

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO.

226
24

Facultad de Ciencias.

EMPLEO DE MODELOS DE SIMULACION PARA EL ESTUDIO DE LA DINAMICA
DE REEMPLAZAMIENTO DE ESPECIES Y DE LOS PATRONES DE DISPOSICION
ESPACIAL EN UNA COMUNIDAD VEGETAL DEL VALLE DE ZAPOTITLAN
SALINAS, PUEBLA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE :

B I O L O G O

P R E S E N T A :

ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA.

México, D.F.

1 9 9 2

TESIS COM
FALLA DE ORIGEN



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 está 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.

CONTENIDO.

I.- Índice.

I.- Resumen. Pág. 1.

II.- Introducción.

1.- Cambios en la vegetación: sucesiones. Pág. 2.

2.- Vegetación de zonas áridas. Nodricismo. Pág. 12.

3.- Cambios y modelos. Pág. 22.

4.- Objetivos. Pág. 34.

5.- Zona de estudio. Pág. 35.

III.- Materiales y métodos. Pág. 38.

IV.- Resultados. Pág. 53.

V.- Discusión. Pág. 59.

VI.- Referencias. Pág. 70.

VII.- Tablas. Pág. 76.

VIII.- Figuras. Pág. 85.

I.- Resumen .

Se elaboró un modelo que representa la dinámica de reemplazamiento de especies vegetales propias del valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. La herramienta matemática empleada es la conocida como cadenas de markov. Se exploraron las propiedades del modelo para determinar al componente del sistema que más afecta a su dinámica. Aunque se trata de un modelo sin poder de predicción, debido a sus características tautológicas, es útil para enmarcar a los conocimientos que se tienen de la zona de estudio dentro de una concepción dinámica de la vegetación, así como para proponer posibles temas de investigación necesarios para entender con mayor amplitud los diversos procesos biológicos que acontecen en la zona de estudio.

I I. - I n t r o d u c c i o n .

La vida no es un ensayo, aunque tratemos muchas cosas; no es un cuento, aunque inventemos muchas cosas; no es un poema, aunque soñemos muchas cosas. El ensayo del cuento del poema de la vida es un movimiento perpetuo; eso es, un movimiento perpetuo.

Augusto Monterroso.

1.- Cambios en la vegetación: sucesiones.

Probablemente, una de las cualidades fundamentales de la naturaleza es que se halla en constante transformación.

Transformación que se manifiesta de diversas maneras. A una de ellas, que se refiere a los cambios que ocurren a lo largo del tiempo en grupos de plantas que ocupan una misma zona, se le conoce como sucesión vegetal.

¿Qué es una sucesión? o más precisamente, ¿qué se pretende expresar cuando se dice que una entidad cualquiera está en un proceso de sucesión? Básicamente la finalidad es resaltar una propiedad del objeto estudiado: la propiedad del cambio, con la particularidad de que este cambio ocurre de una manera ordenada, es decir, que toda la transformación puede ser contemplada como un conjunto de etapas que ocurren (o aparecen) secuencialmente y que esta secuencia se repite siempre que coincidan las condiciones necesarias para ello. Una sucesión, entonces, es una serie de cambios en el tiempo que ocurren ordenadamente en una entidad cualquiera.

La sucesión vegetal puede definirse en los siguientes términos: como un "patrón continuo, direccional y no estacional de colonizaciones y extinciones en un sitio por poblaciones de especies" (Begon, Harper y Townsend, 1986, p. 610). Los primeros registros acerca de este proceso fueron elaborados por Teofrasto hace 2000 años aproximadamente (Drury y Nisbet, 1973).

Los antecedentes inmediatos de los estudios contemporáneos sobre el fenómeno de sucesión vegetal se originaron en los Estados Unidos. A principios de siglo Cowles (1901) describió el mecanismo de estabilización de dunas de arena, que depende del reemplazamiento secuencial de distintos grupos de plantas. Con este trabajo puede decirse que comenzaron los estudios sobre sucesión vegetal. Algunos años después se generaron dos escuelas o modos de interpretar a la sucesión. Una de ellas es la denominada "escuela organísmica", desarrollada principalmente por Frederic E. Clements (1916); la otra es la "escuela individualista", elaborada por Henry Allan Gleason (1926).

La primera escuela (empleando la misma metáfora que usó el autor) concibe a la comunidad vegetal como una entidad (organismo) perfectamente delimitada, poseedora de una historia, es decir, que nace, crece, se reproduce y muere. La sucesión vegetal, entonces, consiste "simplesmente" en el desarrollo de uno de estos organismos, desde que nace hasta que alcanza su madurez y muere. Cada etapa de este desarrollo recibe el nombre de "etapa seral" o "sere". A la fase adulta se le conoce con la denominación de "clímax".

Por su parte, la escuela individualista interpreta a la asociación vegetal como el resultado de la acción de dos componentes: las condiciones ambientales de una zona (que no tienen por qué ser

estáticas) y los rangos de tolerancia de las plantas que pueden acceder a ella. Los cambios en estas asociaciones se producen por las interacciones de las especies con su medio y con otras especies. Si se modifica alguno de estos factores se modificará la asociación vegetal. Por tanto, la sucesión vegetal se interpreta como el cambio de las especies componentes de dicha asociación, originado a su vez por una variación en el ambiente o en las especies que interactúan. Como los cambios de las asociaciones se explican por las características individuales de cada especie involucrada, se conoció a esta interpretación como individualista.

Otro enfoque del proceso de sucesión también descrito por Clements (1916), es el que distingue entre sucesiones primarias y secundarias. La ocupación por plantas de una zona que no tenía vegetación antes (como el terreno dejado por un glaciar en retroceso) o en la que la vegetación previa no afecta en nada a esta ocupación, se conoce como sucesión primaria. A la recuperación de un área previamente ocupada por plantas (como una región boscosa que se incendió) se le llama sucesión secundaria.

En la década de los años 30, Tansley (1935) propuso una clasificación de la sucesión basada en el origen de los mecanismos reguladores del proceso. De este modo distinguió: a) la sucesión autogénica, condicionada por causas intrínsecas a la comunidad vegetal cambiante, (i.e. relaciones intra e interespecíficas de cualquier tipo) y b) la sucesión alogénica, regulada por factores extrínsecos a la comunidad (condiciones ambientales físicas).

Retomando la exposición de las dos maneras de entender la sucesión vegetal, puede ser interesante hacer algunos comentarios, a mi parecer útiles para comprender mejor a las

propuestas de las escuelas organísmica e individualista, en apariencia totalmente antagónicas.

Dentro del contexto del quehacer científico, hay dos grandes "estilos" de abordar el estudio de los problemas. Uno consiste en concebir a los fenómenos como el resultado de la interacción de sus partes: si se conoce el comportamiento de los componentes, se puede conocer el funcionamiento global del problema. Esta escuela es la denominada "reduccionista". La otra forma de interpretar al objeto estudiado es viéndolo como una entidad que es algo más que la suma de sus partes, con características propias, inexistentes en sus componentes. Se conoce a este enfoque como "holístico". Estos dos grandes modos para interpretar a la naturaleza, si bien de ninguna manera son excluyentes, se han "contrapunteado" a lo largo del desarrollo de cada una de las disciplinas científicas, contribuyendo, mediante la generación de polémicas, al avance de la ciencia. Las ciencias biológicas no escapan a esta generalización, como tampoco lo hace la ecología, situación comentada por McIntosh (1981).

La mencionada polémica de reduccionismo vs. holismo está presente en los estudios de sucesión, desde sus comienzos con Clements (que propuso a la sucesión como el desarrollo ontogénico de un organismo) y Gleason (con su explicación basada en los rangos de tolerancia de las distintas especies involucradas en la sucesión). Tansley (1935) expuso el problema de interpretar a la comunidad vegetal como un organismo y a la sucesión como el crecimiento de este "ser", comentando que si bien la comunidad

casi-organismo, no lo es en realidad, aunque se intente matizar el asunto denominándola "organismo complejo".

Estas maneras de interpretar la sucesión vegetal otorgaron los principales marcos de referencia que se emplean actualmente para analizar fenómenos de este tipo. Los trabajos posteriores a estos primeros artículos se enfocaron más hacia la explicación de casos concretos, empleando alguno de los enfoques mencionados o combinaciones de éstos (Oosting y Humphrey, 1940, Keever, 1950, Rice y Panchohy, 1972).

Egler (1954) propuso dos modelos generales para sucesión en campos abandonados: 1) el reemplazo de un grupo de especies por otro debido a cambios ambientales, llamado de florística de reemplazo (relay floristics); 2) modelo de composición florística inicial (initial floristic composition), que consiste en el desarrollo de especies ya presentes en la zona en forma de semillas o propágulos, que maduran y son prominentes en momentos diferentes del reemplazo de especies.

El enfoque holista tuvo nuevos defensores con Margaleff (1963) y Odum (1969). Brevemente dicho, ellos reconocieron a las sucesiones como fenómenos autorregulados con principios y términos muy claros, en los que hay un aumento progresivo de la biodiversidad y de la complejidad estructural del sistema estudiado. Odum (1969) presentó una tabla con las características de una comunidad que pueden cambiar en una sucesión, junto con sus respectivas tendencias esperadas (Tabla 1).

Una revisión sobre estas posiciones fue hecha por Drury y Nisbet (1973), quienes concluyeron que las propuestas de los autores arriba mencionados no eran...

de campo disponible hasta ese año y que los aumentos en la complejidad, además de no ser ciertos para una gran cantidad de casos particulares, tampoco reflejan propiedades emergentes del sistema. Según ellos, son producto de la interacción de las características propias de las poblaciones involucradas.

Un aspecto no abordado hasta ahora en este trabajo es el relacionado con las técnicas para estudiar sucesiones vegetales. Esto es importante, pues parte de la validez de un estudio depende del modo en que se obtuvo la información requerida. Mueller-Dumbois y Ellenberg (1974) mencionaron dos métodos para estudiarla:

a) trabajos en un mismo sitio; b) comparando sitios adyacentes. (Fig. 1).

Basándose en la información acumulada hasta ese año, Connell y Slatyer (1977) elaboraron un modelo general sobre sucesión vegetal, que intentó explicar y clasificar los distintos procesos de sucesión. Este esquema es de aceptación general por lo ilustrativo, si bien se halla limitado sólo a cambios en la composición de especies (Fig. 2). En él suponen que el ambiente se mantiene casi constante, con cambios mínimos. Para el análisis de este proceso, el modelo toma en cuenta dos aspectos de la sucesión: 1) La colonización del espacio recién desocupado, 2) el tipo de interacciones que surgen entre las especies colonizadoras y las que las suceden. A partir de ellos se construyen tres casos particulares de sucesión: a) el modelo de facilitación, b) el modelo de tolerancia y c) el modelo de inhibición.

Para el primer modelo la colonización del espacio abierto puede ser realizada exclusivamente por especies capaces de ocupar

tal tipo de zonas; se trata de organismos especializados en sobrevivir en regiones recién perturbadas. Estas especies modifican su entorno de tal manera que progresivamente se vuelve menos adecuado para sí mismas y mejor para otras plantas, hasta llegar al momento en que son desplazadas completamente por las plantas que aparezcan posteriormente. Con estas especies también ocurre el mismo proceso de autoinhibición y facilitación, por lo que hay un recambio continuo de las especies de la comunidad. Cuando ya no hay más sustituciones de especies, se debe suponer que la comunidad alcanzó su estado estable.

A diferencia del modelo de facilitación, en el de tolerancia no hay necesidad de que las especies colonizadoras estén adaptadas para ocupar áreas perturbadas (cualquiera de las plantas que llegan al sitio puede crecer ahí). La modificación del ambiente hecha por las pioneras no afecta a las especies que lleguen después. La secuencia de especies se controla exclusivamente por las características de las historias de vida de las plantas presentes y de sus interacciones. Pero llega un momento en el que las especies que permanecen, son aquellas que soportan (o toleran) el ambiente modificado por las plantas dominantes. Ocurre así que el proceso de recambio de especies se detiene, pues la presencia de especies se limita a aquellas que soportan el ambiente modificado por las plantas preexistentes, que son las mismas. De este modo se mantiene la composición específica.

Finalmente, el modelo de inhibición comparte con el anterior las características de las plantas colonizadoras. Sin embargo

especies, deteniendo el proceso de sucesión. Sólo puede haber recambio de especies debido a la desaparición de las plantas colonizadoras. Una vez que esto ocurre, la sucesión puede seguir cualquiera de las posibilidades mencionadas.

Se han propuesto otros modelos. Grime (1979) analizó los procesos sucesionales con la perspectiva de las estrategias adaptativas de las plantas. Propuso que las poblaciones vegetales están influenciadas por tres condicionantes principales: la competencia, la productividad del ambiente y las perturbaciones de éste. A lo largo del proceso evolutivo se han generado plantas especializadas para soportar la competencia, las restricciones de ambientes poco productivos y plantas que sobreviven en ambientes continuamente perturbados (fig. 3). Durante un proceso sucesional las mencionadas determinantes tienen importancias distintas, dependiendo de la etapa en la que esté la sucesión y de la productividad del habitat. Se producen así diversas secuencias de reemplazamiento de poblaciones vegetales especializadas en responder mejor a alguno de los tres condicionantes (fig. 3).

Tilman (1988) interpretó las sucesiones primarias y propuso una hipótesis denominada de cocientes de recursos (resource ratio hypothesis) (fig. 4). Según ésta, las sucesiones primarias se pueden entender como " un gradiente temporal en la disponibilidad relativa de uno o más recursos limitantes y la luz en la superficie del suelo. Si la tasa de acumulación del recurso limitante del suelo es lenta en relación con la tasa de desplazamiento competitivo, muchas de las características de la

sucesión primaria, dependen de la trayectoria

lentamente cambiante de comunidades de plantas en equilibrio, con la composición en algún punto determinada principalmente por la disponibilidad relativa del recurso limitante del suelo y la luz. " (p. 217). Por su parte, Miles (1987) presentó un cuadro que condensa algunas secuencias de reemplazamiento de tipos de vegetación (Fig. 5).

Es interesante la propuesta de Burrows (1990) sobre una "nueva teoría de la sucesión", que pretende subsanar las deficiencias de las otras teorías "ortodoxas", mediante la elaboración de 5 modos básicos de sucesión (fig. 6). Uno de los aspectos centrales de la nueva teoría es el abandono del concepto de clímax, o comunidad estable, o madura. En su lugar, se concibe la sucesión como un proceso continuo de cambio que no llega a ningún punto estable, sino que está en constante modificación. Otra peculiaridad es que en esta teoría no hay un concepto unificador, debido tal vez a que no ha sido posible hallar uno para toda la diversidad observada de fenómenos sucesionales. En cambio, están algunas reglas de interacción básica, que sirve para abarcar todos los casos conocidos de sucesión vegetal.

Como se puede ver, la cantidad de enfoques empleados para estudiar la sucesión es grande; consecuentemente, la polémica que se genera al enfrentarlos lo es también. Los aspectos de esta polémica útiles para generalizar sobre este fenómeno son pocos. Tal vez sólo quedan claras dos cosas: 1) el proceso estudiado es complicado; 2) todavía no existe una teoría lo suficientemente amplia para explicar a la sucesión de forma adecuada. Esta polémica es interesante, pues pone de manifiesto la brecha entre los reduccionistas y los holistas (Burrows (1990)

dedicó dos partes de su libro a esta confrontación). Si en realidad se trata de este conflicto, la resolución del problema va para largo, ya que ningún enfoque es mejor que el otro. Son complementarios, aunque opuestos. Lo que se puede esperar entonces, es que haya periodos históricos en los que sea más importante un enfoque, alternados con etapas en las que domine el otro.

2.- Vegetación de zonas áridas. Nodricismo.

Es aceptado generalmente que la propiedad básica de un desierto es la aridez: la falta de agua disponible para los organismos, ocasionada porque en el ambiente no hay o porque no la pueden aprovechar (los párrafos siguientes considerarán sólo a la aridez ambiental, no a la fisiológica). El agua es considerada como el recurso limitante que condiciona los procesos biológicos propios de zonas áridas (Noy-Meir, 1973). La escasez de agua se debe básicamente a una deficiencia entre la lluvia que cae en una zona y el agua que se evapora (Logan, 1968). Empleando los criterios expuestos por Köppen (1948), las zonas semiáridas se distinguen de las zonas húmedas cuando el valor del potencial de evaporación es mayor al valor de precipitación. Del mismo modo, una zona árida se reconoce cuando el valor del potencial de transpiración duplica al de precipitación.

La condición de aridez puede originarse de varias maneras. Esto da la oportunidad de agrupar los desiertos según el tipo de aridez que posean. La más general se debe al patrón global de circulación de viento, que forma dos grandes regiones de aridez ubicadas alrededor de los trópicos de Cáncer y Capricornio (MacArthur, 1972). Los desiertos así formados son considerados como desiertos latitudinales. Hay causas de aridez que son más locales, como las propuestas por Logan (1968), quien reconoció cinco grandes grupos de desiertos: (1) desiertos subtropicales, (2) desiertos costeros fríos, (3) desiertos de sombra de lluvia, (4) desiertos continentales interiores, (5) desiertos polares. Los desiertos de México son causados

por efecto de sombra de lluvia, por efecto de continente y por su ubicación latitudinal.

En estos ambientes, los organismos están especialmente adaptados a las características peculiares de su medio. Igualmente, los procesos intra e intrespecíficos poseen propiedades condicionadas por su entorno. Las sucesiones vegetales no son ajenas a lo anterior.

Normalmente, las sucesiones vegetales se desarrollan durante largos periodos de tiempo (decenas o centenas de años). De ahí la dificultad para tener registros completos sobre este tipo de procesos. Afortunadamente hay algunas excepciones, como la ocurrida en el Laboratorio del Desierto de Tucson, Arizona, en los Estados Unidos. En él, se han hecho estudios de los cambios de la vegetación desde principios del siglo XX, prosiguiéndose de manera más o menos continua hasta nuestros días.

Shreve (1929) registró los cambios ocurridos en la vegetación de algunas exclusiones censadas en 1906, abarcando un periodo de aproximadamente 22 años. En general, no encontró una tendencia clara en estos cambios. Asimismo, comentó la posibilidad de que la dinámica de la vegetación se comporte en pulsos, i.e., etapas favorables para el reclutamiento de individuos, alternados con periodos en los que no se observan aumentos poblacionales. Dieciocho años después, Shreve y Hinckley (1937) enriquecieron el trabajo mencionado, agregándole más tiempo de observación, hasta tener 30 años de registros. Con todo, sus conclusiones fueron básicamente las mismas.

Silberg y Turner (1986) elaboraron un trabajo de demografía vegetal en los sitios permanentes en otra localidad de Arizona, que recibió observaciones realizadas durante un lapso de 70 años. Estas

autores coincidieron con los anteriores, en el sentido de que no encontraron tendencias generales en los cambios registrados y en que el reclutamiento de individuos aparentemente sigue una dinámica de pulsos.

Turner (1990) en una zona del desierto de Sonora empleó diversas técnicas de estudio (fotografías del sitio, mapas con censos, e incluso análisis de la distribución de la edad de una cactácea columnar) para comprender la dinámica de la vegetación de esa zona. Curiosamente, sus resultados sugirieron una tasa alta de recambio de especies, posiblemente relacionada con las fluctuaciones de la precipitación pluvial. Esto refuerza la observación acerca del reclutamiento por pulsos de la vegetación.

Simultáneamente con estos trabajos se han realizado otros que pretenden conocer los mecanismos causantes del reemplazamiento de especies en zonas áridas. Estudiando la sucesión vegetal en una región de Texas, Muller (1940) encontró que el recambio de especies se regulaba principalmente por procesos erosivos del suelo y que dicho recambio puede ocurrir a partir de suelo completamente desnudo o comenzando con la vegetación clímax. El denominó a este fenómeno "sucesión retrogresiva". También enfrentó los procesos descritos con las ideas sucesionales de Clements y concluyó que en la región estudiada no ocurre el clásico proceso de sucesión, pues no se registraron apariciones de nuevas especies durante los procesos de recambio. Además propuso un nuevo término, el "superclímax", para los tipos de vegetación más estables que los demás. Este autor comentó que las vegetaciones de desiertos están estrechamente ligadas al ambiente, mucho más que las del Este de los Estados Unidos. La vegetación

estudiada por Muller recupera completamente su composición florística inicial después de una perturbación. De acuerdo con él, sólo las vegetaciones que dependen únicamente del clima para adquirir su composición florística original pueden considerarse muy estables y merecer el término de "superclímax" para su composición florística estable.

Hastings y Turner (1972), en su trabajo fotográfico sobre las transformaciones de la vegetación en las zonas áridas de Estados Unidos, propusieron 4 posibles causas: (1) sobrepastoreo de ganado, (2) alteraciones del régimen natural de ocurrencia de fuegos, (3) aumento de la población de conejos y roedores y (4) modificaciones climáticas.

Algo distinto encontraron Vasek y Lund (1980) para un lago seco de Mojave. Su trabajo, enfocado a procesos de sucesión primaria, reveló que el reemplazo de especies se controla básicamente por las modificaciones que hacen al suelo las especies pioneras, quienes permiten el establecimiento de otras. Estas, a su vez, hacen lo mismo, por lo que cabe la posibilidad de que ocurra un proceso de sucesión por facilitamiento, sensu Connell y Slatyer (1977).

Yeaton y Romero-Manzanares (1986), al estudiar la organización de una vegetación en mosaicos del desierto de Chihuahua, obtuvieron información que les permitió suponer que ahí ocurría un recambio de especies, en el que la especie central del mosaico jugaba un papel importante al permitir el reclutamiento de otras plantas bajo ella.

En una zona árida de California, Webb, Steiger y Turner (1987) caracterizaron la dinámica de la vegetación con base

en el grado de perturbación de las zonas estudiadas. Entre otras cosas, ellos registraron mayores tasas de cambio en las zonas perturbadas que en las no perturbadas. Estos autores propusieron que los cambios observados en las regiones perturbadas pueden ser modeladas como procesos markovianos, ya que observaron que la composición de especies convergía a proporciones estables.

Un intento explícito por modelar matemáticamente la dinámica de la vegetación desértica, la hizo McAuliffe (1988), para una región de Arizona. Este autor comparó el reemplazamiento de especies en dos comunidades, una simple (dos especies) y otra compleja (varias especies). Aparentemente, el comportamiento cualitativo de ambas comunidades fue muy parecido, pues se basa en plantas pioneras que colonizan espacios abiertos y en plantas que sólo pueden crecer si están asociadas a las pioneras. También propuso los posibles mecanismos principales que ocasionan estos comportamientos semejantes: a) mecanismos que permiten el reclutamiento bajo otras plantas, b) mecanismos que conducen al reclutamiento lejos de plantas establecidas y c) causas de mortalidad en plantas adultas.

Yeaton y Ester (1990) abordaron el análisis de la dinámica vegetal para un tipo de vegetación de Sudáfrica. Sus resultados sugieren que varios factores interactúan dentro de la dinámica global del sistema, como son la facilitación del reclutamiento por especies protectoras y el desplazamiento posterior de éstas debido a competencia interespecífica.

Los trabajos anteriores indican claramente que la vegetación de zonas áridas de ninguna manera es estática. Al tratar de enmarcar este campo de las teorías de sucesión surgen algunos problemas que

generalmente conducen a rechazar la afirmación de que haya sucesión en zonas áridas.

Son dos las objeciones principales para incluir a la dinámica vegetacional de desiertos dentro de la sucesión (Zedler, 1981):

- 1) No se encuentra ninguna tendencia predecible en los cambios de la vegetación de zonas áridas, por lo que el término de sucesión no puede ser empleado.
- 2) Tampoco se observan cambios en la composición de especies, cuando ocurren alteraciones en la vegetación; las mismas especies que desaparecen son las que reocupan el lugar.

Este mismo autor comentó dichas objeciones. Según él, no se han observado sucesiones en los desiertos porque no se ha trabajado con las escalas adecuadas, ni espaciales ni temporales. Para percibir sucesiones en zonas áridas se requiere, por tanto, hacer observaciones empleando unidades de tiempo "grandes" en áreas "pequeñas".

McAuliffe (1988) consideró que el término de sucesión es muy ambiguo y no puede aplicarse en los estudios que realizó. Si la sucesión se interpreta como un cambio en la frecuencia relativa de especies, entonces en sus sitios de estudio hay sucesión desde que plantas pioneras colonizan áreas abiertas hasta que alcanzan las proporciones estables. Si en cambio se considera a la sucesión como el cambio en la presencia o ausencia de especies, entonces la sucesión nunca ocurre en grandes áreas, pues las plantas involucradas siempre serán las mismas. En escalas muy pequeñas (del tamaño de una planta)

constantemente ocurrirán procesos sucesionales. Por su parte, Vasek y Lund (1980) no tuvieron ningún inconveniente para denominar como sucesión primaria a los procesos que estudiaron.

Las interacciones entre organismos juegan un papel importante en la formación de los patrones de recambio de especies en zonas áridas. Tan importantes o acaso más que el ambiente físico, considerado a primera vista como el principal regulador de los procesos biológicos en estos ambientes. De las diversas relaciones intra e interespecíficas, hay una de especial importancia para este trabajo: el nodricismo.

Nodricismo.

Se sabe que las plantas modifican su entorno inmediato. Estas alteraciones pueden condicionar el establecimiento de otras plantas, ya sea facilitándolo o impidiéndolo.

Uno de los primeros estudios en zonas áridas sobre el fenómeno arriba descrito, lo realizó Shreve (1931). Su intención fue comparar algunas condiciones físicas debajo de la sombra producida por un arbusto, con zonas completamente expuestas al sol. Sus resultados indicaron que el ambiente bajo el arbusto es más propicio para el establecimiento de una planta que el ambiente expuesto. Un proceso de este tipo, en el que una planta modifica y mantiene el ambiente de tal modo que que facilita el establecimiento de otras especies, es denominado nodricismo (Shreve, op.cit).

Franco y Nobel (1989) abordaron el estudio de este fenómeno mediante la caracterización microambiental bajo las nodrizas. Conjuntamente analizaron las tendencias de reclutamiento de algunas cactáceas en su zona de estudio en

Arizona, registrando mayor reclutamiento bajo nodrizas.

McAuliffe (1984a) evaluó en el desierto de Sonora la distribución de dos especies de cactus en relación con una tercera, encontrando que ésta última proporciona refugio a las otras dos contra la depredación.

Este mismo autor (McAuliffe, 1986) analizó los posibles factores que influyen sobre el establecimiento de un árbol desértico (Cercidium microphyllum o palo verde). Su estudio sugiere que el establecimiento exitoso de esta planta está en función de si hay o no un arbusto perenne cerca de ella que dificulte su depredación.

Las relaciones de nodricismo se pueden transformar, dando paso a relaciones de competencia, como lo propusieron Vanndermeer (1980) y McAuliffe (1984b). En el valle de Zapotitlán de las Salinas se han reportado todos estos procesos. Valiente-Banuet y Ezcurra (1991) encontraron que los individuos de una cactácea columnar (Neobuxbaumia tetetzo) se reclutan principalmente bajo una planta nodriza (Mimosa luisana). Valiente-Banuet, Vite y Zavala-Hurtado (1991) mostraron evidencia que sugiere la existencia de procesos competitivos entre las dos plantas mencionadas. Finalmente Valiente-Banuet et al (1991) detectaron patrones de disposición agregados entre algunas cactáceas y arbustos, reforzando la evidencia que apoya la existencia de nodricismo.

Es muy interesante el hecho de que haya una relación tan fuerte y tan evidente entre los procesos de recambio de especies y los patrones de disposición de estos mismos organismos. Se puede decir que un proceso condiciona al otro y viceversa.

Las zonas áridas son muy apropiadas para estudiar las relaciones entre la disposición y los recambios de especies. Además, la lentitud con la que ocurren los procesos biológicos en las zonas áridas, ocasiona que los conceptos y teorías ecológicas se revisen, pues no siempre tienen una aplicación sencilla en estos casos. Por este sólo hecho, los desiertos merecen ser estudiados ampliamente.

3.- Cambios y modelos.

Tatiana que tenía el alma de una auténtica rusa y la fría belleza de su país, estaba enamorada del invierno ruso. Gustábase la escarcha en cualquier soleado día de rigurosísimo frío, gustábanle los trineos, la caída de la tarde cuando la nieve se vuélve de color de rosa, y la noche del bautismo del Señor. Encantábalo esta noche, en que las sirvientas salían de casa para echarles a sus jóvenes amas la buenaventura, y en la que cada año les prometía un soberbio marido militar que marcharía dentro del mismo año a la lejana guerra.

Alejandro Pushkin, "Eugenio Onieguin", fragmento.

Un modelo es una representación, abstracta y simplificada, de alguna entidad real. Elaborar un modelo sobre un fenómeno (sucintamente planteado) consiste, entonces, en escoger de ese fenómeno las propiedades que nos interesan e interrelacionarlas de varias formas. La intención es conocer más acerca de ese fenómeno.

Achistein (1987) discutió algunas características de los modelos. Se presenta un breve extracto de ese discurso, por su claridad (p. 6-10):

- " 1. Un modelo teórico consiste en un conjunto de supuestos acerca de un objeto o sistema...
2. Un modelo teórico describe un tipo de objeto o sistema atribuyéndole lo que podría llamarse una estructura interna, una composición o mecanismo que explicará, al tomarlo como referencia, diversas propiedades de ese objeto o sistema...
3. Un modelo teórico se considera como una aproximación útil para ciertos propósitos...

4. Es frecuente que un modelo teórico se formule, desarrolle y hasta llegue a denominarse con base en una analogía entre el objeto o sistema descrito por él y algún otro objeto o sistema diferente. Esto implica una comparación en la que se observan propiedades y principios similares en algunos aspectos..."

Hay muchos modos de proponer modelos. En las ciencias biológicas se usan en gran medida los modelos verbales. De aplicación menos frecuente, pero no por eso menos útiles, son los modelos matemáticos. Se construyen con lenguaje matemático, lo que les confiere algunas ventajas (Bender, 1978): a) como el lenguaje con el que se construyen es muy conciso, se pueden manipular fácilmente, b) hay mucha teoría matemática de respaldo, c) actualmente hay computadoras que facilitan el trabajo de cálculo con estos modelos y d) la formulación del problema debe ser hecha de manera concisa y exacta.

Construir un modelo para un problema cualquiera no es algo sencillo, en el sentido de que no hay reglas precisas para hacerlo. Es necesario, además del conocimiento del problema y la herramienta para modelar, tener "intuición" para escoger la manera más conveniente para fabricarlo. La manufactura de un modelo es un ir y venir constante entre el problema, la herramienta y los objetivos que se persiguen. Es posible, con todo, presentar algunas indicaciones generales que faciliten el trabajo (Bender, 1978):

- 1) que delimitar el problema lo más claramente posible. Lo fundamental de esta delimitación es la elaboración de hipótesis sobre las que se apoyará el modelo. Gran parte

de la validez del modelo por construir descansa en estas hipótesis subyacentes, por lo que es muy importante tenerlas en cuenta al explorar las propiedades del modelo. De igual modo, los objetivos y tipo de resultados esperados deben ser muy precisos.

- 2) Después hay que construir el modelo. Se trata de escoger las variables de importancia y de interrelacionarlas de la forma más conveniente.
- 3) Luego hay que verificar si el modelo cumple los requisitos pedidos. Si no es así se puede reconstruir o incluso replantear el problema.
- 4) Finalmente, se procede a cotejar el modelo con la naturaleza. Esto no siempre es posible por las implicaciones que pueda tener la captura de datos o por el tipo de resultados del modelo.

Esta última etapa es muy importante, porque al confrontar el modelo con la realidad se obtiene mucha información, tanto del problema mismo como de las propiedades del modelo. De este enfrentamiento es de donde surgen ideas para explorar el problema particular de otro modo, o para construir otro modelo (Bender, 1978).

La actividad científica y la manufactura de modelos tienen cosas en común. Por ejemplo, en ambas se proponen explicaciones simplificadas de los procesos naturales. También en ambas es necesario comprobar de alguna manera los juicios emitidos sobre el problema estudiado. Bunge (1973) propuso una serie de "pasos del método científico" que son coincidentes en gran medida con lo expuesto por Bender (op.cit). El que la actividad científica tenga pasos, métodos para obtener la verdad sobre

procesos naturales, es algo que se discute mucho. Como ejemplo, Feyerabend (1988) comentó que en la realidad el investigador no sigue un método estricto, ni se apoya en los conocimientos previos, sino todo lo contrario: procede de manera anárquica y, en ocasiones, descarta arbitrariamente teoría y conocimientos previos en favor de interpretaciones novedosas y sin apoyo de ningún tipo. En el fondo, estas posiciones tan encontradas acerca del quehacer científico reflejan pugnas propias del campo de la filosofía de la ciencia y de la filosofía en general. Consecuentemente, la relación entre hacer modelo y hacer ciencia no debe ser tan simple como la que se expuso líneas arriba. Para cada interpretación de la actividad científica, los modelos y su elaboración deben significar cosas diferentes. Revisar estos problemas no es el objetivo del presente trabajo. Simplemente se trata de presentar de modo muy simple (tal vez demasiado) el hecho de que fabricar modelos no es algo ajeno al quehacer científico y que, para fines prácticos, gran parte de los investigadores trabajan con modelos.

Modelos markovianos.

La manera de analizar cada una de las propiedades biológicas que cambian durante una sucesión varía de acuerdo con las preguntas de interés y las herramientas disponibles en el momento. El cambio en la composición de especies es un buen ejemplo. De los primeros trabajos meramente descriptivos, el interés se ha enfocado (entre otras cosas) a la manufactura de modelos que representen los patrones de cambio de la composición de especies en un proceso de sucesión.

De interés especial para el estudio de la sucesión vegetal es la herramienta matemática conocida como "procesos markovianos" o "cadenas markovianas". Elaborada por el matemático ruso Andrei Andreievich Markov y publicada por primera vez en 1906, esta herramienta no fue concebida originalmente para ser aplicada a fenómenos reales. El autor la desarrolló por sus inquietudes en el campo del cálculo de probabilidades. Curiosamente, la ejemplificó con un fragmento de un novela de A. Pushkin, "Eugenio Onieguin", en la que evaluó las transiciones entre vocales y consonantes a lo largo del texto. Las aplicaciones físicas, estadísticas y biológicas se efectuarían después.

Hay cuatro requisitos "básicos" que debe tener un problema para poder representarlo con esta herramienta:

- 1) El proceso estudiado debe tener un número finito de posibles estados en los que puede hallarse. Hay ocasiones en que este requerimiento no lo cumple el problema tratado, por lo que el investigador tiene la opción de subdividir su sistema en los estados que considere adecuados.
- 2) El proceso debe ser capaz de pasar de un estado a otro de manera aleatoria, esto significa que para un estado $X(t)_j$ del sistema en el tiempo (t) , hay una probabilidad con valores entre 0 y 1 (P_{ij}), para que el proceso tome la forma $X(t+1)_i$ en el tiempo siguiente. Conviene aclarar que para estos modelos, el tiempo avanza en unidades discretas.
- 3) Además, el paso de un estado en el tiempo (t) a otro en $(t+1)$, debe depender exclusivamente del estado en el tiempo (t) , es decir, en el tiempo inmediato anterior.

4) Finalmente, las probabilidades de transición no deben cambiar conforme pasa el tiempo, sino que deben ser constantes.

Una manera de representar lo anterior es mediante el uso de matrices de $n \times n$, donde n corresponde al número de estados posibles del sistema y las entradas de la matriz representan a las distintas probabilidades de transición. Un ejemplo es el siguiente:

$$A = \begin{matrix} & \begin{matrix} E_1 & E_2 & E_3 & \dots & E_n \end{matrix} \\ \begin{matrix} E_1 \\ E_2 \\ E_3 \\ \dots \\ E_n \end{matrix} & \begin{bmatrix} P_{11} & P_{12} & P_{13} & \dots & P_{1n} \\ P_{21} & P_{22} & P_{23} & \dots & P_{2n} \\ P_{31} & P_{32} & P_{33} & \dots & P_{3n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ P_{n1} & P_{n2} & P_{n3} & \dots & P_{nn} \end{bmatrix} \end{matrix}$$

Donde:

$\{ E_1, E_2, E_3, \dots, E_n \} =$ conjunto de los posibles estados que pueda tomar el sistema.

$\{ P_{11}, P_{12}, P_{13}, \dots, P_{1n}; P_{21}, \dots, P_{nn} \} =$ conjunto de las probabilidades de transición de un estado a otro.

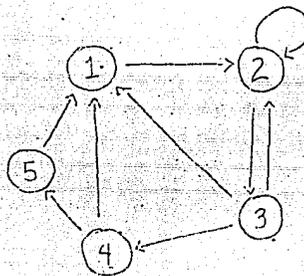
P_{ij} = probabilidad de pasar del estado j (columna) al estado i (fila) en una unidad de tiempo. Obsérvese que la suma de todos los elementos de una columna es igual a uno puesto que se trata de un juego completo de probabilidades. Esto significa en términos biológicos que el número de estados del sistema no aumenta ni disminuye. Por lo tanto el sistema siempre debe estar en alguno de los estados posibles.

De este modo, el sistema estudiado queda esquematizado en una matriz como la anterior, denominándosela "matriz de proyección" o "matriz de transición".

Este sistema matricial puede visualizarse de otro modo.

Se representa a cada estado del sistema mediante círculos (nodos) y a cada probabilidad de transición con flechas (arcos), que parten de un nodo y apuntan a otro. La figura obtenida es llamada "gráfica asociada a la matriz". Como ejemplo pongamos la siguiente matriz:

	1	2	3	4	5
1	0	0	P13	P14	P15
2	P21	P22	P23	0	0
3	0	P32	0	0	0
4	0	0	P43	0	0
5	0	0	0	P54	0



representación gráfica

P_{ij} = arco que va del nodo j al nodo i .

Algunas de las restricciones mencionadas pueden relajarse con lo que se obtienen distintos tipos de procesos markovianos. Puede ocurrir que el sistema no se actualice en unidades discretas de tiempo sino que lo haga de modo continuo, o que los estados no estén claramente definidos y que haya transiciones suaves de una etapa a otra. Jeffers (1988) presentó una clasificación de

éstas variaciones, resumidas en la figura 7.

Ya se dijo que un proceso markoviano se desarrolla a lo largo del tiempo. Hay que aclarar esto. En primer lugar, es necesario que este proceso empiece en algún lado. Las condiciones iniciales están dadas por los estados del sistema, en un tiempo inicial $t(0)$. Estos estados también se acomodan en una matriz de n renglones por 1 columna, conocida como vector inicial de estados. Al multiplicar el vector por la matriz de proyección, se obtiene otro vector de $n \times 1$, que representa a los estados al tiempo siguiente:

	E1	E2	E3	E4	E5		$t(0)$	$t(1)$
E1	0	0	P13	P14	P15		E1	E1
E2	P21	P22	P23	0	0		E2	E2
E3	0	P32	0	0	0	.	E3	E3
E4	0	0	P43	0	0		E4	E4
E5	0	0	0	P54	0		E5	E5

O más brevemente:

$$A * n(0) = n(1) \tag{1}$$

Si este vector $n(1)$ se multiplica nuevamente por A se consiguen las proporciones de cada estado para $t(2)$; para obtener $n(3)$ se efectúa la multiplicación $A * n(2)$. Así, es posible conocer n en cualquier tiempo, multiplicando la matriz de proyección por el vector de proporciones en el tiempo anterior. El vector $n(t)$ mantiene una relación con el vector inicial $n(0)$.

mediante la siguiente ecuación:

$$n(t) = A^t * n(0) \quad (2)$$

Cuando la operación se realiza muchas veces, las diferencias entre los vectores $n(t)$ y $n(t+1)$ disminuyen gradualmente, hasta el momento en que ambos vectores son iguales, sin importar la multiplicación por A . Este vector es llamado vector estable de estados y es independiente de las condiciones iniciales del sistema. La ecuación (2) se puede plantear de otro modo:

$$n(t) = c_1 1^t x_1 + c_2 1^t x_2 + \dots + c_n 1^t x_n \quad (3)$$

Donde 1^t es el eigenvalor n de la matriz de proyección A ; x_i es el eigenvector correspondiente a 1^t ; c_i es una constante. Para una matriz markoviana existe un eigenvalor $1_1 = 1$ que es mayor que los demás eigenvalores. De la ecuación (3) se desprende que para t muy grande 1^t_n se aproxima a cero, por lo que pierden importancia todos los sumandos a excepción del primero, que vale 1. El eigenvector x_1 correspondiente a 1_1 es el vector estable de proporciones (para una demostración detallada de la obtención de (3) y del hecho de que $1_1=1$ para procesos markovianos, ver Strang, 1976).

La analogía con procesos sucesionales surge ahora. Si un fenómeno de sucesión puede clasificarse en estados discretos (ya sean especies o tipos de vegetación), la matriz de transición representa las probabilidades de paso entre estados y el vector las distintas proporciones de cada estado. Consecuentemente, el vector estable representa las proporciones fijas de cada estado,

condición que a su vez recuerda a las etapas estables de la sucesión: "el clímax".

No cualquier proceso puede ser estudiado con este tipo de herramienta. Jeffers(1988) propuso tres conjuntos de datos que se deben obtener de un sistema para ser modelado con cadenas markovianas (p. 74):

- i) Alguna clasificación que en grado razonable separe los estados sucesionales en tiempo o espacio, en categorías definibles,
- ii) Datos para determinar las probabilidades de transferencia o las tasas a las cuáles los estados cambian de una categoría de la clasificación a otra, a lo largo del tiempo,
- iii) Datos que describan las condiciones iniciales en un tiempo particular, usualmente siguiendo una perturbación bien documentada. "

Probablemente, una de las primeras aplicaciones de este modelo a problemas biológicos, la hizo MacArthur (1955), para representar flujos de energía en cadenas tróficas.

El estudio que popularizó a las cadenas markovianas en los estudios sucesionales fue el hecho por Horn (1976). En este trabajo se analizó un caso de sucesión forestal, visto como un reemplazamiento de especie por especie. Los análisis de Austin (1980) y de Austin y Belbin (1981) se concentraron en la dinámica sucesional de pastizales (Lawn), empleando técnicas de clasificación para determinar los estados posibles del sistema y relacionándolos con variables ambientales y con efectos de vecindad. Para comprender la sucesión de un brezal (heath),

Legg(1980) empleó un modelo markoviano en el que incorporó efectos de la edad de las especies involucradas sobre las probabilidades de paso de la matriz.

Una aplicación más de carácter teórico para bosques tropicales, enfatizando la influencia de la diversidad poblacional sobre las probabilidades de transición, fue hecha por Acevedo (1981). Hobbs (1983), estudió una vegetación de marjal (moor), en los que elaboró modelos markovianos para comunidades con diferentes riquezas específicas.

Como toda herramienta, las cadenas markovianas tienen sus limitaciones. Usher (1981) discutió sus ventajas y desventajas, de las cuales hizo un resumen presentado en la Tabla 2. Jeffers (1988) también analizó los pros y contras de estos modelos. Su evaluación condensada se muestra en la Tabla 3.

El empleo de modelos es una estrategia muy útil para organizar los conocimientos que se posean de un problema determinado. Dadas sus características, los modelos pueden servir como puntos de partida (es decir, como generadores de hipótesis) para el estudio de la naturaleza o bien para corroborar hipótesis. Sin embargo, un modelo no es el trabajo de investigación científica propiamente dicho.

A mi modo de ver, estas diferencias se deben a los canales que se emplean para expresar el pensamiento científico, es decir, al lenguaje usado.

Cuando se emplea la palabra como medio para plantear el conocimiento prácticamente no hay límites en su uso. Se llega hasta donde el investigador quiere. Esta libertad conlleva una cierta pérdida de rigor, principalmente cuando se explora las

posibles consecuencias del discurso. Cuando se emplea un lenguaje más riguroso como el matemático, hay restricciones. No todo se puede decir con lenguaje matemático (al menos todavía). Pero lo que se puede decir generalmente estará bien dicho, pues la falta de libertad se compensa con un aumento de la precisión de lo expuesto (desde luego que las matemáticas no son garantía de verdad, pero sí de rigor, si están bien hechas). El trabajar con modelos, entonces, se concreta a jugar con los dos lenguajes, pasando de la libertad a la restricción y viceversa.

4.- Objetivos.

El objetivo de este trabajo consiste en elaborar un modelo de simulación con computadora que represente a la dinámica de reemplazamiento de 2 especies vegetales, Neobuxbaumia tetetzo (Weber) Backeberg (Cataceae) y Mimosa luisana Brandeg (Leguminosae), propias de una comunidad vegetal del valle semiárido de Zapotitán Salinas, Puebla. La herramienta empleada es la conocida como cadenas markovianas, que será representada mediante un programa para computadora hecho en lenguaje Pascal, desarrollado por el autor de esta tesis. Además se explorarán los comportamientos de este modelo ante diversas perturbaciones simuladas, para enriquecer las interpretaciones sobre los diversos procesos biológicos que ocurren en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

5.- Zona de estudio.

Gran parte del territorio nacional está ocupado por zonas secas. Stretta y Mociño (1963) propusieron que el 71.66% del país se encuentra repartido en zonas desérticas (4.31%), zonas áridas (33.92%) y zonas semiáridas (33.43%). El valle de Tehuacán, al SE del estado de Puebla, se considera como una región semiárida correspondiente a la provincia florística del valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rzedowski, 1978), que abarca también regiones de Oaxaca y Veracruz. Dentro de esta provincia florística se encuentra el valle de Zapotitlán.

Se trata de un valle de aproximadamente 198.7 km², con una orientación general W - E, localizado entre los 97°25'00" y los 97°38'50" W, y entre los 18°22'10" y los 18°25'40" N (Figura 8). Su clima es de tipo BS₀hw"(w)(e)g, es decir, seco con régimen de lluvias en verano (García, 1973). La precipitación media anual es de 380 mm, con una temperatura media anual entre los 18 y 22°C. La aridez de este valle se debe en gran medida al efecto de sombra de montaña causado por la Sierra Madre Oriental. El lugar donde se llevó a cabo este trabajo se localiza en este valle, dentro del jardín botánico "Helia Bravo Hollis", propiedad de SEDESOL y del poblado de Zapotitlán Salinas, Puebla.

La formación de este valle se debió a procesos geológicos que comenzaron en el Paleozoico-Jurásico y terminaron en el comienzo del cuaternario (García-Oliva, 1991).

La región de Tehuacán es florísticamente muy diversa, por lo que las conclusiones de los estudiosos de esta flora lo son también. Según Leopold (1950), estas zonas corresponden

a lo que él denominó "Desert".

Smith (1965) reconoció en el valle de Tehuacán tres grandes tipos de vegetación: el bosque de montaña, el bosque de pino-encino y la vegetación de cactus-arbustos espinosos. Además, percibió la gran cantidad de endemismos del valle.

De acuerdo con Miranda y Hernández X. (1963), en este valle se pueden hallar matorrales espinosos y cardonales. Por su parte, Rzedowski (1978) agrupó a estas asociaciones vegetales con el nombre de matorral xerófilo. Jaramillo y Gonzalez Medrano (1983), estudiaron la vegetación arbórea de esta provincia con métodos de análisis multivariado. Su trabajo reconoció 10 tipos de vegetación, de los cuales 6 podían corresponder a tipos de vegetación previamente descritos. Este análisis puso de manifiesto que hay más heterogeneidad florística y estructural en la provincia de lo que se estimaba anteriormente.

Los componentes fitogeográficos más importantes de este valle son los neotropicales con un 37.5% de la flora genérica y los autóctonos, con un 13%. El componente de especies endémicas del valle es muy importante, con cerca del 30% de ellas (Villaseñor, Dávila y Chiang, 1990).

En el valle de Zapotitlán, Zavala-Hurtado (1982) estudió la vegetación con técnicas de análisis multivariado. Distinguió cuatro grandes grupos de vegetación: el matorral espinoso, la tetechera, el cardonal y el izotal. García-Oliva (1991) relacionó los procesos geomorfológicos de este valle con la vegetación de cada uno de ellos, para tratar de averiguar cómo los primeros condicionan a los segundos. Básicamente, encontró que hay dos factores geomorfológicos reguladores de la presencia de las

especies en la zona: el grado de calcificación de los suelos, y su capacidad de almacenamiento de agua.

La presencia de grupos humanos en esta región comenzó desde hace mucho tiempo. En el valle de Tehuacán (al Norte del de Zapotilán) se han encontrado vestigios de actividades agrícolas en pequeña escala que tuvieron lugar hace 4000 años (Johnson, 1967). Además, se considera al valle de Tehuacán como el sitio donde se domesticó el maíz (Byers, 1967). Para el caso particular del valle de Zapotitlán, algunas de las actividades actuales son los cultivos de temporal, pastoreo de cabras, explotación de minas de onix, recolección de leña y de diversos productos vegetales. Por lo tanto, se puede suponer que la perturbación por actividades humanas es importante, aunque no se tenga una estimación muy precisa de su intensidad ni de como afecta a los procesos biológicos existentes en el valle.

especies en la zona: el grado de calcificación de los suelos, y su capacidad de almacenamiento de agua.

La presencia de grupos humanos en esta región comenzó desde hace mucho tiempo. En el valle de Tehuacán (al Norte del de Zapotilán) se han encontrado vestigios de actividades agrícolas en pequeña escala que tuvieron lugar hace 4000 años (Johnson, 1967). Además, se considera al valle de Tehuacán como el sitio donde se domesticó el maíz (Byers, 1967). Para el caso particular del valle de Zapotitlán, algunas de las actividades actuales son los cultivos de temporal, pastoreo de cabras, explotación de minas de onix, recolección de leña y de diversos productos vegetales. Por lo tanto, se puede suponer que la perturbación por actividades humanas es importante, aunque no se tenga una estimación muy precisa de su intensidad ni de como afecta a los procesos biológicos existentes en el valle.

I I I .- Materiales y métodos.

Ya se comentó que un modelo markoviano requiere de tres tipos de información (Jeffers, 1988). Consecuentemente, los métodos empleados se encaminaron a la obtención de los datos necesarios.

a) Determinación del número y tamaño de estados presentes en el sistema estudiado.

La clasificación del sistema en etapas discretas se realizó con base en la información previa sobre las abundancias relativas de las especies dominantes de la zona trabajada. Las plantas más abundantes y fisionómicamente importantes son el tetecho (Neobuxbaumia tetetzo) y la mimosa (Mimosa luisiana), por lo que se emplearon como etapas del sistema. Las otras etapas se elaboraron tomando en cuenta la disposición espacial de la vegetación y fenómenos de nodricismo entre la mimosa y el tetecho.

De este modo, se clasificó al sistema en cuatro estados discretos:

- 1) SUELO DESNUDO (sd), en donde no hay mimosas ni tetechos,
- 2) MIMOSAS (m), regiones ocupadas por individuos de mimosa,
- 3) MIMOSA-TETECHO (mt), áreas ocupadas por una mimosa y un tetecho,
- 4) TETECHO (t), zonas ocupadas por individuos de N. tetetzo.

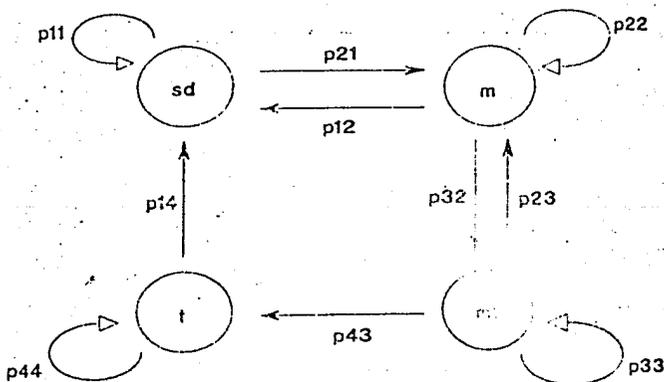
La matriz de 4 x 4 así definida tiene algunas probabilidades de paso que se definieron con valor 0, porque se estimó que

representan transiciones muy poco frecuentes, e.g. el hecho de que una plántula de tetecho se establezca en suelo desnudo, siendo que el establecimiento ocurre principalmente bajo la sombra de arbustos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

El modelo matricial resultante, es el siguiente:

	sd	m	mt	t
sd	p11	p12	0	p14
m	p21	p22	p23	0
mt	0	p32	p33	0
t	0	0	p43	p44

Y la gráfica de esta matriz es:



Este modelo se representa verbalmente como sigue:

- 1) El suelo desnudo tiene una probabilidad de mantenerse así o de ser ocupado por una mimosa; si esto ocurre, entonces
- 2) la mimosa puede establecerse o morir; si se logra establecer
- 3) al adquirir un tamaño adecuado las semillas de tetecho que caigan bajo su sombra pueden germinar y tal vez establecerse; si las plántulas de tetecho no mueren durante sus primeros estadios de vida,
- 4) los tetechos conforme crezcan ejercerán presión competitiva sobre la mimosa, que a la larga puede ocasionar la muerte de la planta nodriza;
- 5) finalmente, los tetechos mueren por procesos de senescencia o por desgajamiento, dejando el lugar vacío para que al desaparecer sus restos, pueda iniciarse otra vez el ciclo.

Una vez definidas las etapas del sistema surge el problema de determinar cuánta área se necesita para considerar a cierta cantidad de terreno como la etapa sd. De igual manera es necesario especificar a qué distancia debe estar una mimosa y un tetecho para considerarlo como la etapa mt o clasificarla como m o t. La elección de esta unidad de medida puede hacerse considerando el patrón de disposición espacial de la vegetación estudiada, que se supuso de tipo agregado, dada la información existente (Valiente-Banuet et al. 1991, Godínez, Guerra y Valiente-Banuet, en preparación). La unidad de medida se definió como la distancia promedio entre las especies mimosas que puedan servir como nodrizas. Por lo tanto se necesitó

elaborar un método que permitiera conocer este valor.

Mediante inspección visual se eligió un área del jardín botánico que tuviera una estructura de la vegetación como la exigida por el modelo, es decir, con mimósas, tetechos, asociaciones de éstas y suelo desnudo. La región más adecuada se situó entre las laderas E y S de la colina de estudio. Ahí se trazó un transecto de 100 m de longitud por 10 m de ancho, con dirección SE --> NW que comenzó en la base de la colina y terminó cerca de su cima. En él se escogieron al azar las coordenadas de 100 puntos, en los que se registró: 1) identidad de la planta más cercana (sp.1), mayor que 50 cm de altura, al punto aleatorio; 2) distancia de la sp.1 al punto; 3) identidad de la especie más cercana a la sp.1, mayor a 50 cm de altura; 4) distancia de la sp.2 a la sp.1. Para cada especie se midió altura, dos diámetros y perímetro basal del tronco.

Las evaluaciones de este método son las de la Tabla 4. Se hizo una comparación entre la distancia 1 y la distancia 2, mediante un análisis de varianza, que indica un patrón de distribución aleatorio. Como las medias de las distancias son prácticamente iguales, se eligió el tamaño de cuadro de 1 m por lado.

b) Evaluación de las proporciones presentes de cada etapa en la comunidad.

A lo largo del transecto se dispusieron 10 bloques de 10 m por 10 m, alternándose uno a la izquierda y otro a la derecha. Cada cuadro se subdividió en una malla de cuadros más pequeños, con un tamaño de lado igual a la distancia media entre el individuo #1 y el punto aleatorio (1 m). Posteriormente se efectuó un censo en cada bloque para determinar la proporción de las distintas etapas del sistema, representadas ahora por los cuadros de $1m^2$. Para cada individuo se midió la altura, dos diámetros de la copa (para arbustos), el perímetro basal del tronco (para arbustos) y los perímetros basal y a la altura del pecho (para tetechos).

Ante todo, es necesario aclarar que el modelo propuesto no refleja de manera precisa al sistema estudiado, i.e. hay otras especies arbustivas (que llamaré "o") capaces de funcionar como nodriza. Esto implica que existen en el área del censo cuadros ocupados por ot (otra-tetecho), om (otra-mimosa), o (otra) y omt (otra-mimosa-tetecho). Incorporar otra especie al modelo dificulta enormemente el cálculo de las probabilidades de paso, por lo que se decidió no contemplarla en el trabajo. Consecuentemente, los cuadros que tuvieran "o" en alguna de sus combinaciones se agregaron al suelo desnudo. Se hizo así sólo con el fin de simplificar las cosas; aún a riesgo de simplificar en exceso el modelo.

Las porporciones encontradas fueron:

<u>sd</u>	=	709	+	82	de	o	----->	0.791
<u>m</u>	=	78					----->	0.078
<u>mt</u>	=	31					----->	0.031
<u>t</u>	=	100					----->	0.100

c) Cálculo de las probabilidades de paso de la matriz de proyección.

Desde luego que la manera más confiable de obtener las probabilidades de paso es esperar algún tiempo y volver a censar la zona, para averiguar qué tipo de transformaciones ocurrieron. Sin embargo, este enfoque no resulta muy apropiado. El conocimiento que se tiene del sistema sugiere que éste se modifica lentamente, es decir, los cambios se pueden registrar sólo al paso de varios años.

La intención original de este trabajo consistía en obtener la probabilidades de paso del modelo partiendo de información propia de las poblaciones vegetales involucradas. El supuesto implícito en este enfoque es que algunas propiedades de las poblaciones de mimosa y tetecho permiten conocer los procesos de recambio de especies que ocurren en la zona. Sin embargo, el análisis de los datos recolectados permitió rechazar este supuesto. De hecho, es posible calcular la probabilidades de paso basándose en estos datos. Sin embargo, estos cálculos acarrearán determinadas implicaciones

biológicas, por lo que la pérdida de confiabilidad del modelo aumenta aún más. La opción viable es deducir los valores suponiendo que el sistema actualmente se encuentra cerca de la estabilidad, es decir, $n_t \approx n^*$. El modelo así producido es tautológico. Su posible ventaja es que no involucra tantos supuestos como otros modelos.

Una propiedad de las cadenas markovianas es que tienen un vector estable de estados. La representación algebraica de esta propiedad es:

$$A * n^* = n^* \quad (1)$$

Donde A es la matriz de proyección y n^* el vector estable de estados. Sustituyendo para el modelo propuesto, la ecuación (1) queda:

$$\begin{bmatrix} p11 & p12 & 0 & p14 \\ p21 & p22 & p23 & 0 \\ 0 & p32 & p33 & 0 \\ 0 & 0 & p43 & p44 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \underline{sd}^* \\ m^* \\ \underline{mt}^* \\ t^* \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \underline{sd}^* \\ m^* \\ \underline{mt}^* \\ t^* \end{bmatrix}$$

Realizando esta multiplicación se obtiene el sistema de ecuaciones:

$$\begin{aligned} (\underline{sd}^* \cdot p11) + (m^* \cdot p12) + (t^* \cdot p14) &= \underline{sd}^* \\ (\underline{sd}^* \cdot p21) + (m^* \cdot p22) - (\underline{mt}^* \cdot p23) &= m^* \\ (m^* \cdot p32) - (\underline{mt}^* \cdot p33) &= \underline{mt}^* \\ (\underline{mt}^* \cdot p43) - (t^* \cdot p44) &= t^* \end{aligned} \quad (4)$$

Las proporciones estables se obtienen del censo de cuadros, con el supuesto a priori de que efectivamente son estables. A partir de este sistema de ecuaciones es posible despejar los valores de las probabilidades de paso.

$P_{14}(t \rightarrow sd)$. Analizando los datos de los tetechos, se encontró que ninguno de los 100 individuos solitarios murió durante el año de recolecta de datos (1990), por lo que se puede proponer que $P_{14} < 0.01$. Además, se sabe que los tetecho más viejos viven aproximadamente 200 años (Nuñez, en preparación). Entonces un límite inferior para P_{14} es $P_{14} = 0.005$, que sería la probabilidad anual de que muera un individuo de una población de tetechos en la que todos vivan 200 años. Como no todos los tetechos alcanzan la edad máxima, una aproximación al valor es la media, redondeada a tres decimales:

$$P_{14} = 0.008$$

$P_{12}(m \rightarrow sd)$. Para obtener este valor, se siguió un razonamiento como el arriba expuesto. De 80 mimosas, ninguna murió en el año de 1990. Queda que $P_{12} < 0.0125$. Desafortunadamente, no hay información acerca de las edades máximas de las mimosas, aunque un análisis preliminar de sus anillos de crecimiento sugiere que no mucho más de 100 años. Por lo tanto, se propone para este

parámetro es:

$$P_{12} = 0.01$$

$P_{11}(sd \rightarrow sd)$. Aprovechando las propiedades de este modelo lineal, se sabe que se cumple la siguiente igualdad, cuando el sistema alcanza su estructura estable:

$$[(0.791) * p_{11}] + [(0.078) * p_{12}] + [(0.1) * p_{14}] = 0.791$$

$$P_{11} = \frac{0.791 - \{ [(0.078) * p_{12}] + [(0.1) * p_{14}] \}}{0.791}$$

$$P_{11} = 0.998$$

$P_{44}(t \rightarrow t)$. Una de las propiedades de la matriz de transición es que la suma de los valores de una columna es igual a 1. Por lo tanto:

$$\begin{aligned} p_{14} + p_{44} &= 1 \\ p_{44} &= 1 - p_{14} \end{aligned}$$

$$P_{44} = 0.992$$

$P_{21}(sd \rightarrow m)$. Análogamente se tiene que $p_{11} + p_{21} = 1$.

$$p_{21} = 1 - p_{11}$$

$$P_{21} = 0.002$$

P₄₃(mt --> t). El razonamiento es el siguiente. Supongamos que la tasa de mortalidad de los tetechos solos es razonablemente constante. Entonces:

$$\frac{1}{n} \cdot \frac{d \cdot n}{d t} = -d$$

$$\frac{d \ln n}{d t} = -d$$

Integrando:

$$n_t = n_0 \cdot e^{(-d \cdot t)}$$

Donde $-d$ es la tasa de mortalidad, n_0 es el número de individuos en una cohorte en el tiempo (0), y n_t es la población al tiempo (t). Si se integra nuevamente se obtiene la tasa de cambio para toda la población:

$$N = \int_0^{\infty} n_t dt$$

$$N = \frac{n_0}{d} (1 - e^{(-d \cdot t)})$$

Conforme $t \rightarrow \infty$, se tiene que $e^{(-d \cdot t)} \rightarrow 0$, por lo que:

$$N_{\infty} = \frac{n_0}{d}$$

Esta cantidad es menor que el número de individuos en la población (N), es igual a los que se reclutan cada año (n_0), entre la tasa de mortalidad d . Como $d = 0.008$ (por su semejanza a p_{14}), y $N = 100$, entonces:

$$n_0 = 0.8$$

Si suponemos que n_0 es la cantidad de ttechos que pasan de mt a t anualmente, queda que:

$$P_{43} = n_0 / mt^*$$

$$P_{43} = 0.0258$$

$P_{23}(mt \rightarrow m)$ Para esta probabilidad se tienen dos supuestos principales. El primero, que la tasa de cambio de mt a m depende fundamentalmente de la mortalidad del tetecho. El segundo es considerar a esta mortalidad semejante a la de los individuos solitarios. Por tanto:

$$P_{23} = P_{14}$$

$$P_{23} = 0.008$$

$P_{22}(m \rightarrow m)$ Basándose en las propiedades del sistema en el equilibrio, tenemos:

$$(p_{21} \cdot sd^*) + (p_{22} \cdot m^*) + (p_{23} \cdot mt^*) = m^*$$

$$P_{22} = 0.9765$$

$P_{33}(mt \rightarrow mt)$. Regresando a la matriz de transición:

$$p_{23} + p_{33} + p_{43} = 1$$

$$P_{33} = 1 - (P_{23} + P_{43})$$

$$P_{33} = 0.9662$$

$P_{32}(m \rightarrow mt)$. Finalmente, también en la matriz de transición:

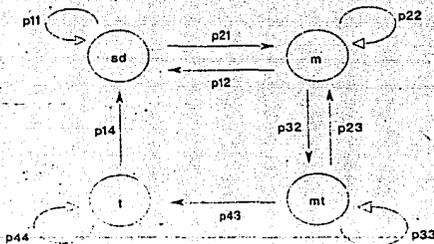
$$p_{12} + p_{22} + p_{32} = 1$$

$$P_{32} = 0.0135$$

La matriz de transición propuesta para el sistema es la siguiente:

$$A = \begin{bmatrix} 0.998 & 0.01 & 0 & 0.008 \\ 0.002 & 0.9765 & 0.008 & 0 \\ 0 & 0.0135 & 0.9662 & 0 \\ 0 & 0 & 0.0258 & 0.992 \end{bmatrix}$$

La gráfica asociada correspondiente:



Con esta matriz se calculó el vector estable de proporciones mediante la técnica de potencias (Caswell, 1989). Se multiplicará iterativamente la matriz por el vector, hasta encontrar el resultado deseado.

Si en vez de multiplicar la matriz por el vector de proporciones se multiplica la matriz por sí misma, el resultado es otra matriz. Sus valores representan las probabilidades de paso para 2 unidades de tiempo. Con este razonamiento, es posible conocer la matriz de transición para tiempos muy grandes (Strang, 1976). A la matriz propuesta se le hizo el anterior tratamiento.

Al trabajar con matrices surge el interés de averiguar cuál elemento de la matriz es el que más afecta a las propiedades del sistema representado. Usher (1979) propuso emplear el cociente λ_2 para comparar procesos markovianos y determinar cuál converge más rápido al vector estable. $\lambda_1 = 1$ es el segundo eigenvalor más grande de la

ecuación (3):

$$n(t) = c_1 \lambda_1^t x_1 + c_2 \lambda_2^t x_2 + \dots + c_n \lambda_n^t x_n \quad (3)$$

A mayores cocientes λ_1 / λ_2 hay una convergencia más rápida. Una posible manera de hallar al elemento de la matriz que más afecte a la estabilidad del sistema consiste en modificar cada elemento P_{ij} y obtener el cociente mencionado, que debe ser mayor a 1. Entre mayor sea este valor más rápido converge el sistema al vector estable y por tanto, la influencia del elemento P_{ij} en la estabilidad del sistema es menor. Cada valor de la matriz de proyección se modificó en un 1%. Los eigenvalores fueron evaluados con el programa "MatLab". Los cocientes obtenidos se dispusieron en una matriz ES.

Una de las finalidades de la fabricación de modelos es conocer las posibles respuestas del sistema estudiado cuando es sometido a diversas condiciones de simulación. Se puede así tener idea del comportamiento del sistema ante condiciones difíciles de encontrar de manera natural o que al reproducirlas en el sistema real acarreen gran daño para éste.

Una vez con el modelo elaborado se hicieron simulaciones modificando las condiciones iniciales del vector de proporciones, para observar su comportamiento conforme se aproximan a su valor estable.

Se hicieron cuatro grupos de simulaciones. Uno, en el que el ambiente está dominado por un sólo elemento del vector. Un segundo conjunto, en el que hay dos componentes que ocupan la zona. El tercer grupo comprende ambientes en los que hay tres estados del sistema con iguales proporciones.

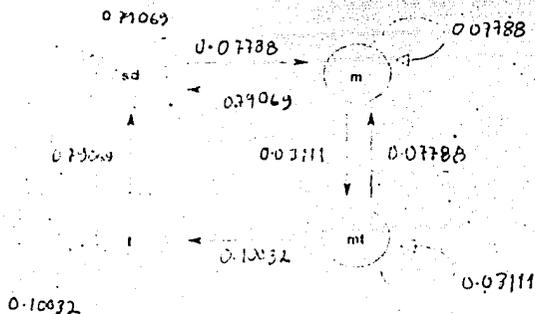
Finalmente, el último conjunto es en el que todos los componentes tienen el mismo valor. La Tabla 5 resume el anterior procedimiento.

III.- Resultados .

La matriz producto de A^{1500} es:

$$A^* = \begin{bmatrix} 0.79069 & 0.79069 & 0.79069 & 0.79069 \\ 0.07788 & 0.07788 & 0.07788 & 0.07788 \\ 0.03111 & 0.03111 & 0.03111 & 0.03111 \\ 0.10032 & 0.10032 & 0.10032 & 0.10032 \end{bmatrix}$$

Su gráfica asociada (representando sólo los flujos considerados como distintos de cero):



El hecho de que todas las P_{ij} sean diferentes de cero para A^{1500} indica que para tiempos muy grandes, las P_{ij} definidas como cero en A adquieren un valor mayor a cero. Aquí resalta la gran importancia de sd. Los flujos que convergen hacia ese estado son mucho mayores que cualquier otro. El sistema pasa la mayor parte del tiempo en sd. No se trata de un estado

absorbente porque las probabilidades de paso involucradas son menores que 1. Sin embargo llama la atención lo relevante de esta etapa. Esta gráfica debe verse como el comportamiento posible para tiempos muy grandes. Interpretarlo para escalas de tiempo anuales es incorrecto (como ejemplo, la información de campo no apoya un flujo de \underline{t} a \underline{sd} de casi el 80% de la población de tetechos).

El resultado de la evaluación del vector estable de estados y su comparación con el vector de campo se presenta en la tabla 6.

Aparentemente, el elemento que afecta en mayor medida al sistema es $P_{11}(\underline{sd} \rightarrow \underline{sd})$. Debe suponerse que una modificación a este valor alterará mucho las respuestas del modelo. Con esta premisa se procedió a variar los valores de las 4 probabilidades de paso más importantes para el sistema: P_{11} , P_{14} , P_{22} y P_{33} . Una vez modificadas se obtuvo el vector estable de proporciones correspondiente. Los resultados se muestran en las tablas 7 y 8 (con modificaciones del 1% del valor original y con modificaciones del 10%, respectivamente).

De nueva cuenta se confirma la importancia de p_{11} . Una modificación del 1% produce un vector de estados diferente del observado en la zona de estudio. En este nuevo vector las proporciones de \underline{m} y \underline{t} son parecidas y algo menores que \underline{sd} . La comunidad representada tendría más vegetación y menos espacio abierto. Lo mismo ocurre con una alteración del 10%. Para este caso, la proporción \underline{mt} es mayor que \underline{sd} . En esta vegetación cerca del 50% del espacio se hallaría ocupado por tetechos. Los vectores obtenidos con las modificaciones de las

otras probabilidades de transición no son muy diferentes del vector estable. En general representan vegetaciones más abiertas, con un poco menos plantas.

La matriz ES es:

$$ES = \begin{bmatrix} 1.0447137 & 1.423181 & 0.0000000 & 1.0423181 \\ 1.0423181 & 1.0484378 & 1.0422095 & 0.0000000 \\ 0.0000000 & 1.0422095 & 1.0528532 & 0.0000000 \\ 0.0000000 & 0.0000000 & 1.0423181 & 1.0427529 \end{bmatrix}$$

Hay que subrayar que cada valor representa al cociente λ_1 / λ_2 , por lo que si es mayor el cociente, menor será λ_2 . Consecuentemente el sistema alcanza el vector estable más rápidamente. Si el cociente es menor, el efecto de λ_2 en el sistema aumenta. Jerarquizando los valores, ahora considerando su efecto en el sistema, tenemos:

$$\underline{P23} > \underline{P32} > \underline{P14} = \underline{P43} = \underline{P12} = \underline{P21} > \underline{P44} > \underline{P11} > \underline{P22} > \underline{P33}$$

Estos valores en realidad son muy parecidos. El efecto que cada componente tiene sobre el sistema es prácticamente el mismo, que es muy pequeño. Llama la atención el que los valores que más pudieran afectar al sistema no son los valores de la diagonal, sino los que representan transiciones entre etapas.

Los resultados de las simulaciones de perturbación se presentan de manera gráfica con las figuras 9 a 23. Sus respectivos comentar aparecen agrupados conforme a los

critérios ya comentados.

Primer grupo.

En la figura 9 es interesante el comportamiento del componente mimosa, pues alcanza su valor estable más rápidamente que los otros. El tetecho tarda un poco más en llegar a su valor estable, situación que parece lógica si se considera que esta planta, al depender de una nodriza para su establecimiento, requiere de una población ya establecida de mimosas para poder alcanzar su tamaño poblacional estable.

Los comportamientos en la figura 10 tienen situaciones interesantes: a) la disminución del valor de \underline{m} , que sugiere un decaimiento de tipo "exponencial", b) el aumento de \underline{mt} , muy rápido en las primeras 40 iteraciones aproximadamente, c) el incremento de \underline{t} mayor que el de \underline{mt} y posterior a él, como una respuesta retardada ante la disponibilidad de \underline{m} .

La figura 11 es muy parecida a la anterior en sus rasgos generales. El aumento de \underline{t} es mucho mayor y casi simultáneo al incremento de \underline{m} . El decremento de \underline{mt} es más rápido que el de \underline{m} . Es curiosa la curva de \underline{sd} , pues parece la combinación de dos dinámicas, una exponencial al principio con una sigmoide al final. Como conclusión puede sugerirse que los comportamientos de \underline{m} y \underline{mt} se "intercambiaron" con los de \underline{mt} y \underline{m} respectivamente de la figura 10.

En la figura 12 se pueden ver comportamientos "especulares" de \underline{sd} y \underline{t} .

Segundo grupo.

De modo amplio, las dinámicas de \underline{mt} y \underline{t} en la figura 13 son semejantes a las de \underline{m} y \underline{t} en la figura 10: un aumento durante las primeras iteraciones y su "lenta" disminución posterior.

De la figura 14 resalta el comportamiento de \underline{sd} , ya que se distingue un ligero descenso en las primeras 20 iteraciones, para luego aumentar. La línea de \underline{t} concuerda con las descripciones anteriores: un aumento en las primeras 100 repeticiones, para luego descender a su valor estable.

En la figura 15 se encuentra algo parecido a la figura 12, con los comportamientos de \underline{sd} y \underline{t} : uno es la "imagen invertida" del otro.

Las dinámicas de \underline{m} y \underline{mt} en la figura 16 son muy parecidas, con una tasa de decremento ligeramente mayor para \underline{mt} . Nuevamente se registra el mismo comportamiento para el componente \underline{t} .

En la figura 17 resalta el desarrollo que sigue \underline{mt} , con ese aumento durante las primeras 40 generaciones. También es notable lo que le ocurre a \underline{t} : se percibe un cambio en la tasa de decremento entre las 60 y 80 iteraciones.

La última figura de este grupo es la 18. Se distingue otra vez el comportamiento "clásico" de \underline{t} , con su joroba al inicio de la simulación. El descenso de \underline{mt} es muy agudo, mientras que el aumento de \underline{t} es muy suave.

Tercer grupo.

En la figura 19 hay que mencionar los comportamientos de \underline{m} y \underline{mt} , ambos muy parecidos. La línea que representa a \underline{t} posee

la típica joroba durante las primeras 100 iteraciones.

Para la figura 20 conviene remarcar la dinámica de t , semejante a la observada en la figura 17. En las dos se percibe un cambio en la tasa de decremento, más o menos entre las 60 y las 100 iteraciones.

Lo que se observa de t en la figura 21 es común para este componente. La figura 22 es muy parecida a la figura 13, a excepción de las condiciones iniciales.

Cuarto grupo.

Esta simulación se asemeja las figuras 19 y 22, por lo que no merece mayores comentarios.

Contemplando todas las figuras de estas simulaciones parece apropiado concluir que:

- I) Las modificaciones más importantes de los estados ocurren durante las primeras 100 iteraciones. Después tienden a alcanzar su valor estable de manera asintótica. Se trata, al parecer, de un sistema que se recupera de las perturbaciones más o menos después de las 300 iteraciones, es decir, 300 años.
- II) Los comportamientos son parecidos. La impresión general es que existe un conjunto de curvas tipo que se modifican parcialmente según sea el componente que estén considerando.

V.- D i s c u s i ó n .

Sin muchas dudas, la actividad más importante dentro de la fabricación de un modelo es su validación. Es así como se obtiene mayor cantidad de información sobre el sistema y sobre el modelo mismo.

Hay varias formas de probar un modelo. Shugart y West (1980) propusieron algunas para modelos de sucesión forestal: a) por comprobaciones directas de campo, b) por procedimientos lógicos, c) por proyecciones a largo plazo, d) mediante la predicción de gradientes de respuesta de comunidades vegetales, e) con perturbaciones pasadas y comparando composiciones recientes con lugares no perturbados y f) por medio de accidentes, naturales o de uso del modelo.

La validación no es algo fácil de hacer. Como ejemplo de ello es que en la mayoría de los artículos aquí citados que emplean modelos markovianos falta algún tipo de comprobación de resultados, ya sea empírica o especulativa. Tampoco se encontraron exploraciones de los modelos propuestos, al menos de forma explícita.

La situación no cambia para la presente propuesta. Realizar una comprobación de campo es prácticamente imposible. Por esta razón se optó por la revisión del comportamiento del modelo bajo condiciones hipotéticas.

De modo estricto, el primer paso en la comprobación de un modelo markoviano es determinar si el sistema por modelar tiene en verdad un comportamiento markoviano. Esto es algo que en ocasiones se olvida. El problema de ser estas omisiones es

que tal vez se estén usando herramientas inapropiadas para estudiar el fenómeno en cuestión (i.e., aplicar modelos lineales para estudiar procesos que no lo son, como puede suceder con este trabajo). Pero conocer de antemano la dinámica del proceso estudiado es a veces imposible.

Anderson y Goodman (1957) propusieron una prueba estadística para determinar si un proceso cualquiera podía ser clasificado como markoviano. Usher (1979) retomó esta prueba y la aplicó para algunos procesos de sucesión animal. Dicho análisis consiste en la evaluación de la independencia de las probabilidades de transición de la matriz de proyección. La hipótesis nula propone que las transiciones en la sucesión son independientes. La hipótesis alternativa es que no son independientes, condición que puede corresponder a un proceso markoviano (Usher, 1979).

Una evaluación como la descrita se halla fuera de consideración para el modelo propuesto, debido a que el análisis necesita que las probabilidades de transición se obtengan de manera empírica y que además se tenga un número "grande" de ellas, para poder tratarlas estadísticamente.

Otros aspectos pertinentes para comprobar en un modelo markoviano son los cuatro requisitos que debe tener el problema por modelar. Para el presente modelo hay problemas básicamente con dos de ellos:

- 1) Las probabilidades de transición casi seguramente no son constantes. Deberían haber años en que sea mayor, por ejemplo, el establecimiento de musas o la mortandad de tetechos (ambos

- 1) Hay muy poco establecimiento de plántulas de mimosa. Para los tetechos ocurre algo parecido, aunque su tasa de establecimiento es algo mayor.
- 2) Una vez que alguna de las especies se ha logrado establecer, su probabilidad de morir es muy baja. Este sistema tiene tasas de reemplazamiento muy lentas.
- 3) Si bien hay evidencia clara de los procesos de competencia entre mimosas y tetechos (Valiente-Banuet, Vite y Zavala-Hurtado, 1991), el modelo indica que las asociaciones mt son "duraderas".
- 4) En el modelo aquí presentado los flujos entre etapas no son muy importantes. Se trata de un sistema "estanco", con poca comunicación entre estados.

En la colina de la zona de estudio se ha descubierto la importancia que tiene la orientación de las laderas en los diversos procesos biológicos. Esto se debe en gran medida a que cada ladera presenta microclimas diferentes, por lo que se generan regiones más benignas que otras. Peters-Recagno (1992) encontró que, en términos generales, la ladera S es la más adecuada para el crecimiento de plantas y la menos apropiada es la N. Con esta información se puede especular un poco más con el modelo:

- 5) Se debe haber más establecimiento de plántulas en la ladera S. Para mimosa no se ha comprobado, pero aparentemente es así con los tetechos (Blaz, 1991).
- 6) En el mismo año también halló evidencias de que las tasas de establecimiento para tetechos son mayores en el lado S. Previamente, para la preparación, elabore un modelo de simulación de

crecimiento para esta especie, con resultados semejantes.

- 7) Las observaciones previas sugieren que el modelo toma valores distintos para cada flujo, dependiendo de la ladera. De este modo, es de esperarse que, p. ej., $P_{21}(sd \rightarrow m)$ sea mayor en la ladera S, al igual que $P_{32}(m \rightarrow mt)$. Por otra parte, en la ladera N, $P_{44}(t \rightarrow t)$ puede adquirir valores menores.
- 8) Una posible consecuencia de la diferencia de intensidades en los flujos del sistema para cada ladera es la presencia de diferentes proporciones relativas de los estados del sistema. En la ladera S tal vez haya más mt y menos sd . Evidentemente no es confiable hacer extrapolaciones tan simplistas, pero son útiles para ejemplificar el hecho de que las diferencias ambientales afectan a los procesos de recambio de especies.

¿Los comentarios anteriores nos permiten determinar si hay sucesión? Un modelo markoviano no es capaz de simular sucesiones adecuadamente. Representa sistemas con un número fijo de etapas (que pueden ser especies o tipos de vegetación), mientras que en las sucesiones lo que ocurre es la aparición de etapas que previamente no estaban. Hay que precisar más. Plantear fenómenos de sucesión con dos especies no tiene mucho sentido. El significado surge al enmarcar a estas dos plantas dentro de toda la comunidad vegetal. La mimosa y el tetecho tal vez sean las especies más importantes de la zona estudiada y no exclusivamente por su abundancia. Los trabajos de Valiente-Banuet, Vite y Zavala-Hurtado (1991) y de Valiente-Banuet y Ezcurrea (1991) indican el peso de las mimosas en la comunidad. Las interacciones entre ambas especies pueden definir

las características generales del recambio de especies en la colina de estudio.

Con todo, la simpleza del modelo expuesto permite especular un poco más. Godínez, Guevara y Valiente-Banuet (en preparación) encontraron que un gran número de especies vegetales están asociadas a plantas nodrizas, al menos durante una etapa de su vida. Si cambia la abundancia de nodrizas, es factible que se modifiquen las abundancias de las plantas asociadas e incluso la presencia de éstas. Si agregamos otro supuesto, el de la capacidad de carga del sistema para las nodrizas, tenemos una representación que sugiere la existencia de procesos sucesionales.

Un problema con esta interpretación es que hace referencia a perturbaciones "grandes" que reduzcan sensiblemente las poblaciones de mimosa y tetecho. No hay evidencia de este tipo de perturbaciones. Aparentemente sólo ocurren procesos de mortalidad natural. Con cambios "suaves" y de poca magnitud, la interpretación del párrafo anterior es poco sostenible, quedando como conclusión plausible el recambio de especies. Con todo, el modelo verbal descrito en secciones previas sigue siendo, a mi parecer, correcto en lo general. Coincide con el modelo de facilitación de Connell y Slatyer (1977).

Ya se comentó la escasa capacidad predictiva de este modelo, porque se construyó suponiendo que el sistema estudiado se halla en el equilibrio. Sin embargo, hay un par de resultados del modelo que no son "conscientemente" tautológicos, pues no se incorporaron explícitamente en él. Surgen de la interacción de sus componentes y pueden ser muy útiles para entender algunos

las características generales del recambio de especies en la colina de estudio.

Con todo, la simpleza del modelo expuesto permite especular un poco más. Godínez, Guevara y Valiente-Banuet (en preparación) encontraron que un gran número de especies vegetales están asociadas a plantas nodrizas, al menos durante una etapa de su vida. Si cambia la abundancia de nodrizas, es factible que se modifiquen las abundancias de las plantas asociadas e incluso la presencia de éstas. Si agregamos otro supuesto, el de la capacidad de carga del sistema para las nodrizas, tenemos una representación que sugiere la existencia de procesos sucesionales.

Un problema con esta interpretación es que hace referencia a perturbaciones "grandes" que reduzcan sensiblemente las poblaciones de mimosa y tetecho. No hay evidencia de este tipo de perturbaciones. Aparentemente sólo ocurren procesos de mortalidad natural. Con cambios "suaves" y de poca magnitud, la interpretación del párrafo anterior es poco sostenible, quedando como conclusión plausible el recambio de especies. Con todo, el modelo verbal descrito en secciones previas sigue siendo, a mi parecer, correcto en lo general. Coincide con el modelo de facilitación de Connell y Slatyer (1977).

Ya se comentó la escasa capacidad predictiva de este modelo, porque se construyó suponiendo que el sistema estudiado se halla en el equilibrio. Sin embargo, hay un par de resultados del modelo que no son "conscientemente" tautológicos, pues no se incorporaron explícitamente en él. Surgen de la interacción de sus componentes y pueden ser muy útiles para entender algunos

aspectos cualitativos del sistema.

Uno de ellos es el tiempo de recuperación de las perturbaciones, estimado en 300 años aproximadamente. Generalizando un poco, este valor nos puede hablar de la estabilidad y la resiliencia del sistema.

Discutir acerca de la estabilidad de este sistema es difícil. Algo se puede decir, con todo. Basándose en los criterios de Holling (1973), se encuentra que este sistema es estable, porque se recupera relativamente rápido de las perturbaciones y no fluctúa alrededor de los valores de equilibrio. Después de las 300 iteraciones alcanza su valor asintóticamente, sin oscilar.

El mencionado autor definió otro término, la "resiliencia", que es "la medida de la persistencia de los sistemas y de su capacidad para absorber el cambio y la perturbación, y todavía mantener las mismas relaciones entre poblaciones o variables de estado". Sin ser muy concluyente, el autor propuso que existe una relación inversa entre estabilidad y resiliencia: sistemas muy estables son muy poco resilientes y viceversa.

Un modelo markoviano, debido a su rigidez no permite averiguar si el sistema es muy resiliente o no. Sin embargo, se encontró que pequeñas fluctuaciones en una probabilidad de paso (P_{11}) modifican enormemente las proporciones entre etapas del sistema. Puede pensarse que este sistema tiene poca resiliencia.

La homogeneidad aparental juega un papel importante en la disminución de la resiliencia de los sistemas, según Holling

(1973). En ambientes constantes los organismos no tienen necesidad de responder ante fluctuaciones. El resultado es una pérdida de capacidad de respuesta genética de las poblaciones. Consecuentemente, pueden suceder extinciones ante algún cambio drástico del entorno.

L. Valiente-Banuet (1991) en su trabajo sobre patrones climáticos del valle de Tehuacán, halló que esta región tiene altos índices de predictibilidad en la precipitación pluvial. Se trata de un clima estable a "largo plazo". Así se refuerza, si bien indirectamente, la afirmación de que el sistema tiene poca resiliencia. Se trata de una especulación interesante, aunque algo exagerada, tal vez.

Un aspecto del modelo que sería pertinente conocer, se refiere a la importancia relativa que tiene cada componente en la dinámica global del sistema. Forzando un poco las interpretaciones de la matriz ES, se encuentra que las probabilidades de paso que afectan más a la estabilidad del sistema son las que representan transformaciones entre etapas. En realidad, es la interacción conjunta de todos los componentes del modelo la responsable de la estabilidad y la resiliencia. Sin embargo, es interesante descubrir que puede haber elementos mayormente involucrados en una de las mencionadas propiedades. En términos prácticos, una situación como la descrita puede ser muy útil cuando se desee modificar racionalmente el sistema estudiado. Si el interés reside en que el sistema se recupere de una perturbación, hay que actuar sobre las probabilidades de transición que relacionan transformaciones entre etapas.

parece tener la etapa gd en el modelo. Pequeñas modificaciones en el valor de este parámetro producen vectores estables muy diferentes de los observados en el campo. Aparentemente, el comportamiento del sistema se regula básicamente por los cambios en la formación y transformación del suelo y no por la disponibilidad de agua o por interacciones biológicas, como pudiera creerse. Estas explicaciones pueden complementarse diciendo que cada una de ellas actúa en distintas escalas espaciales y temporales. Por un lado están las interacciones intra e interespecíficas, propias de escalas de tiempo ecológicas (decenas de años) y terrenos no muy grandes. Por otro lado, los procesos erosivos y de pedogénesis con duraciones de centenas y miles de años, reflejados en zonas amplias.

Como consecuencia, adquiere mucha relevancia la demografía de las poblaciones de mimosa, pues es la planta que puede influir de modo más directo en las proporciones de suelo desnudo, además de que es un componente muy importante en la estructura de la comunidad. Esta especie puede verse como una "conexión" entre las dinámicas ecológicas y geológicas de la zona estudiada.

¿Es posible hacer un modelo que subsane las deficiencias comentadas? Yo estimo que sí. Antes de hacer propuestas concretas, conviene comentar algo más sobre la actividad del modelaje. Se puede hacer un modelo prácticamente de cualquier cosa y con cualquier intención. Por eso se debe ser cauteloso. Uno de los fines de la investigación científica es proponer hipótesis y que sean generales. Elaborar hipótesis sólo para casos muy particulares es como no explicar nada, pues no se relaciona con teorías más amplias. Cuando se hacen hipótesis

modelos es muy fácil caer en estos errores. Un elemento regulador para la elaboración de modelos es su aplicabilidad a casos diversos. En general, los modelos aplicables a más fenómenos son más útiles a la larga, ya que permiten la comparación entre aproximaciones y resultados (Slobodkin, 1987). Esta es una de las virtudes de los modelos markovianos: sus propiedades generales permiten que sean empleados en diversas áreas del conocimiento. Otra de las funciones de un modelo es otorgar una estructura o "esqueleto" donde acomodar la información que se tenga del sistema analizado. Encontrando las partes "visibles" del esqueleto, es más fácil desarrollar líneas de trabajo que subsanen esas carencias.

Si se desean elaborar modelos de sucesión adecuados para estas regiones semiáridas, conviene, entre otras cosas:

- 1) Conocer más acerca de los procesos de establecimiento de mimosa, sus tasas naturales de reclutamiento y los mecanismos que la controlan.
- 2) Ampliar los conocimientos sobre la interacción mimosa tetecho. Es una asociación muy interesante, pues en ella se reflejan a lo largo de la vida de dichas plantas procesos de nodricismo y competencia. Todo en diferentes etapas de una sola asociación con los mismos individuos. Si en verdad son asociaciones duraderas como lo propone el modelo, los estudios pueden centrarse en los posibles mecanismos que eviten la competencia entre ambas especies.
- 3) En general, precisar las velocidades naturales a las que ocurren en los procesos de recambio de estas especies (otro de los

defectos de este modelo es que no tiene mucha conexión con estas tasas). Para este tipo de modelos es muy importante poderlos relacionar con las escalas de tiempo a las que ocurren los procesos estudiados, si es que se desea conocer los posibles comportamientos a largo plazo.

- 4) Delimitar si se está tratando con sistemas en los que importe más el componente ambiental o el biológico. En estas regiones hay procesos evidentes y delimitados (como la competencia y el nodricismo entre mimosas y tetechos), que interactúan con eventos rigidos por condiciones ambientales (e.g. el establecimiento de mimosas, dependiente al parecer de la lluvia). Una pregunta interesante sería averiguar cómo la interacción de estos factores se refleja en la comunidad.
- 5) Estudiar a fondo los procesos de formación y transformación de suelo. El modelo propuesto indica que el suelo juega un papel muy importante en los procesos de la comunidad vegetal. Como ejemplo de esto, uno de los resultados del trabajo de Godínez (1991) señaló que las cactáceas de la zona crecen mejor en tierra extraída bajo mimosas.
- 6) Evaluar las perturbaciones ocasionadas por el uso del ambiente. Es necesario conocer de qué manera afectan las actividades humanas a los procesos biológicos de este valle, si se pretenden desarrollar estrategias racionales de manejo de recursos.
- 7) Discernir si los procesos de cambio (considerados en su totalidad) se comportan linealmente, o si conviene emplear otro tipo de herramientas para modelarlos.

V I.- Referencias.

- Acevedo, M.F. 1981. On Horn's markovian model of forest dynamics with particular reference to tropical forests. Theoretical Population Biology, 19: 230-250.
- Achistein, P. 1987. Los Modelos Teóricos. Seminario de problemas científicos y filosóficos. Colección Suplementos III / 8, UNAM, México, D.F. 27 pp.
- Anderson, T.W. y L.A. Goodman. 1957. Statistical inference about markovian chains. Annals of Mathematical Statistics, 28: 89-110.
- Austin, M.P. 1980. An exploratory analysis of grassland dynamics: an example of a lawn succession. Vegetatio, 43: 87-94.
- Austin, M.P. y L. Belbin. 1981. An analysis of succession along an environmental gradient using data from a lawn. Vegetatio, 46: 19-30.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Sinauer, Sunderland, E.U.A. 876 p.
- Bender, E.A. 1978. An Introduction to Mathematical Modelling. Wiley, E.U.A. 256 pp.
- Bunge, M. 1973. La ciencia, su Método y su Filosofía. Siglo XX, Buenos Aires, 159 pp.
- Burrows, J.C. 1990. Processes of Vegetation Change. Unwin Hyman, London, Reino Unido.
- Byers, D. (ed.). 1967. The Prehistory of the Tehuacan Valley. Vol. I: Environment and Subsistence. University of Texas Press, Austin, E.U.A., 331 pp.
- Clements, F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Washington Publ. No. 242 :1-512.
- Connell, J.H. y R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist, 111: 1119-1143.
- Díaz, P.G. 1991. Efectos dependientes de la densidad en una cactácea columnar (Neobuxbaumia tetetzo (Weber) Backeberg) del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.

- Drury, W.H. y I.C.T. Nisbet. 1973. Succession. Journal of the Arnold arboretum, 54: 331- 368.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts. 1 Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. Vegetatio, 4: 412- 417.
- Feyerabend, P. 1988. Against method. Verso, Bristol, Reino Unido, 296 pp.
- Franco, A.C., P.S.Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. Journal of Ecology 77: 870-886.
- García, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F. 246 pp.
- García-Oliva, F. 1991. Influencia de la dinámica del paisaje en la distribución de las comunidades vegetales en la cuenca del río Zapotitlán, Puebla. Boletín del Instituto de Geografía, 23: 53-70.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Torrey Botanical Club Bulletin, 57: 7-26.
- Godínez, H.O. 1991. Propagación de cactáceas por semilla: una experiencia para su cultivo y su conservación. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Godínez, H., M. Guevara, y A. Valiente-Banuet. (en preparación). Patrones de establecimiento de especies en una tatechera y sobrevivencia de especies bajo ambientes contrastantes.
- Goldberg, D.E. y R.M. Turner. 1986. Vegetation change and plant demography in permanent plots in the sonoran desert. Ecology, 67: 695-712.
- Grime, J. 1982. Estrategias de Adaptación de las Plantas y Procesos que Controlan la Vegetación. Limusa, México, D.F., 291 pp.
- Hastings, R. y R.M. Turner. 1972. The Changing Mile. An Ecological Study of Vegetation Change With Time in the Lower Mile of an Arid Land and Semiarid Region. University of Arizona Press. E.U.A., 317 pp.
- Hobbs, R.J. 1983. Markov models in the study of postfire succession in heathland communities. Vegetatio, 56: 17-30.

- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability in ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics, 4: 1-23.
- Horn, H.S. 1976. Markovian properties of forest succession. In: Cody, M.L., J.M. Diamond (eds). Ecology and Evolution of Communities. The Belknap Press of Harvard University Press. EUA, 545 pp.
- Jaramillo, V., F. Gonzalez. 1983. Análisis de la vegetación arbórea en la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 45: 49-64.
- Jeffers, J.N.R. 1988. Practitioner's Handbook of the Modelling of Dynamic Change in Ecosystems. SCOPE 34. John Wiley and Sons, E.U.A.
- Johnson, F. (ed.). 1967. The Prehistory of the Tehuacan Valley. Vol. 4: Chronology and Irrigation. University of Texas Press, Austin, E.U.A., 290 pp.
- Keever, C. 1950. Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. Ecological Monographs, 20: 231-250.
- Köppen, W. 1948. Climatología. Fondo de Cultura Económica. México, D.F., 478 pp.
- Legg, C.J. 1980. A markovian approach to the study of heath vegetation dynamics. Bull. Ecol., 393-404.
- Leopold, A.S. 1950. Vegetation zones of Mexico. Ecology, 31: 507-518.
- Logan, F. 1968. Causes, climates and distribution of deserts. In: Brown, G. Jr. (ed). Desert Biology. Special Topics and Biological Aspects of Arid Regions. Academic Press, N.Y., E.U.A., 635 pp.
- MacArthur, R.M. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. Ecology, 36: 353-356.
- MacArthur, R.H. 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. Harper & Row, N.Y., E.U.A., 269 pp.
- Margaleff, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. American Naturalist, 97: 357-374.
- Mouliffe, J.R. 1984a. Prey refugia and the distribution of two Sonoran desert cacti. Oecologia (Berlin) 62: 82-85.
- Mouliffe, J.R. 1984b. Sahuaro-nurse tree associations in the sonoran desert: competitive effects of sahuaros. Oecologia, (Berlin) 64: 319-331.

- McAuliffe, J.R. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran Desert tree, Cercidium microphyllum. Ecology, 67: 276-280.
- McAuliffe, J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. The American Naturalist, 131: 459-490.
- McIntosh, R.P. 1981. Succession and ecological theory. In: West, W.C. H.H. Shugart, y D.E. Botkin (eds). Forest Succession Springer-verlag, N.Y., E.U.A.
- Miles, J. 1987. Vegetation succession: past and present perceptions (pp: 1-29). In: Gray, A.J., Crawley, M.J., P.J. Edwards (eds). Colonization, Succession and Stability. Blackwell, Londres; Reino Unido.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 28: 29-179.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. Wiley, E.U.A., 547 pp.
- Muller, C. 1940. Plant succession in the Larrea-Flourensia climax. Ecology, 21: 206-212.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. Annual Review of Ecology and Systematics, 4: 25-51.
- Núñez, H. (en preparación). Modelación del crecimiento de una cactácea columnar (Neobuxbaumia tetetzo (Coulter) Backeberg) del valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science, 164: 262-270.
- Oosting, H.J. y N.E. Humpreys. 1940. Buried viable seeds in a successional series of old field and forest soils. Torrey Botanical Club Bulletin. 67: 253-273.
- Peters-Recagno, E.M. (1992). Variaciones microclimáticas de un desierto intertropical en el centro de México: algunas implicaciones sobre la vegetación. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Rice, E. y S.K. Fancholy. 1972. Inhibition of nitrification by climax ecosystems. American Journal of Botany, 59: 1033-1040.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, 432 pp.

- Shreve, F. 1929. Changes in desert vegetation. Ecology, 10: 364-373.
- Shreve, F. 1931. Physical conditions in sun and shade. Ecology, 12: 96-104.
- Shreve, F. y A.L. Hincley. 1937. Thirty years of change in desert vegetation. Ecology, 18: 463-478.
- Shugart, H.H. y D.C. West. 1980. Forest succession models. BioScience, 30: 308-313.
- Slobodkin, L.B. 1987. How to be objective in community studies (pp: 93-108). In: Niteki, M.H., A. Hoffman (eds). Neutral models in biology, Oxford University Press, E.U.A.
- Smith, Jr. C.E. 1965. Flora, Tehuacán Valley. Fieldiana, Botany, 31: 101-143.
- Strang, G. 1976. Linear Algebra and its applications. Academic Press, N.Y., E.U.A., 374 pp.
- Stretta, E.P. y P.A. Mosiño. 1963. Distribución de las zonas áridas de la República Mexicana, según un índice de la aridez derivado del de Emberger. Ing.Hidr.Méx. 17: 1-8.
- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology, 16: 284-307.
- Tilman, D. 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton University Press, N.J., E.U.A., 360 pp.
- Turner, R. 1990. Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran desert site. Ecology, 71: 464-477.
- Usher, M.B. 1979. Markovian approaches to ecological succession. Journal of Animal Ecology, 48: 413-426.
- Usher, M.B. 1981. Modelling ecological succession, with particular reference to markovian models. Vegetatio, 46: 11-18.
- Valiente-Banuet, A. 1991. Dinámica del establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodrizas en desiertos. Tesis Doctoral, Centro de Ecología, UNAM, Mexico, D.F.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Nuñez, G. Barnard, & E. Vázquez. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. Journal of Vegetation Science, 2: 15-20.

- Valiente-Banuet, A, F. Vite y A.J. Zavala-Hurtado, 1991. Interaction between the cactus Neobuxbaumia tetetzo and the nurse shrub Mimosa luisana. Journal of Vegetation Science, 2:11-14.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus Neobuxbaumia tetetzo and the nurse plant Mimosa luisiana in the Tehuacan valley, Mexico. Journal of Ecology, 79: 961-971.
- Valiente-Banuet, L. 1991. Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Vandermeer, J. 1980. Saguaros and nurse trees: a new hypothesis to account for populations fluctuations. The Southwestern Naturalist, 25: 357-360.
- Vasek, F. y L.J. Lund. 1980. Soil characteristics associated with a primary plant succession on a Mojave desert dry lake. Ecology, 61: 1013-1018.
- Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 50: 135-159.
- Webb, R.H., J.W. Steiger y R.M. Turner. 1987. Dynamics of Mohave desert shrub assemblages in the Panamint mountains California. Ecology, 68: 478-490.
- Yeaton, R.I. y A. Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the Acacia schaffneri-Opuntia streptacantha association, southern Chihuahuan desert, Mexico. Journal of Ecology, 74: 211-217.
- Yeaton, R.I., K.J. Ester. 1990. The dynamics of a succulent karoo vegetation. Vegetatio, 88: 103-113.
- Zavala-Hurtado, J.A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. Biotica, 7: 99-120.
- Zedler, P.H. 1981. Vegetation change in chaparral and desert communities in San Diego county, California. In: D.C. West, H.H. Shugart, y D.B. Botkin (eds). Forest Succession. Springer Verlag, N.Y. E.U.A.

Tabla 1. Modelo tabular de sucesión ecológica: tendencias esperadas en el desarrollo de los ecosistemas (Tomado de Odum, 1969).

ATRIBUTOS DEL ECOSISTEMA	ETAPAS DE DESARROLLO	ETAPAS MADURAS
Energética de la comunidad		
producción bruta de la comunidad (radio p/r)	HAYOR O MENOR A 1	CERCANO A 1
producción bruta (radio p/b)	ALTO	BAJO
biomasa sostenida (radio b/e)	BAJO	ALTO
producción neta de la comunidad (rendimiento)	ALTO	BAJO
cadena trófica	LINEALES, PRINCIPALMENTE DE FORRAJEJO	RETICULARES, PRINCIPALMENTE DE DETRITUS
Estructura de la comunidad		
materia orgánica total	ESCASA	ABUNDANTE
nutrimentos inorgánicos	EXTRABIOTICOS	INTRABIOTICOS
diversidad de especies (componente de variedad)	BAJA	ALTA
diversidad de especies (componente de equitabilidad)	BAJA	ALTA
diversidad bioquímica	BAJA	ALTA
estratificación y heterogeneidad espacial (patrones de abundancia)	POBREMENTE ORGANIZADO	BIEN ORGANIZADO
Historias de vida		
especialización del nicho	AMPLIA	ESTRECHA
tamaño del organismo	PEQUEÑO	GRANDE
ciclos de vida	CORTOS, SIMPLES	LARGOS, COMPLEJOS
Ciclos de nutrimentos		
ciclos minerales	ABIERTOS	CERRADOS
tasa de intercambio de nutrimentos, entre organismos y ambiente	RAPIDA	LENTA
papel del detritus en la regeneración de nutrimentos	POCO IMPORTANTE	IMPORTANTE
Presión de selección		
formas de crecimiento	PARA CRECIMIENTO RAPIDO (selección- r)	PARA CRECIMIENTO LENTO (selección- k)
producción	CANTIDAD	CALIDAD
Síntesis global		
simbiosis interna	NO DESARROLLADA	DESARROLLADA
conservación de nutrimentos	MALA	EFICIENTE
estabilidad/resistencia a perturbaciones externas	POCA	MUCHA
entropía	MUCHA	POCA
información	POCA	MUCHA

Tabla 2. Ventajas y desventajas de los modelos markovianos según Usher, 1981.

DESVENTAJÁS	VENTAJAS
1) hay dificultad para definir los estados que debe tener el modelo;	1) pueden tener gran poder predictivo;
2) los datos son difíciles de coleccionar;	2) pueden servir para corroborar modelos verbales.
3) el modelo sólo incluye una dependencia sencilla (son ahistóricos);	
4) las probabilidades de paso pueden no ser constantes a lo largo del tiempo;	
5) no contemplan patrones espaciales;	
6) el modelo debe contemplar a todas las especies presentes en la zona; no es capaz de incluir apariciones nuevas;	
7) con el tipo de información requerida para elaborar este modelo, se vuelve innecesaria la elaboración de éste.	

Tabla 3. Ventajas y desventajas de los modelos markovianos según Jeffers (1988).

DESVENTAJAS	VENTAJAS
1) la ausencia de relación con mecanismos funcionales no los hace propios para este tipo de estudios;	1) son relativamente fáciles de obtener a partir de datos sucesionales;
2) alejarse de los supuestos básicos de una cadena markoviana de primer orden, complica enormemente los estudios;	2) no requieren de mucho conocimiento sobre los mecanismos del cambio, pero ayudan para indicar en cuáles áreas específicas del problema pueden ser interesantes para investigar
3) en algunas ocasiones los datos para obtener las probabilidades de paso pueden ser insuficientes, en especial para transiciones poco frecuentes;	3) la matriz de transición condensa los parámetros esenciales de la dinámica estudiada, de una manera que pocos modelos consiguen; los resultados son fácilmente representables en forma gráfica, por lo que son más comprensibles para gente ajena a este medio.
4) la validación de estos modelos depende de su predicción a largo plazo, por lo que difícilmente se puede lograr para periodos verdaderamente prolongados.	5) los requerimientos computacionales son modestos, y pueden ser cubiertos por una computadora pequeña.

Tabla 4. Análisis de varianza para las distancias entre especies.

	casos	min	max	\bar{x}	d.e.
dist.1 (punto --> sp.1)	97	0.0	2.4	0.982	0.508
dist.2 (sp.1 --> sp.2)	97	0.1	2.75	1.026	0.581

fuelle	sum. cuad.	G.L.	cuad. med.	F	P
tratamiento	0.094	1	0.094	0.315	0.575
error	57.12	192	0.298		

Para un nivel de significancia de 0.05% se encontró que

F calculada << F de tablas.

Tabla 5. Proporciones iniciales para las simulaciones de perturbación.

Proporciones iniciales de cada componente del vector				núm. de figura
sd	m	mt	t	
1	0	0	0	9
0	1	0	0	10
0	0	1	0	11
0	0	0	1	12
0.5	0.5	0	0	13
0.5	0	0.5	0	14
0.5	0	0	0.5	15
0	0.5	0.5	0	16
0	0.5	0	0.5	17
0	0	0.5	0.5	18
0.3334	0.3333	0.3333	0	19
0.3334	0.3333	0	0.3333	20
0.3334	0	0.3333	0.3333	21
0	0.3334	0.3333	0.3333	22
0.25	0.25	0.25	0.25	23

Tabla 6. Comparación entre las proporciones estables y las proporciones observadas.

	Vector de estados estables (V.E.)	Vector de estados de campo (V.O.)
sd	0.790691	0.791
m	0.077882	0.078
mt	0.031107	0.031
t	0.10032	0.1

Tabla 7. Vectores estables obtenidos al modificar en 1% el valor de la probabilidad de transición.

	V.E.	p11	p44	p22	p33
sd	0.791	0.38675	0.83718	0.81426	0.79604
m	0.078	0.22819	0.08246	0.05632	0.08158
mt	0.031	0.09114	0.03294	0.03063	0.02534
t	0.1	0.29392	0.04742	0.09879	0.09703
valor original		0.998	0.992	0.9765	0.9662
valor modificado		0.98802	0.98208	0.966735	0.9565

Tabla 8.- Vectores estables obtenidos al modificar en 10% el valor de la probabilidad de paso.

	V.E:	<u>p11</u>	<u>p44</u>	<u>p22</u>	<u>p33</u>
sd	0.791	0.06909	0.87165	0.85819	0.81075
m	0.078	0.34639	0.08585	0.01613	0.09176
mt	0.031	0.13835	0.03429	0.02975	0.0095
t	0.1	0.44618	0.00825	0.09593	0.08799
valor original		0.998	0.992	0.9765	0.9662
valor modificado		0.8982	0.8928	0.87885	0.86958

METODOS PARA EL
ESTUDIO DE LA
SUCESION

Trabajos en
la misma
zona

- sitios permanentes
- exclusiones
- fotos aéreas en distintos tiempos
- registros históricos
- evidencia de cambio en la comunidad presente
- composición actual de especies

- restos orgánicos en el suelo
- estructura poblacional de las especies presentes

análisis
estructural de
las especies
leñosas

Comparaciones
lado a lado

Fig. 1. Estrategias para estudiar sucesiones vegetales
(Resumen de Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974).

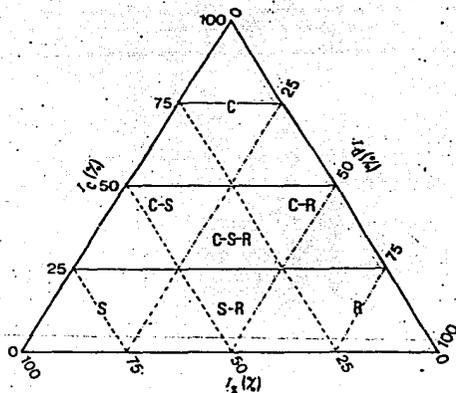


Figura 2. Modelo que describe los diversos equilibrios entre competencia, restricciones, y la alteración en la vegetación, y localización de las estrategias primarias y secundarias. I_c , importancia relativa de la competencia (—); I_r , importancia relativa de las restricciones (---); I_A , importancia relativa de la alteración (-.-.-). La clave para los símbolos de las estrategias se incluye en el texto. (Reproducida del *American Naturalist*, 111, 50; permiso de la University of Chicago Press. ©1977. The University of Chicago Press.)

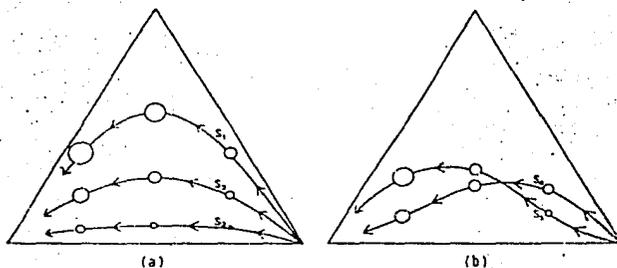
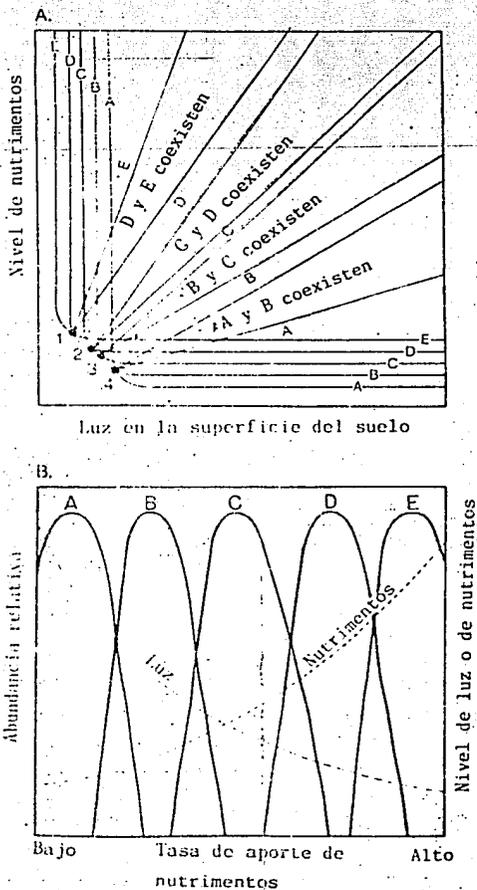
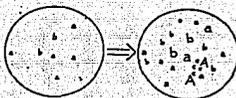


Figura 3. Diagramas que representan las líneas de sucesión en la vegetación en condiciones de alta (S_1), moderada (S_2) y baja (S_3) productividad potencial en condiciones de aumento (S_4) y disminución (S_2) de la productividad potencial. El tamaño de la biomasa de la planta en cada etapa de la sucesión se indica por el radio de círculos. Para la distribución de las estrategias y formas de vida dentro del triángulo, ver figuras 17 y 19 respectivamente. (Reproducido de *American Naturalist*, 111, 50; permiso de la University of Chicago Press. ©1977. The University of Chicago Press) [Tomado de *Geotim*, 1982]

Fig. 4. Modelo de sucesión de Tilman (tomado de Tilman, 1988).



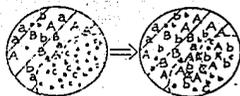
Modo 1:
Incremento del número de individuos en sitios con suelo de otra manera desocupado



(B) AREAS YA COMPLETAMENTE CUBIERTAS CON VEGETACION

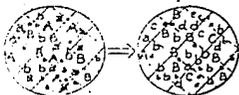
Modo 1B:

Incremento en el número de individuos en sitios con suelo desocupado después de una destrucción repentina de individuos, parches o áreas mayores de vegetación



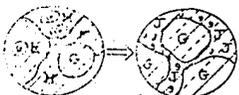
Modo 2A:

Reemplazamiento de especies en sitios después de cambios más o menos graduales en el habitat, debido a influencias alógenicas, que causan la muerte o previenen la regeneración de individuos, parches o áreas mayores de vegetación



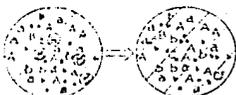
Modo 3:

Reemplazamiento de especies en sitios después de cambios más o menos graduales en el habitat, debido a influencias autógenas de las plantas residentes, que causan la muerte o evitan la regeneración de individuos, parches o áreas mayores de vegetación



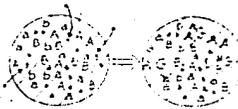
Modo 4:

Reemplazamiento de especies en sitios después de la muerte por senescencia



Modo 5:

Inmigración a los sitios de especies no presentes previamente, con o sin desplazamiento de especies residentes



Clave

- Sitio con cubierta de vegetación completa
- Cambio en el habitat causado autógicamente
- Área abierta sin vegetación
- Cambio en el habitat causado alógenicamente

A B C D adultos
a b c d adolescentes especies de plantas
• • • • juveniles

Muerto por estrés, daño
X o competencia

⊗ Muerto por senescencia

→ Migración

(está implícito que habrá un influjo regular de propágulos al sitio de los arreglos de especies de los sitios adyacentes. Similaramente habrá eflujo de propágulos desde las plantas maduras del sitio hacia otros sitios)

⇒ Cambio, durante un periodo

Modo 4:

Reemplazamiento de especies que emigran de los sitios por medios vegetativos

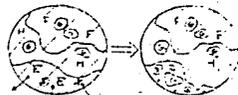


Figura 6. Cronis de la teoría del cambio de la vegetación en áreas de terreno de acuerdo con causas proximales: circunstancias por las cuales puede ocurrir un cambio en la vegetación. Cada uno de los diagramas circulares representa un parche de vegetación, o sitio en un momento dado. El cambio frecuentemente es continuo o recurrente, pero a distintas tasas para distintas especies. (Modificado de Borrows, 1970)

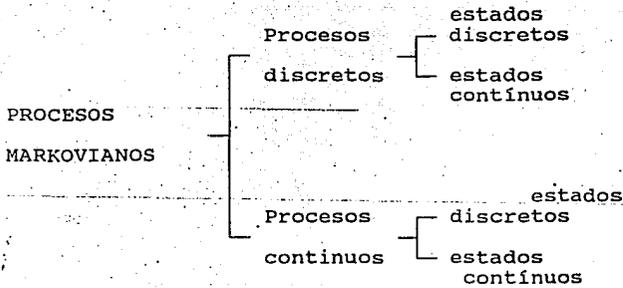


Fig. 7. Tipos de modelos markovianos (Tomado de Jefferris, 1988).

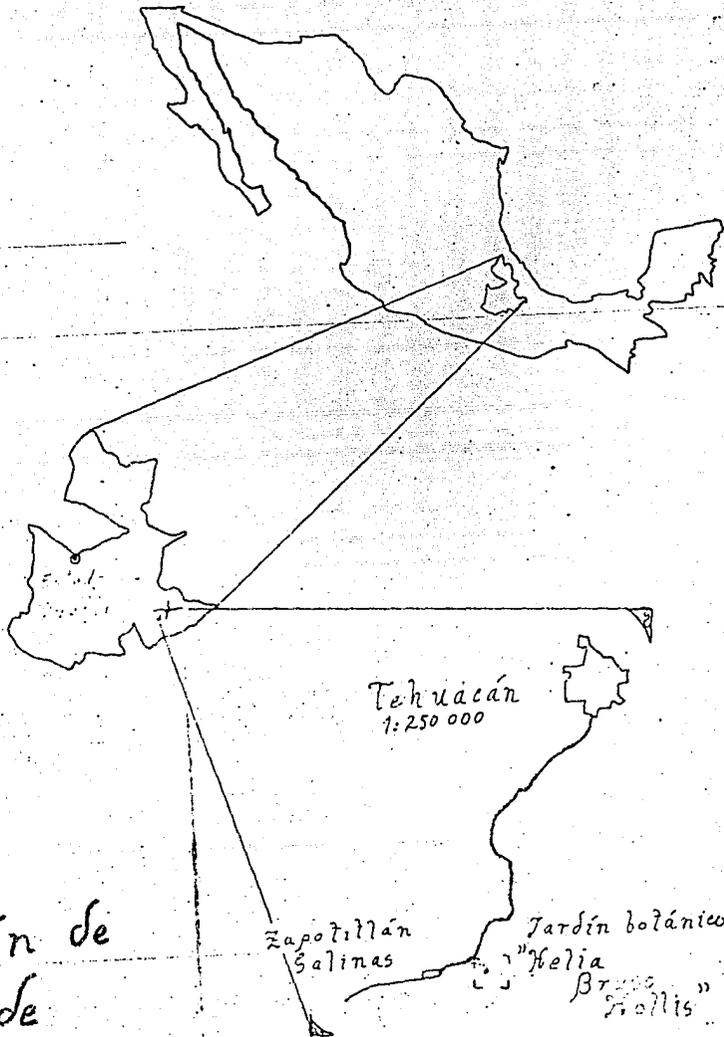


Fig. 8

Ubicación de
la zona de
estudio.

fig 9. Cambios en el vector inicial
cuando $sd = 1$.

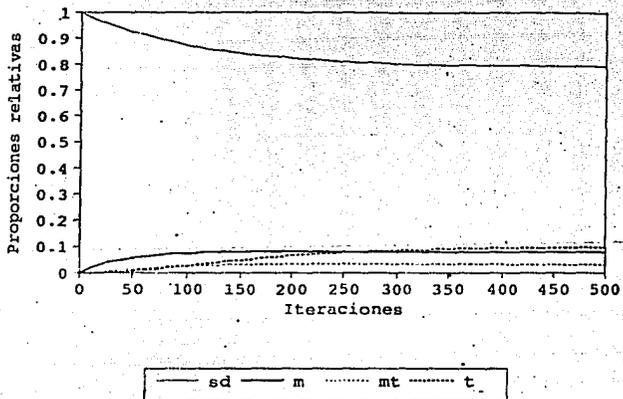


fig.10. Cambios en el vector inicial
cuando $m = 1$.

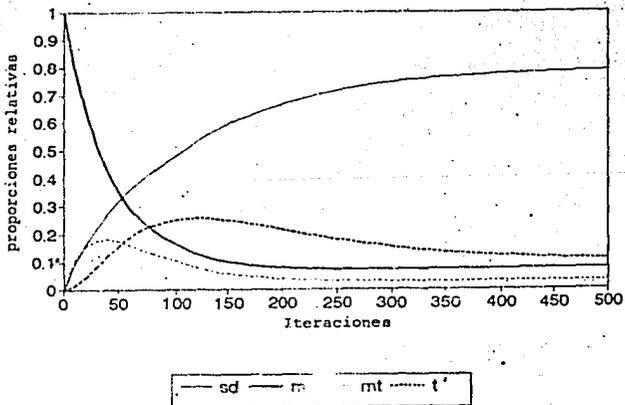


fig.11. Cambios en el vector inicial
cuando $mt = 1$

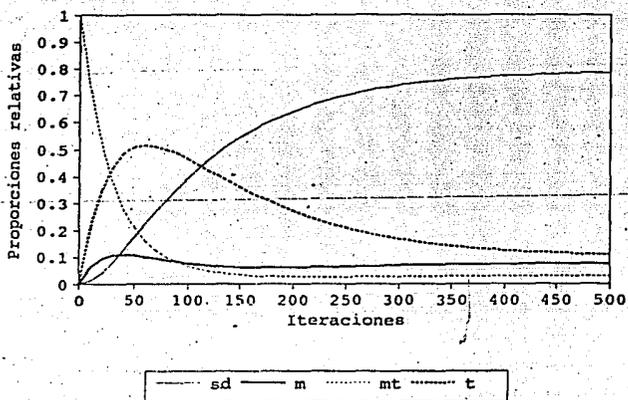


fig.12. Cambios en el vector inicial
cuando $t = 1$

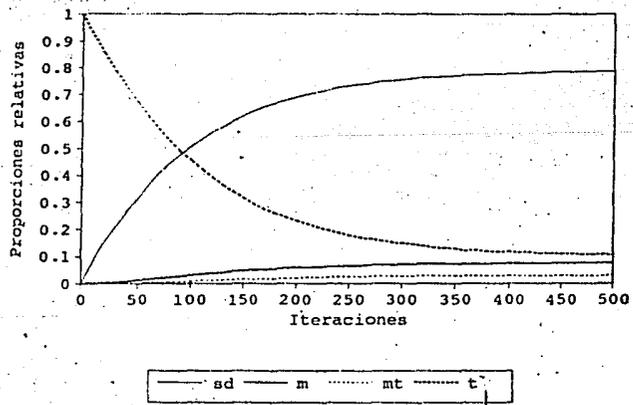


fig.13. Cambios en el vector inicial
cuando $sd = 0.5 = m$.

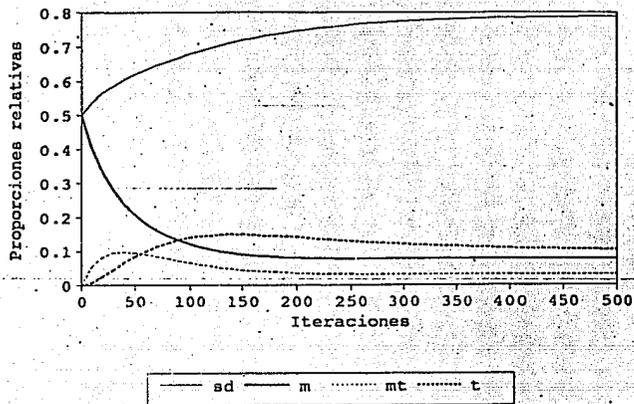


fig 14. Cambios en el vector inicial
cuando $sd = 0.5 = mt$.

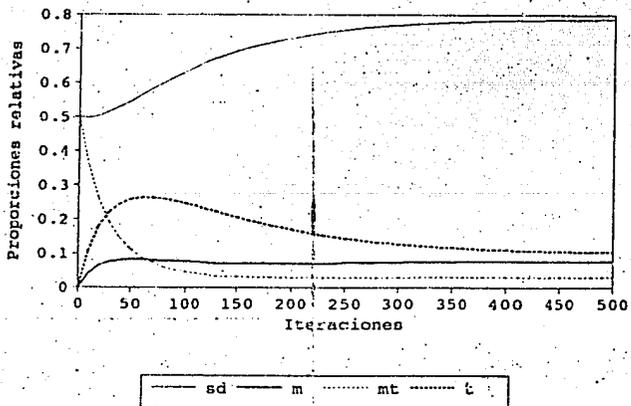


fig.15 . Cambios en el vector inicial
cuando $sd = 0.5 = t$.

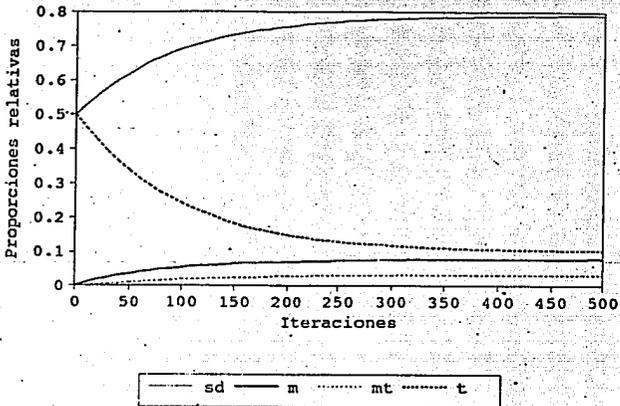


fig.16 . Cambios en el vector inicial
cuando $m = 0.5 = mt$.

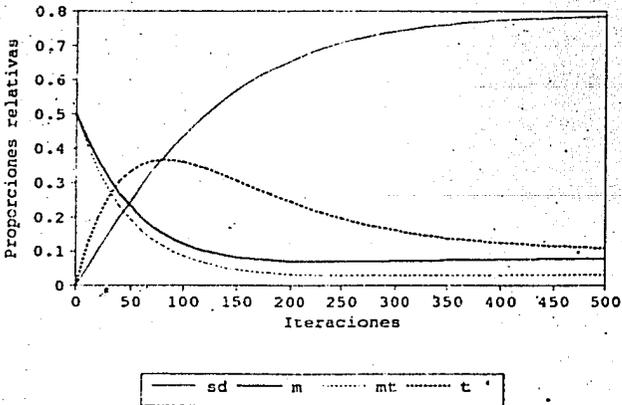


fig. 17. Cambios en el vector inicial
cuando $m = 0.5 = t$.

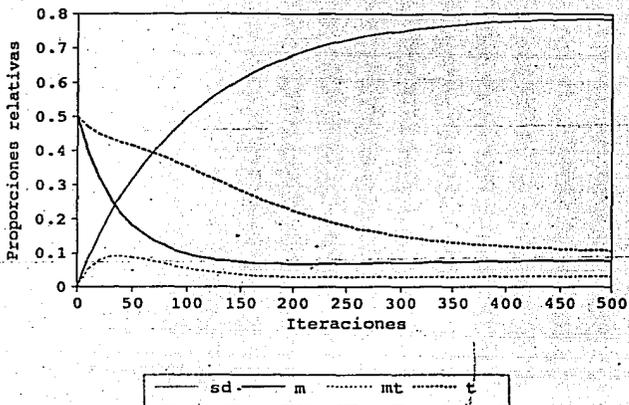


fig 18. Cambios en el vector inicial
cuando $mt = 0.5 = t$.

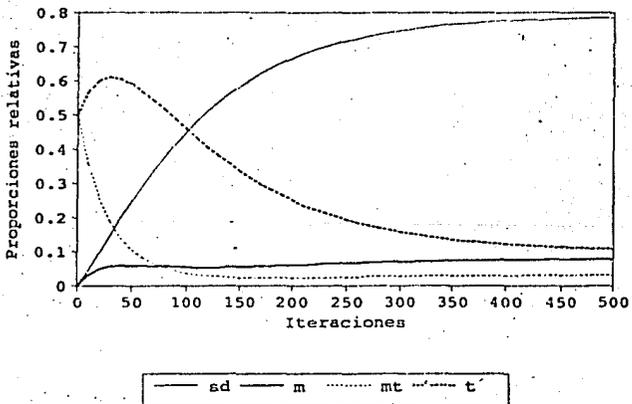


fig.19 . Cambios en el vector inicial
cuando $sd = m = mt = 0.3333$

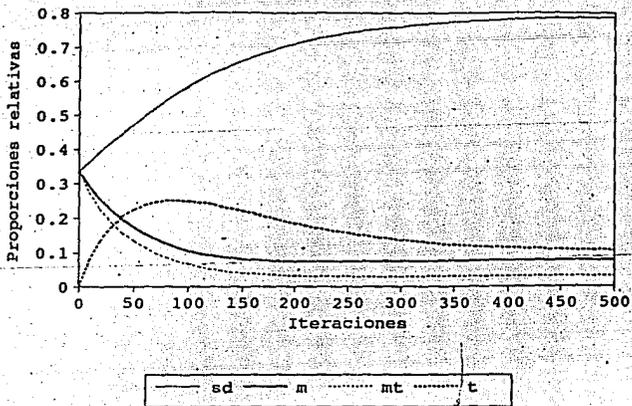


fig.20 . Cambios en el vector inicial
cuando $sd = m = t = 0.3333$

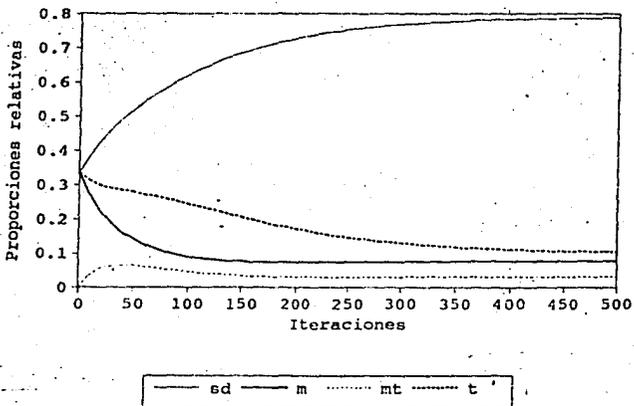


fig.21. Cambios en el vector inicial
cuando $sd = mt = t = 0.3333$

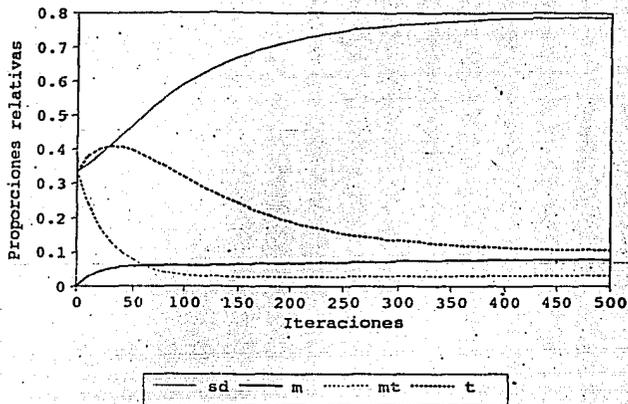


fig.22. Cambios en el vector inicial
cuando $m = mt = t = 0.3333$

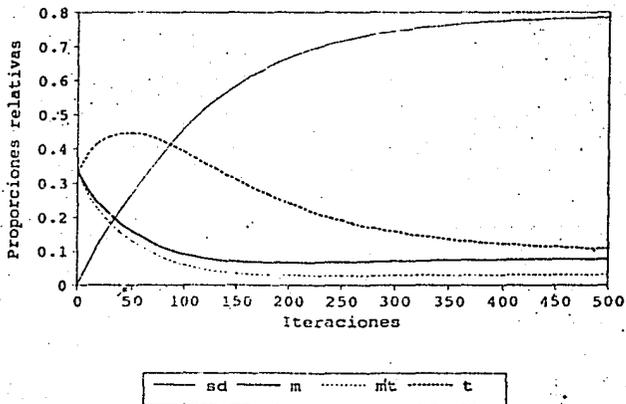


fig.23 . Cambios en el vector inicial
cuando $sd = m = mt = t = 0.25$

