes lugares de África (Pasiiecznik *et al.* 1996, Migahid 2003).

El principal objetivo del trabajo es obtener un modelo de distribución de la especie en base a las características climáticas actuales. Así, se pretende rea-

lizar una cartografía que refleje la distribución potencial de la especie *Atriplex halimus* considerando la información actual sobre la misma. Este tipo de modelos puede servir para simular la distribución de esta planta bajo los supuestos escenarios de cambio climático regionales que han sido publicados por el Instituto Nacional de Meteorología en el mes de marzo de 2007 (www.inm.es).

24.2. MATERIALES Y MÉTODOS

La distribución de la especie se obtuvo a partir del Atlas Corològic de la Flora Vasculardels Països Catalans (Bolós *et al.* 2001) que muestra la presencia o ausencia de la especie en cuadrículas de 100 km². Se estimaron variables ambientales relativas a la topografía (altitud), clima (temperatura media de enero, media de agosto y media anual), concentración de sales en el suelo y disponibilidad hídrica en el suelo (coeficiente evaporativo de Specht, Terradas *et al.* 1989) a partir de diversas fuentes (Tabla 24.1).

Tabla 24.1. Variables empleadas para la elaboración del modelo.

| Variable | Descripción |
|----------|--|
| Altitud | Mapa Topográfico (m); Resolución = 1 Km ² ¹ Referencia: GTOPO30 |
| Temagos | Temperatura Media de Agosto (°C); Escala = 1:3000000 ² |
| Temany | Temperatura Media Anual (°C); Escala = 1:3000000 ² |
| Precip | Precipitación Anual (mm); Escala = 1:3000000 ² |
| Temgen | Temperatura Media de Enero (°C); Escala = 1:3000000 ² |
| Consal | Concentración de Sales (Conductividad mS); Escala = 2500000 ³ |
| Coefeva | Coeficiente Evaporativo de Specht; Escala = 1:2500000 ⁴ |

¹ Fuente: US Geological Survey's; Global Digital Elevation; Earth Resources Observation and Science (EROS), South Dakota (USA)

² Fuente: Servicio Meteorológico Nacional. Elaboración: P.Clavero (País Valencia), J.M. Panadera (Principat de Catalunya), J.Raso (Illes Balears).

³ Fuente: Terradas *et al.* 1989

⁴ Fuente: Terradas *et al.* 1989. El coeficiente evaporativo de Specht está definido como el valor de k en la siguiente ecuación $E_a/E_o = k(P + R_s)$, donde E_a es evapotranspiración real, E_o evapotranspiración potencial y $P + R_s$ es la precipitación mas la reserva de agua en el suelo.

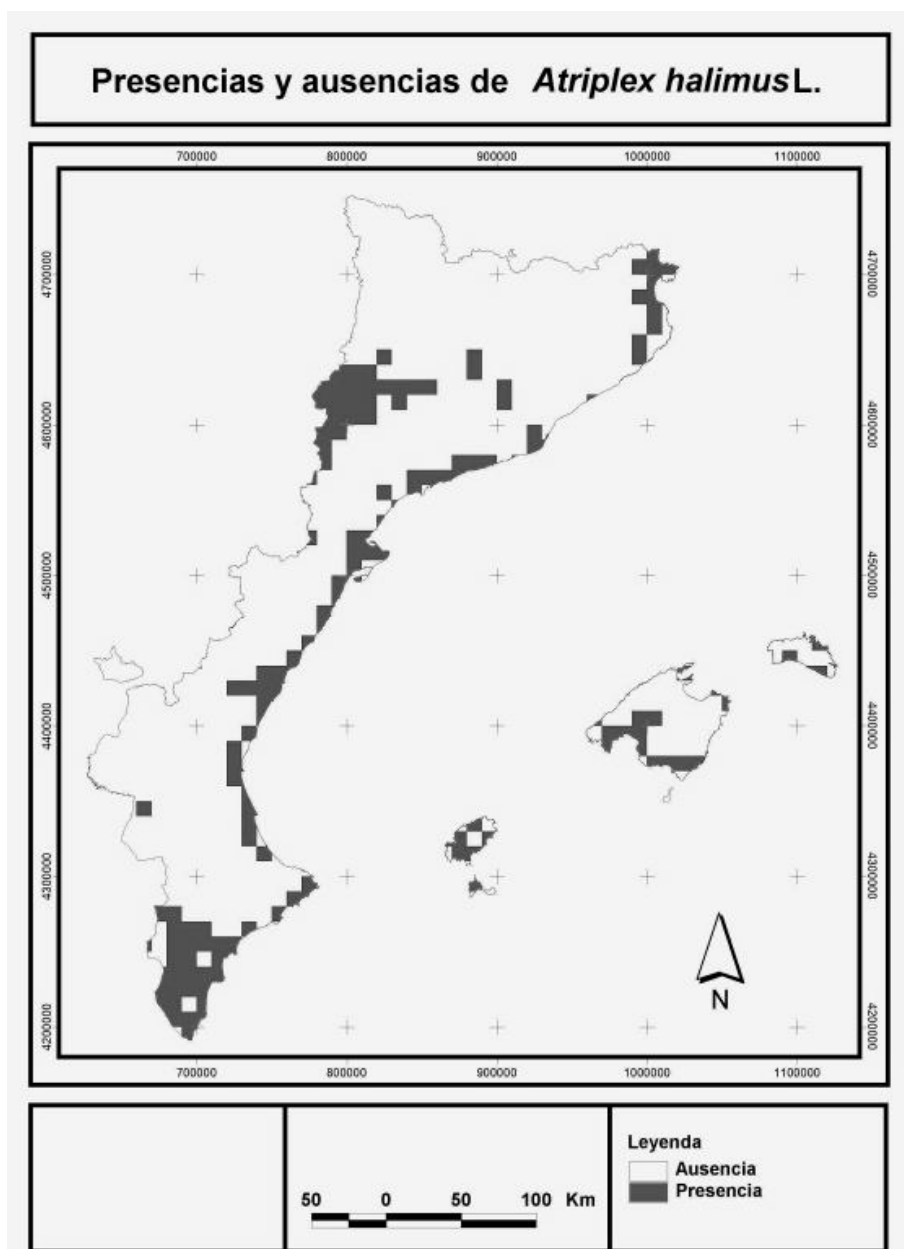


Figura 24.1. Mapa de presencia de *Atriplex halimus* L. en el ámbito de los Países Catalanes.

Se ha elaborado una cartografía temática que abarca las distintas variables ambientales que se pretenden testar, utilizando el programa ArcView. La distribución de *Atriplex halimus* en el área de estudio se representó usando como base el mapa de la zona dividido con una rejilla de celdas de 100 km² y proyectado sobre el Huso 30N, obteniendo así la tabla inicial de datos con el identificador de cada cuadrícula (Fig. 24.1).

Para modelar la probabilidad de presencia de la especie se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) con *link logit* y error binomial (Regresión Logística) desarrollados mediante el paquete estadístico **R** (R Development Core Team 2006). Se utilizó un procedimiento manual por pasos hacia delante. En cada paso se seleccionó la variable que producía una mayor reducción del Criterio de Información de Akaike (AIC, Burnham *et al.* 2002). A continuación se probó si el cuadrado de la variable seleccionada mejoraba el modelo, así como su interacción con las variables introducidas en pasos previos. En ese caso los términos cuadráticos, o de la interacción, eran retenidos en el modelo antes de probar las otras variables. La capacidad predictiva del modelo se evaluó mediante el cálculo del área bajo la curva ROC (AUC).

24.3. RESULTADOS

El proceso de ajuste del modelo se muestra en la Tabla 24.2. La primera variable seleccionada es la altitud, que produce una disminución del AIC de 181.11, seguida de la precipitación, que disminuye el valor del AIC en 45.58. Estas dos primeras variables son responsables del 90.5% de la reducción final de desviación. A continuación se selecciona la temperatura media de enero y la interacción de esta variable con la altitud. En los siguientes pasos son seleccionadas el coeficiente evaporativo y la salinidad, aunque esta última produce solo una disminución pequeña del AIC (0.84).

En el modelo resultante (Tabla 24.3) solo quedan excluidas las temperaturas medias de agosto y anual. Así, la temperatura en enero es la única variable de temperatura que es seleccionada en el modelo, y las otras dos en ninguno de los pasos producen disminuciones del AIC similares a las de otras variables seleccionadas. El área bajo la curva ROC (0.866 ± 0.015) indica que el modelo tiene una capacidad de predicción alta.

En este modelo todos los efectos principales presentan coeficientes negativos, excepto la concentración de sales; dichos coeficientes son significa-

Tabla 24.2. Proceso de selección de variables en el modelo de distribución de *Atriplex halimus* L. Las abreviaciones de las variables incluidas en el modelo se encuentran en la Tabla 24.1. El AIC menor (Akaike's Index Criterion) nos indica cual es el mejor modelo.

| Pasos | Variables Incluidas en el modelo | Desviación | AIC |
|-------|---|------------|--------|
| 0 | Nulo | 804,68 | 806,68 |
| 1 | Altitud | 621,57 | 625,57 |
| 2 | Altitud + Precip | 573,99 | 579,99 |
| 3 | Altitud + Precip + Temgen | 563,37 | 573,37 |
| 4 | Altitud + Temgen + Altitud * Temgen + Precip | 557,66 | 567,66 |
| 5 | Altitud + Temgen + Altitud * Temgen + Precip + Coefeva | 552,50 | 564,5 |
| 6 | Altitud + Temgen + Altitud * Temgen + Precip + Coefeva + Consal | 549,66 | 563,66 |

Tabla 24.3. Modelo final de distribución de las presencias y ausencias de *Atriplex halimus* L. Los coeficientes nos indican el valor que multiplicará la variable que entra en la ecuación del modelo.

| Variables | Coefficientes | S E | Test Z | P |
|--------------------|---------------|--------|--------|-------|
| (Intercept) | 9,2110 | 1,873 | 4,917 | 0,000 |
| Altitud | -0,0114 | 0,003 | -4,378 | 0,000 |
| Precip | -0,0049 | 0,001 | -4,341 | 0,000 |
| Temgen | -0,3839 | 0,096 | -3,979 | 0,000 |
| Coefeva | -56,9000 | 25,92 | -2,195 | 0,028 |
| Consal | 0,00092 | 0,001 | 1,661 | 0,097 |
| (Altitud * Temgen) | 0,0007 | 0,0003 | 2,376 | 0,018 |

tivos en todos los casos salvo en el de esta variable ($p < 0.1$). Por tanto, la probabilidad de presencia de la especie disminuye en áreas con mayor altitud, precipitación, temperatura media de enero y coeficiente evaporativo. Por el contrario, la probabilidad de presencia tiende a aumentar en áreas con suelos con mayor concentración de sales. El coeficiente de la interacción entre altitud y temperatura media del mes de enero es positivo y significativo (Tabla 24.3), indicando que el efecto de dicha temperatura sobre la probabilidad de presencia de la especie estudiada cambia con la altitud.

Para comprender la interacción entre las variables altitud y temperatura de enero se ha procedido a ajustar un modelo por separado para el territorio situado por debajo o por encima de 400 m, incluyendo estas dos variables ambientales como posibles predictores. Los modelos resultantes (Tabla 24.4) muestran que en la región a menor altitud el efecto de la temperatura de enero es complejo pues se selecciona tanto el término cuadrático de esta variable como la interacción entre temperatura y altitud. Sin embargo, por encima de los 400 m la temperatura de enero influye positivamente sobre la probabilidad de presencia de *A. halimus* y no se incluyen otros efectos en el modelo. La Figura 24.2 muestra la variación de la proporción de cuadros con presencia de la especie en función de la temperatura media de enero en los dos pisos de altitud considerados

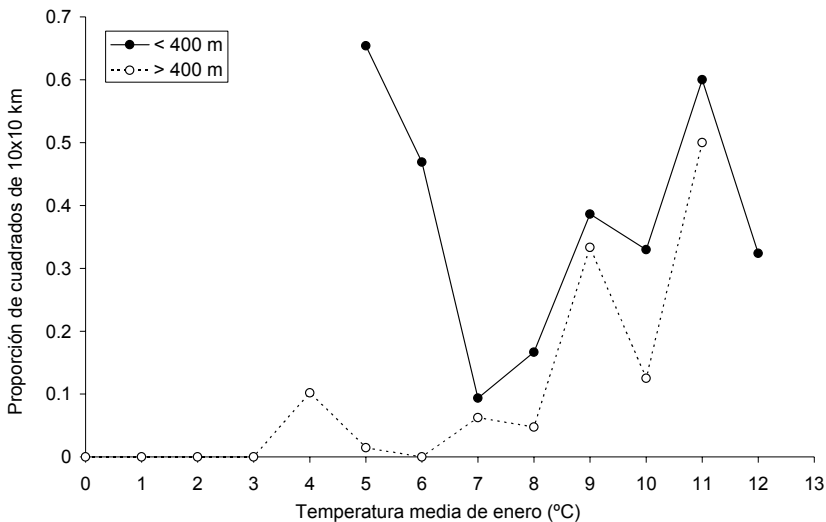


Figura 24.2. Variación de la proporción de cuadros de 10 × 10 km donde está presente *Atriplex halimus* en función de la temperatura media de enero y de su altitud media.

Tabla 24.4. Modelos de regresión logística desarrollados por separado para el territorio situado por debajo o por encima de los 400 m de altitud. Estos modelos se han generado considerando solo las variables Altitud y Temperatura media de enero (°C) como potenciales variables independientes, para explicar la interacción entre estas variables en el modelo general

| Variab les | Cof ficiente s | SE | Test de Wald | p |
|---------------------|----------------------|-------|--------------|---------|
| < 400 m | | | | |
| Intercept | 24,140 | 4,868 | 31,087 | 0,00000 |
| Altitud | -0,040 | 0,009 | 20,553 | 0,00001 |
| Temgen | -5,262 | 0,930 | 32,026 | 0,00000 |
| Temgen ² | 0,252 | 0,045 | 31,720 | 0,00000 |
| Altitud * Temgen | 0,004 | 0,001 | 15,720 | 0,00007 |
| > 400 m | | | | |
| (Intercept) | -5,842 | 0,872 | 44,832 | 0,00000 |
| Temgen | 0,455 | 0,118 | 14,985 | 0,00011 |

24.4. DISCUSIÓN

Este tipo de modelos de análisis de las áreas de distribución de diferentes unidades taxonómicas se ha utilizado con cierta frecuencia en los últimos años (Manel *et al.* 2001, Guisan y Hofer 2003). El interés de su aplicación a plantas con fotosíntesis C4 radica en que son organismos sobre los que se han descrito patrones generales de comportamiento frente a factores del ambiente, que tienen su reflejo en la distribución espacial. Es muy usual afirmar que la fotosíntesis C4 constituye una adaptación a medios cálidos, muy iluminados y con escasa disponibilidad de recursos hídricos (Barbour *et al.* 1987). Sin embargo resulta difícil aceptar un mismo comportamiento en todas las especies C4 y así, se han puesto de manifiesto diferencias importantes entre mono

y dicotiledóneas C4 (Ehleringer *et al.* 1997), así como entre subtipos de anatomía de Kranz y bioquímicos (Pyankov 2000). Esta caracterización especie a especie para una misma área, que se inicia con este trabajo, tiene la ventaja de que debe permitir concretar patrones generales por una vía inductiva, que puede ser complementaria a la usada por Collins y Jones (1985), Ehleringer *et al.* (1997) y Pyankov *et al.* (2000), entre otros.

En el análisis por especies, es de esperar que los factores que resultan relevantes para la distribución de las plantas C4, en su conjunto, o de los diversos grupos taxonómicos, bioquímicos y anatómicos, aparezcan también como importantes ya que el valor predictivo de aquellos modelos debe permitir un aceptable uso de la vía deductiva. Así, en el caso concreto de *A. halimus*, la variable que muestra una mayor influencia es la altitud, que aparece citada como determinante en la disminución, tanto de porcentaje o número de especies C4, como de su importancia cuantitativa en la vegetación, a medida que se avanza en un gradiente positivo (Wentworth 1983, Sage *et al.* 1999). Esta especie sólo se detecta en lugares con altitudes medias inferiores a 920 m, mientras que el rango de altitudes incluido en el área de estudio abarca hasta los 2422 m, lo que explica la importancia de esta variable en el modelo. La altitud está estrechamente correlacionada con la temperatura, pero su gran influencia en esta especie podría deberse también a que la degradación de la vegetación es más importante en las zonas costeras donde se acumula un alto porcentaje de la población humana, dado que las especies C4 tienden a ser más abundantes en ese tipo de medios alterados (Sage *et al.* 1999).

La precipitación anual es la segunda variable en importancia y presenta una relación negativa. La aridez, medida mediante el coeficiente evaporativo de Specht, es seleccionada en el modelo, aunque su inclusión produce solo una moderada disminución del AIC, lo que probablemente es debido a que parte de la información de este coeficiente está ya incluida en la lluvia del año. Ambas variables indican que la planta se distribuye preferentemente en lugares con baja disponibilidad hídrica, como es el caso del sur de la provincia de Alicante y de una parte de la provincia de Lleida. Resultados muy similares los cita Pyankov (2000) para las Quenopodiáceas C4 respecto a la precipitación y a un índice de aridez en Mongolia. Este mismo autor no encuentra, sin embargo, correlaciones significativas entre el número de especies C4 de esa familia, ni su porcentaje, con dos variables de temperatura. En el caso de *A. halimus*, una de las variables de temperatura, la media de enero, es también seleccionada en el modelo

pero con un coeficiente de regresión negativo, lo que aparentemente indicaría que la probabilidad de presencia de la especie disminuye en las áreas con inviernos más suaves, lo que contradice lo que se conoce de la especie.

Según lo que se sabe de la fenología de *A. halimus*, esta especie empieza su fase vegetativa en enero, en estudios realizados en el centro-sur de Marruecos, mes que presenta temperaturas relativamente suaves en las regiones mediterráneas y templadas donde se distribuye (Martínez *et al.* 2003). Por tanto, parece lógico que la temperatura en este mes pueda influir sobre la ecología de la especie y en último término sobre su distribución aunque, como podemos observar en la Figura 24.3, la temperatura media de enero parece limitar la presencia de la especie solo cuando ésta se encuentra en altitudes superiores a los 400 m, con lo cual la interpretación sería más compleja. Como se puede observar bien en la Figura 24.3, *A. halimus* se distribuye ampliamente en las comarcas de la provincia de Lleida que representan la continuación de los Monegros aragoneses, zona de estepas incluidas en la depresión del Ebro con altitudes por debajo de 400 m, temperaturas mínimas de enero en torno a 5º C y una escasa precipitación, así como, en el sur de la provincia de Alicante con temperaturas de enero más altas y baja altitud, así como con baja precipitación. Esta distribución puede explicar la relación cuadrática encontrada con esta variable por debajo de los 400 m (Fig. 24.2) aunque no hay que descartar la posible influencia de factores edáficos y del ya mencionado nivel de degradación de la vegetación, ya que las características de las primeras estribaciones son sobre todo calcáreas y favorecerían más la presencia del complejo de comunidades del *Rosmarino-Ericion*.

La concentración de sales no muestra una clara mejora del modelo, ya que es seleccionada en el último lugar y reduce muy poco el valor del AIC (Tabla 24.2). La escala de trabajo (cuadrícula de 100 Km²), en la que los valores altos de los saladares existentes se diluyen en el promedio de toda la unidad, probablemente contribuye al escaso peso de la concentración de sales en el modelo. De todas formas hay que tener en cuenta que aunque a *A. halimus* se la considera extremadamente tolerante a la salinidad (Mozafer y Goodin 1970) ello no implica que se encuentre solo en aquellos lugares con suelos con alta conductividad. En este sentido, Waisel (1972) la considera un semihalófito más que un halófito, Ayyad y Ghabbour (1993) la dan como propia de lugares con el nivel frático profundo y relativamente baja salinidad, y en los Monegros se caracteriza como propia de suelos de valores de salinidad intermedios (Ochoa 1977).

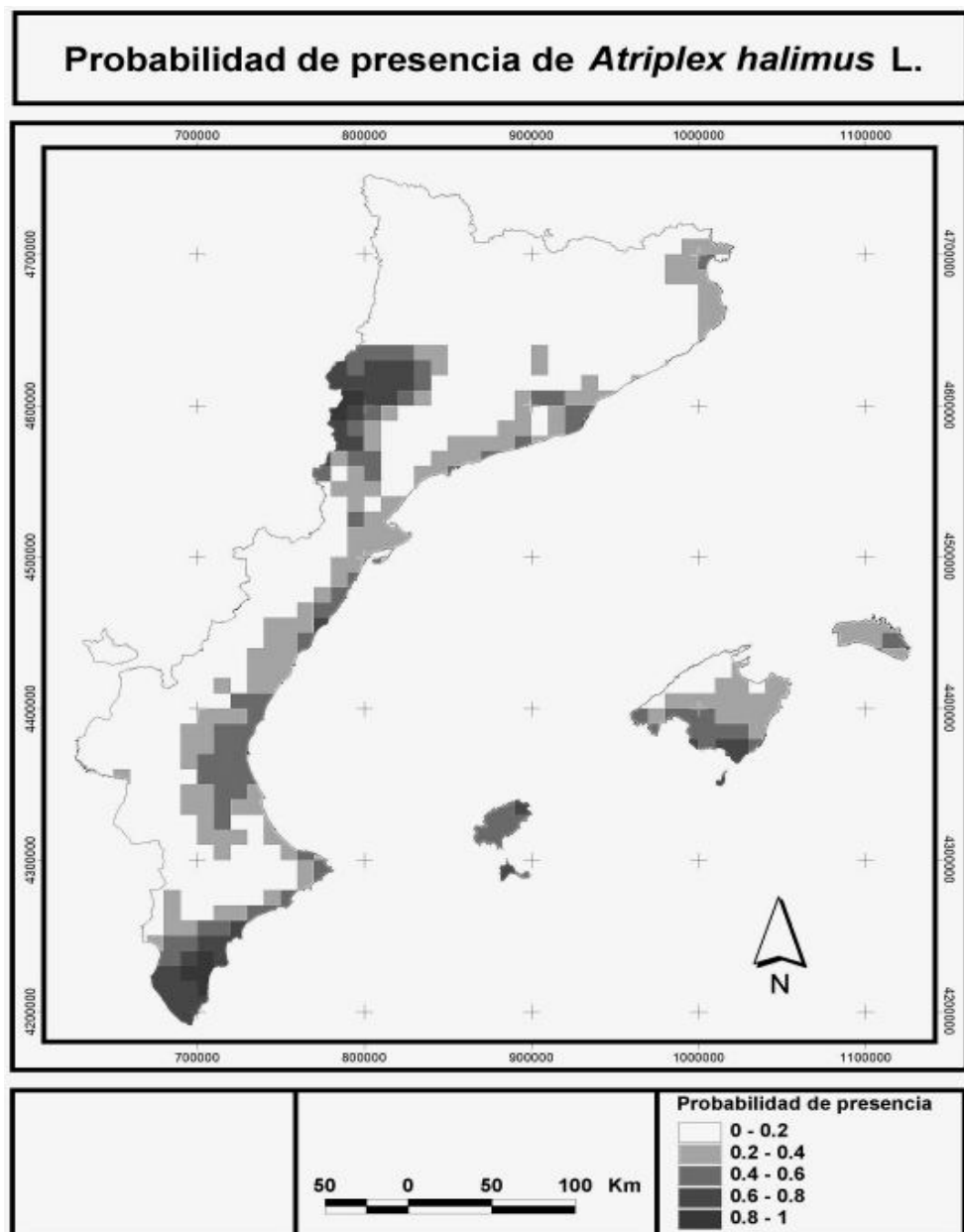


Figura 24.3. Probabilidad de presencia esperada de *Atriplex halimus* L. según el modelo elaborado.

Utilizando la prevalencia de la especie en el área de estudio (0.21) como punto de corte óptimo para predecir la presencia de la especie, se puede comparar la distribución observada (Fig. 24.1) con la esperada (Fig. 24.3) y es posible apreciar que el modelo genera una distribución muy similar a la observada, como corresponde a un área bajo la Curva ROC de 0.866 ± 0.015 , se trata de un valor significativamente distinto de 0.5, que nos indicaría que la especie se distribuye al azar. La distribución predicha por el modelo tiende a diferenciarse de la observada en las islas Baleares, donde la distribución modelada se extiende en todas las islas más allá de la observada. Esto sugiere que el efecto de las variables ambientales en estas islas pueda ser en parte diferente respecto al continente, o que la especie puede haberlas colonizado recientemente y no haber alcanzado todavía su distribución potencial. En cualquier caso este resultado muestra que el modelo podría mejorarse incluyendo un efecto específico de la insularidad.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado gracias a la ayuda del personal y las infraestructuras del Departamento de Ecología de la Universidad de Alicante. El trabajo está enmarcado dentro del proyecto de Tesis Doctoral de Adela Blasco Marhuenda, becaria del programa de becas para realizar estudios de postgrado de la Obra Social de "La Caixa", y también está financiado por el convenio firmado entre la empresa de gestión de RSU del municipio de Alicante INUSA y la Universidad de Alicante.

