

00387

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

IMPORTANCIA DE *Hilaria mutica* EN LOS ARCOS
DE VEGETACIÓN DE LA RESERVA DE LA
BIOSFERA DE MAPIMÍ, DURANGO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTOR EN ECOLOGÍA

PRESENTA

ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA

DIRECTOR DE TESIS: DR. CARLOS MONTAÑA CARUBELLI

MÉXICO, D. F.

DICIEMBRE, 2005

m. 352195



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGIA

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA

FECHA: 24 de noviembre 2005
FIRMA: [Firma]

ING. LEOPOLDO SILVA GUTIERREZ
Director General de
Administración Escolar, UNAM
Presente.

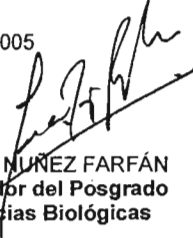
Por la presente me permito informar a usted que en reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el 30 de mayo del año en curso, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Doctor en Ecología del alumno: **Ernesto Vicente Vega Peña** con No. De Cta. 81223299 Exp. 30951051 con la tesis titulada: **"Importancia de *Hilaria mutica* en los arcos de vegetación de la reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango"**, dirigida por el **Dr. Carlos Montaña Carubelli**.

Presidente:	Dr. Faustino Sánchez Garduño
Secretario:	Dr. Carlos Montaña Carubelli
Vocal:	Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Vocal:	Dr. José Alejandro Zavala Hurtado
Vocal:	Dr. Carlos Martorell Delgado
Suplente:	Dra. María Teresa Valverde Valdés
Suplente:	Dr. Arturo Flores Martínez

Sin otro particular quedo de usted.

Atentamente.
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad. Universitaria, D. F., 29 de septiembre de 2005


DR. JULIO CAMPO ALVES
Responsable De la Entidad Académica


DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN
Coordinador del Posgrado
En Ciencias Biológicas

AGRADECIMIENTOS

Ni esta tesis ni yo seríamos los mismos sin los comentarios y enseñanzas de mi comité de doctorado: Dr. Carlos Montaña Carubelli, Dr. Faustino Sánchez Garduño, Dr. Miguel Franco Baqueiro, Dr. Exequiel Ezcurra Real de Azúa. Gracias a ellos logré terminar este trabajo y quizás entender un poquito el asunto ese de hacer ciencia, que siempre tiene algo de intangible.

De igual manera agradezco el apoyo del jurado: Dr. Arturo Flores, Dra. María del Carmen Mandujano, Dr. Carlos Martorell, Dra. Teresa Valverde, Dr. Alejandro Zavala (declarado fan de Marilyn Monroe). Sus atinadas observaciones mejoraron sensiblemente la calidad de este trabajo. No está de más decir que pifias y omisiones (voluntarias e involuntarias) son mi responsabilidad.

A Carlos Montaña le debo gran parte de lo soy ahora (la parte rescatable, se entiende). Aprender de él (por medio del ejemplo y del arduo ejercicio de ser consecuente con lo que se es, se dice y se hace) ha sido la mejor experiencia de esta etapa de mi vida. Las noches de potenciales hídricos son inolvidables, al igual que su apasionada, solidaria y algo silente forma de vivir la vida. Así quiero ser cuando sea grande (dejando aparte la inclinación por el fútbol, se entiende). Gracias de veras, Doc.

A Exequiel Ezcurra, por todo lo que me ha enseñado, voluntaria e involuntariamente (every little thing he does is magic, dice cierta canción). Con su vocación renacentista en pleno siglo XXI, es un gran ejemplo de que no es tan malo interesarse por todo. Siempre le agradeceré a las deidades correspondientes: a) el haberme aparecido en su laboratorio, allá en 1989; b) el que, en un momento de inconsciencia, me haya aceptado como estudiante; c) el que, debido a un inexplicable olvido, haya reincidido y me dejara ser parte de su equipo de trabajo en el INE. Sin este último apoyo otra cosa sería mi vida.

A Faustino Sánchez, que fue fundamental en mis estudios de licenciatura y es en mucho responsable de mi afinidad por usar números para entender las cosas. Al igual que su caligrafía, su forma de enseñar y de entender el mundo maravillan por su claridad y contundencia.

A Miguel Franco, por su muy atinada forma de entender (y de hacer entender) la demografía de plantas. No puedo dejar de mencionar su impecable humor (en ocasiones en verdad ácido) y su elegante manejo del difícil arte de la traducción de las expresiones vernáculas, tanto castellanas como inglesas.

A Irene Pisanty, por su amistad incondicional y su paciencia infinita con mis autismos, manías y pasiones. Mi inicio en la docencia de la ecología no pudo tener mejor apoyo y ejemplo que su experiencia, vocación y entrega. De igual manera, en mi ingreso y permanencia en el INE Irene tuvo un papel fundamental. Sin su manera de entender las cosas y de apasionarse por la vida toda, hubiera estado más extraviado de lo que estoy ahora. Gracias, I.

A Martha Esteva, por una década de compartir e inventar el amor, la vida, la muerte, la música, el chocolate y todo lo demás.

A Meli y Jordan, por todas las temporadas que convivimos en el laboratorio del desierto, compartiendo alimentos, agua, polvo, ahuates y noches perfectamente estrelladas. Por sus apasionadas noches de dominó, que siempre vi de lejos y jamás entendí.

A Yup, por ser como es: tan, pero tan buen bicho (solidario en exceso, valga la expresión).

A Miriam Ferrer (Mir), por haber compartido conmigo la belleza del desierto y la alergia al hojásén. Su habilidad para cocinar, su incondicional devoción por David Bowie y su refinadísimo intelecto y acidez hicieron muy amable mi existencia en Mapimí. Recientemente, sus crónicas invernales desde Lobotitlán me han hecho disfrutar la nieve, desde los templados 30°C de mi cuarto.

A Salvador Montiel, por haber compartido conmigo sus conocimientos sobre los roedores de Mapimí, además de algunos cientos de kilos de polvo, tamizados durante la búsqueda de semillitas (en realidad no le ayudé, el polvo lo compartía con todos los habitantes del laboratorio).

A Santiago Arizaga, por ser un discreto y admirable ejemplo de dedicación al trabajo. Y por ser un excelentísimo camarada.

Aunque no venga mucho al caso (y ciertamente a destiempo), aprovecho para agradecerle a Arturo Flores el haberme invitado a trabajar en Ciencias Biológicas. Esa etapa también ha sido fundamental en mi vida. Por supuesto que también le agradezco sus atinadísimos comentarios sobre esta tesis, igual de inaudibles e interesantes que siempre.

A los miembros fundadores del LACRA: Carlos Martorell y Eduardo Peters. Su solidaridad y camaradería durante nuestra etapa de estudiantes reverberará en la memoria por los siglos de los siglos y más aún. A Carlos Martorell le agradeceré siempre el invitarme a esa gran excursión a la Baja, en la que aprendí tantas cosas. No omito mencionar su descollante inteligencia y el gusto de haber compartido el taichi.

A Eduardo por nuestra intensa etapa conjunta en el INE, más los 20 años de compartir la vida (que se dicen muy fácil, sólo hay que vivirlos). Y claro, aprovecho esta oportunidad para dejar impresa la urgencia de que ya se reciba.

A Pedro Peña, por su bonhomía y vital apoyo allá en isla Guadalupe.

También a Miguel Gutierrez y César Rodríguez, cuates y colegas desde hace mucho tiempo. Por supuesto, no puedo dejar de balconearlos sugiriéndoles que se reciban cuanto antes.

A una loba que me hizo entender que el chiste de este asunto de estar vivo consiste en elegir los senderos correctos, aunque no sean los fáciles. También gracias a ella supe

disfrutar de esas breves acciones que pueden repercutir en la vida durante mucho, mucho tiempo (y que repetiría por siempre si tuviera la oportunidad).

A Francisco Godínez Pineda (sifu Frank) por todas las enseñanzas que he recibido de él, acerca de las artes marciales en lo particular y del “underground epistemológico” en lo general. Mi aprendizaje con él puede compararse, sin demasiado esfuerzo, con esta tesis. Ambas tienen la misma edad (10 años) y se han influenciado mutuamente, en formas que ni siquiera puedo sospechar. Gracias, sifu.

A María de Jesús, por haber compartido durante tantos años las emociones de la vida, de hacer la tesis, de la docencia en la Facultad de Ciencias y de las enseñanzas de Frank. Siempre será notable su solidaridad a toda prueba y su completa entrega en lo que cree.

Al clan Montaña: Jose, Yoli, Malena y Alfre. Su hospitalidad y generosidad fueron esenciales en este proyecto de vida que es el doctorado. Siempre estaré muy agradecido por el gran honor que me hicieron al darme el título de “hermano honorario”. Gracias.

A Franciso Herrera (Quico), cuya presencia en el laboratorio del desierto fue fundamental para mí, tanto en los aspectos técnicos como en los afectivos. Mapimí no se puede concebir sin su persona. Y claro, tengo una enorme gratitud con el clan Herrera: Agustina, Karina, Pancho y Daniela. Ellos convierten el laboratorio en un lugar seguro y tibio, un hogar en medio del desierto.

A Gloria Portales por ser una apasionadísima y leal amiga, y por compartir esta aventura (a veces agridulce) que se llama obtener el grado mientras se trabaja. Desde ya, te doy un fuerte y largo abrazo por tu titulación.

Por supuesto a Roberto Márquez (manito), con quién he compartido lágrimas, risas y el gusto de provocar envidias a los demás.

A los colegas del INE, presentes y pasados, Paloma, Bárbara, Marcia, Karina, Elvia, Pilar, Ariel, Antonio y Servio, por compartir el duro arte de ser funcionarios públicos y no morir en el intento.

A Gerardo Bocco también le aprendí un montón de cosas, principalmente sobre lo complejo que es el vivir.

A Rigel, Leonel, Lorena y Gabi, por su infinita sabiduría para soportar a fauna tan orate como Ed y yo. Tengo la esperanza de que el daño cerebral que han recibido de parte nuestra sea reversible.

Al Dr. Julio Campos, por sus consejos y apoyo para facilitar la obtención del grado de fósiles como yo. A Carolina Espinoza por su paciencia y siempre agradabilísima disposición para resolver los problemas de los estudiantes del posgrado. Igualmente le agradezco a Anahí su gran ayuda en este negocio de la titulada.

Estos agradecimientos seguramente están incompletos. Confío en que las omisiones sean consideradas con benevolencia.

Este trabajo fue financiado por una beca de doctorado otorgada por el CONACYT.

Para Emilia Marcelina Peña Ávila,

con todo mi amor y gratitud

In memoriam

Ernesto Vega Montañéz
(1934-2001)

Contenido

	Agradecimientos	
I.	Resumen	1
II.	Introducción general	5
III.	Spatio-temporal variation in the demography of a bunch grass in a patchy semiarid environment	25
IV.	Dinámica de patrones bandeados de vegetación en el Desierto Chihuahuense, un estudio con autómatas celulares	39
V.	Discusión general	111

RESUMEN

La formación de patrones espaciales agregados de vegetación puede deberse al ambiente, al efecto de los organismos sobre su entorno inmediato o a una interacción entre estas dos causas. Aunque la importancia relativa de cada factor depende de cada caso de estudio, se ha reconocido desde hace tiempo la importancia que tienen los procesos biológicos en el desarrollo de patrones agregados de vegetación en zonas áridas. Esta influencia se basa en el mejoramiento de las condiciones ambientales que algunos organismos son capaces de generar en su entorno inmediato, facilitando la coexistencia con otros organismos que de otro modo no podrían persistir.

Los arcos de vegetación (AV) son patrones espaciales de plantas que se desarrollan en zonas áridas de varias regiones del mundo, caracterizadas por: a) un régimen de lluvias en forma de pulso; b) un relieve con pendientes muy suaves; c) suelos poco permeables. Estas características hacen que el agua pluvial escurra en forma laminar, en lugar de hacerlo en cauces. La forma de estas agregaciones de plantas es bandeada, con el eje mayor perpendicular a la pendiente y el menor paralelo a ella. La orientación de las bandas y el efecto de dique que constituye un frente continuo de vegetación facilitan la intercepción del agua de escorrentía pendiente arriba de los AV y su posterior infiltración. El aporte extra de agua en los AV que se origina en el proceso de retroalimentación positiva entre el aumento de la cobertura vegetal y el aumento de la capacidad de intercepción de agua de escorrentía permite el desarrollo de una cubierta vegetal que no podría existir con la abundancia de lluvias de la zona. A su vez, la direccionalidad de ese aporte genera procesos sucesionales por colonización vegetal pendiente arriba de los AV.

El sistema de AV de la Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM) del Desierto Chihuahuense es el único descrito en las zonas áridas del continente americano. Aunque están compuestos por plantas con diversas formas de vida, la más abundante es una gramínea perenne amacollada *Pleuraphis mutica* (antes *Hilaria mutica*). En esta tesis se estudiaron aspectos de la dinámica de AV de la RBM a diferentes escalas espaciales y temporales. A escala de paisaje de centurias se estudió la variabilidad de la cobertura vegetal de los AV en función de variables climáticas y de manejo. Mientras que a escala de decenas de metros y de años se estudió la demografía de *P. mutica* con el fin de comprender mejor el funcionamiento de las zonas pioneras y maduras de estos patrones de vegetación. La variación temporal de la cobertura vegetal de los AV y de su distribución espacial en función de la variación interanual de las precipitaciones, de la variabilidad de algunos atributos de historia de vida de los pastos y arbustos y del tipo e intensidad del disturbio por pastoreo, se estudiaron mediante simulaciones con modelos de autómatas celulares. A su vez, el efecto de la variación espacial y temporal en la dinámica poblacional de *P. mutica* se estudió con modelos demográficos matriciales.

Los modelos matriciales indicaron que la variación espacial dentro de los AV altera las tasas de crecimiento y la importancia relativa de los procesos de supervivencia y fecundidad de *P. mutica*. La variación temporal causada por las distintas cantidades anuales de lluvia también modifica a los procesos demográficos. Esta gramínea amacollada puede desarrollar comportamientos demográficos contrastantes, que le permiten sobrevivir ante distintas condiciones ambientales. En contextos favorables muestra patrones de crecimiento y características demográficas similares a las de una

planta colonizadora. Si el ambiente es adverso, su demografía asemeja más a una planta tolerante a las restricciones ambientales.

Por su parte, los modelos de autómatas celulares sugieren que la formación de los arcos depende en primer lugar de las capacidades de colonización de las gramíneas, seguida del régimen de lluvias. Los patrones bandeados pueden desaparecer fácilmente si los regímenes de disturbio simulan presión por pastoreo. Aunque las dos formas de vida pueden coexistir en los arcos, el régimen de disturbio puede desencadenar el reemplazo completo de las gramíneas por leñosas.

Aunque en los arcos de vegetación ocurren diversos procesos en escalas espaciales y temporales diferentes, este trabajo sugiere que la interacción entre la eficiencia en la colonización pendiente arriba de las bandas y los patrones de lluvia en condiciones ambientales específicas (superficies poco permeables con pendientes muy suaves) quizás sea la más relevante, ya que es la que da lugar a los patrones bandeados y modula su comportamiento en el tiempo y el espacio. Aunque el estudio aislado de sus partes permite conocer aspectos fundamentales de su dinámica, ésta sólo se entiende cuando se toman en cuenta las interacciones entre sus componentes.

ABSTRACT

Aggregated vegetation patterns can arise due to abiotic factors, by the modification made by plants in their neighborhoods or both. In spite that the relative importance of both factors depends on each particular system, the role of biological processes in the development of aggregated spatial patterns in arid zones, has been recognized since long. This role is based on the ability of some organisms to ameliorate the harsh environmental condition in the neighborhood, allowing the establishment and survival of several organisms that otherwise couldn't be able to do so.

Vegetation arcs (VA) are spatial patterns of plants that appear in several arid zones around the world, characterized by: a) a pulse-type rain regime; b) very gentle slopes; c) soils with low water infiltration rates. These properties make rain water to runoff as a surface sheets instead of doing as channels.

The general shape of these patterns is like a stripe with the minor axis oriented towards the slope and the major one orthogonal to it. This orientation, together with the ditch effect of plants enhances water runoff interception and infiltration. The extra water income triggers a positive feedback process between plant cover increase and its water interception abilities, allowing the persistence of a plant cover that couldn't exist under the normal rain regime. Also, such oriented water income enhances sucesional proceeses along the minor aixs of the arc, upwards the slope.

The only VA system reported (up to date) for the american continent is the one found at Reserva de la Biosfera de Mapimí (RBM) in the Chihuahuan Desert in México. Although they are composed by several plant species, the most abundant is the perennial grass tussock *Pleuraphis mutica* (previolusly *Hilaria mutica*). In this thesis some aspects of VA at RBM were studied, taking into account different spatial and temporal scales. At the landscape scale the effects of climate variation and range management on VA dynamics were analyzed with a cellular automata model. At a population scale the demography of *P. mutica* was studied with matrix models.

Matrix models showed that spatial variation within VA affects growth rates and the relative importance of survival and fecundity. Temporal variation due to different rain income also affects population dynamics. This grass can show different demographic behaviours, that allow population persistence in different environments. If the environment is suitable, its demography can described as one of a pioneer species. But if conditions are harsh, it will resemble more like a stress-tolerant species.

Cellular automata model suggests that grass colonization capability is the first factor in VA development, while the second one is rain regime. Banded patterns can easily disappear if the main disturbance is grazing.

Although that several processes with different spatial and temporal scales coexist within VA, this work suggests that it is the interaction between colonization abilities and rain regimes the main driving force of these systems.

INTRODUCCIÓN

Patrones agregados de vegetación

La organización de algunos tipos de vegetación en forma de mosaicos dinámicos es algo que se ha reconocido desde hace tiempo (Watt 1947). En términos generales son dos las principales fuentes de variación causantes de los patrones de vegetación agregados (Greig-Smith, 1979): a) el ambiente abiótico; y b) los procesos originados por los organismos. Cada una de ellas se manifiesta a través de distintos fenómenos y mecanismos. En el primer grupo se incluyen la dispersión dirigida (por ejemplo, por gravedad), distribución heterogénea de los recursos y de las condiciones ambientales, los regímenes de disturbio y las causas históricas. El segundo grupo se fundamenta principalmente en las diversas modificaciones que las plantas hacen a su entorno inmediato y que facilitan el establecimiento de otras especies por diversos mecanismos, directos o indirectos. Debido a que estas fuentes de variación no son excluyentes, los patrones agregados de vegetación pueden ser el resultado de procesos mucho más complejos, en los que intervienen simultáneamente tanto la heterogeneidad ambiental como las interacciones biológicas intra e interespecíficas (Gibson 1988, Barot *et al.* 1999, Murrell *et al.* 2001).

La importancia relativa de los procesos biológicos en la formación de patrones de vegetación agregados puede ser significativa en las zonas desérticas. Estos son ambientes muy restrictivos para los organismos debido a los grandes intervalos de variación espacial y temporal de las condiciones ambientales y de la disponibilidad de recursos, que se manifiestan en forma de “pulsos” (eventos discretos en el tiempo y en el espacio) de abundancia alternados con periodos prolongados de escasez (Noy-Meir 1973). Estas condiciones impedirían (directa o indirectamente) el establecimiento de un gran número de especies, que están presentes sólo debido a que “aprovechan” las modificaciones que otras especies hacen en el ambiente en su entorno inmediato (Turner *et al.* 1960). Uno de los primeros factores en los que se detectó el efecto que dichas especies ejercen en su entorno fue la radiación (Shreve 1931). Por ejemplo, la arquitectura de algunos arbustos puede evitar que los herbívoros consuman a determinadas especies, por lo que se desarrollan patrones espaciales agregados alrededor de las plantas “protectoras” (McAuliffe 1984,

1986). Las plantas también pueden causar una distribución diferencial de recursos al interrumpir los flujos de agua y viento e incrementar la acumulación de materiales, nutrientes y humedad en su entorno inmediato, formando “islas de fertilidad” (Tongway y Ludwig 1994). Los fenómenos antes descritos se pueden agrupar con el nombre de nodricismo, que tiene mucha relevancia en ambientes desérticos y es importante para el desarrollo de procesos sucesionales (Yeaton y Romero-Manzanares 1986; Yeaton y Ester, 1990). Además de estos procesos de pequeña escala, pueden intervenir otros factores propios de escalas mayores, como el relieve y la incidencia de lluvia y viento. Los patrones de vegetación resultantes pueden tener apariencias diferentes en función de cuál sea el principal factor que caracterice al sistema. Los patrones a manera de “manchones” son típicos de ambientes influidos por el viento, mientras que los “bandedos” o en forma de arcos de vegetación ocurren en regiones controladas por agua (Aguiar y Sala, 1999).

Los arcos de vegetación

Breve recuento histórico, geográfico y metodológico

Se han descrito arcos de vegetación (AV de aquí en adelante) en regiones desérticas de África del Norte, Medio Oriente, Australia Central y Norteamérica. Hasta el momento no tenemos conocimiento de reportes sobre sistemas similares en los desiertos de Sudamérica ni de Asia Central.

Algunos de los primeros registros sobre AV fueron realizados por Worrall (1959, 1960 a) en Sudán, en el Este de África. En ellos se describen las propiedades edáficas en función de la región y la profundidad de los arcos compuestos principalmente por gramíneas. Este mismo autor también describió patrones bandedos compuestos por árboles pequeños (Worrall 1960b). Poco después se describieron sistemas similares en Somalia (Boaler y Hodge 1962, 1964; Hemming 1965). Por su parte, White detectó patrones similares pero con composiciones florísticas muy contrastantes en Jordania (1969) y Níger (1970). También en Sudán, Wickens y Collier (1971) describieron las características edáficas y florísticas de AV. Varios años después, Guillaume et al. (1999) estudiaron la dinámica de la materia orgánica del suelo de AV compuestos por árboles en Níger (Banizombou). En ese mismo año, Hiernaux y Gérard evaluaron, con técnicas de percepción remota, la

productividad primaria de AV en el Sahel (Mali y Níger), mientras que Seghieri y Galle (1999) estudiaron experimentalmente el efecto del agua de escorrentía en esta misma variable. Finalmente, Wu et al. (2000) estudiaron las consecuencias de la fragmentación en la dinámica hidráulica de patrones bandeados de vegetación localizados también en Níger.

Los primeros registros en Australia Central datan de 1987 con las descripciones, hechas por Mabutt y Fanning, de AV compuestos por leguminosas arbóreas. Tongway y Ludwig (1990) describieron otros patrones bandeados compuestos por especies diferentes a las reportadas en 1987. En 1995, Dunkerley y Brown reportaron AV compuestos por quenopodiáceas en Nueva Gales del Sur. Tongway y Ludwig, también en 1995, hicieron un análisis comparativo de las propiedades edáficas y funcionales entre varias unidades de paisaje con patrones bandeados.

Los primeros trabajos sobre los AV del Desierto Chihuahuense de América del Norte (en la Reserva de la Biosfera de Mapimí) fueron realizados por Montaña (1988, 1990). Éstos consistieron en descripciones de los gradientes florísticos y sus relaciones con las principales unidades de paisaje. Poco después, Cornet et al. (1992) cuantificaron los contenidos de agua en el suelo de distintas regiones y profundidades en estos sistemas. Montaña (1992) también llevó a cabo un análisis de la segregación espacial de las especies y sus respectivas formas de vida considerando procesos sucesionales. Por su parte, Mauchamp *et al.* (1993) analizó los patrones de establecimiento de una arbustiva en el interior de los AV y los factores que la controlan. Algún tiempo después Montaña *et al.* (1995) analizaron las estrategias de uso de agua de cuatro especies con formas de vida contrastantes y sus posibles interacciones competitivas. Posteriormente, López-Portillo *et al.* (1996) exploraron el efecto de la competencia en el crecimiento de una especie arbórea del interior de los arcos. Los patrones de establecimiento de esta misma especie en regiones contrastantes dentro de los AV fueron estudiados por López-Portillo y Montaña (1999).

Los patrones bandeados de vegetación han inspirado el desarrollo de modelos matemáticos que emplean las características funcionales de estos sistemas para simular su origen y

dinámica espacial y temporal. Los primeros trabajos en este sentido consistieron en el modelado del balance hídrico entre el ambiente y la vegetación, usando modelos de compartimentos y de flujos (Ludwig et al. 1994; Mauchamp et al. 1994). Posteriormente se han empleado modelos discretos espacialmente explícitos (como los autómatas celulares) para recrear la formación de los AV a partir de las características de las plantas que los componen y sus interacciones con el medio (Dunkerley 1997a,b ; Thiéry et al. 1995). Los esfuerzos de modelación más recientes se han hecho con sistemas de ecuaciones diferenciales, también para simular el papel que tienen las plantas en la redistribución del agua en el suelo y en el desarrollo de los patrones bandeados (Klausmeier 1999; Hillerislambers et al. 2001).

Descripción y funcionamiento general de los AV

Los AV consisten en agregaciones espaciales de plantas que aparecen en regiones áridas con pendientes suaves (raramente mayores a 1%), donde la lluvia es escasa y ocurre en forma de pulsos intensos (Boaler y Hodge 1964; Worral 1960; White 1970; Valentin *et al.* 1999). Cada arco se compone de densas agregaciones de plantas (80% de cobertura o más) dispuestas a lo largo de dos ejes, uno mayor paralelo a las líneas de nivel y otro menor perpendicular a ellas (figura 1). Los arcos están separados por regiones casi totalmente desprovistas de vegetación. Su orientación y propiedades edáficas facilitan la intercepción e infiltración del agua de escorrentía de los eventos de lluvia, como un dique. El aporte extra de agua en estas zonas favorece el desarrollo de una cubierta vegetal que no podría existir sin la redistribución del agua de lluvia que reciben (Montaña *et al.* 1990; Mauchamp *et al.* 1993; Valentin y d'Herbès 1999; Tongway y Ludwig 2001).

Se han descrito AV formados por plantas herbáceas, arbustivas y arbóreas. La composición florística y de formas de vida es diferente en cada sistema de AV. Algunos están compuestos mayormente por una sola forma de vida, como las plantas herbáceas (Boaler y Hodge 1964) o arbóreas (Tongway & Ludwig 1995), mientras que en otros pueden coexistir hierbas, arbustos y árboles pequeños (Montaña 1992; Guillaume *et al.* 1999).

En el interior de los AV existe heterogeneidad espacial en variables ambientales, como en la disponibilidad de agua y el contenido de materia orgánica. En términos generales, el contenido de ambas es mayor en las regiones frontales que en las centrales de los arcos que en sus regiones periféricas (Cornet *et al.* 1992; López-Portillo y Montaña 1999).

Estas características de los AV se desarrollan en respuesta a procesos de retroalimentación entre las plantas y su entorno, en los que no está claro cuál componente (el ambiental o el biológico) es más importante. Son claros ejemplos de unidades funcionales discretas en las que se sintetizan las interacciones de procesos que ocurren en distintas escalas espaciales y temporales, desde patrones de precipitación en grandes unidades de relieve, hasta el aprovechamiento de micrositos creados por las plantas que conforman los AV (Cornet *et al.* 1992).

Una revisión preliminar de los trabajos publicados sobre los sistemas de AV permite detectar los principales enfoques que se han empleado para estudiarlos (Cuadro 1). La mayoría de los estudios son descriptivos en los que, mediante “observaciones dirigidas”, se prueban hipótesis relacionadas principalmente con la modificación del microambiente a causa de las plantas, y cómo este efecto modifica la dinámica del establecimiento de otras especies. La construcción de modelos matemáticos para simular la dinámica y génesis de los AV ha sido el segundo enfoque más empleado en el estudio de estos sistemas. En términos generales, estos trabajos exploran el efecto que tienen los procesos locales de pequeña escala en la formación de patrones espaciales en escalas mayores. No abundan los estudios que enfatizan el papel de las interacciones entre procesos que ocurren en escalas espaciales y temporales diferentes, ni los de carácter experimental, como parece confirmarse de las revisiones hechas sobre los diversos procesos que ocurren en estos sistemas (Tongway *et al.* 2001).

El sistema de arcos de vegetación del Desierto Chihuahuense

Los AV estudiados en este trabajo están en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango (26°40'N, 103°40'W), en el Desierto Chihuahuense. La temperatura promedio en esta zona

es de 20.8 °C con un rango de variación estacional de 16.2 °C; la precipitación total promedio es de 264 mm, que proviene en gran parte de lluvias breves de verano (Cornet 1988). En una superficie cartografiada de 172 000 ha se han identificado siete grandes unidades de paisaje y nueve tipos generales de vegetación. El sistema de AV es parte de las “bajadas” o “piedemontes”, que son unidades de paisaje con pendientes muy suaves, que conectan llanuras bajas (playas y vegas) con montañas o cerros (Montaña 1990).

El suelo de los AV se estructura con un horizonte superficial A (de entre 10 y 15 cm de grosor), uno arcilloso B (con un espesor aproximado de 45 cm) y un tercero C compuesto principalmente de lutitas (Breimer 1988). La variación de algunas características edáficas (como el contenido de arcilla, limo, carbonatos, carbono, sodio y potasio) depende más de la profundidad del suelo que de la posición a lo largo del eje menor del arco (López-Portillo y Montaña 1999). La evaluación de los cambios temporales de humedad del suelo después de un evento de lluvia, a lo largo de un gradiente de profundidad en distintos puntos sobre el eje perpendicular, ha confirmado la capacidad de los AV para interceptar el agua de escorrentía y facilitar su infiltración (Cornet et al. 1992).

Al comparar los AV del desierto de Mapimí con los de otras regiones del mundo (cuadro 1), resalta el hecho de que la estructura de la vegetación es de las más complejas, ya que coexisten herbáceas, arbustivas y arbóreas. Estas formas de vida se distribuyen a lo largo del eje menor, que es paralelo a la pendiente. En la zona frontal predominan las plantas herbáceas anuales, bianuales y perennes, mientras que en las regiones centrales las formas de vida dominantes son los arbusto y árboles bajos. Esta segregación espacial coincide con las etapas serales de los procesos sucesionales (Montaña 1992, figura 1 del capítulo II).

Los AV de Mapimí son afectados por pastoreo no controlado, al igual que varios AV de otras partes del mundo. En particular, los AV del Desierto Chihuahuense podrían transformarse profundamente a causa de un proceso de reemplazo de pastizales por árboles, que ha ocurrido en desiertos norteamericanos (Van Auken 2000).

Estructura de la tesis

Los sistemas de AV son jerárquicos, por lo que los procesos que ocurren en ellos tienen distintas escalas espaciales y temporales. La comprensión de cómo funcionan e interactúan cada uno de los niveles de complejidad de los AV se puede lograr mediante el estudio de especies y procesos “clave”, es decir, aquellos que tienen especial relevancia para la estructura y función de estos sistemas.

La cobertura de la gramínea amacollada *Pleuraphis mutica* (antes *Hilaria mutica*) es quizás la de mayor importancia en los AV del Desierto Chihuahuense. Las respuestas demográficas de esta especie ante la heterogeneidad espacial y temporal en el interior de los arcos puede ser determinante en la capacidad del arco para interceptar el agua de escorrentía. Sin embargo, el comportamiento demográfico por sí solo no es suficiente, es necesario que se exprese en una región espacial del arco para vincular la dinámica hídrica con el crecimiento poblacional de la gramínea.

En esta tesis se estudiaron aspectos de la dinámica de los arcos de vegetación a diferentes escalas espaciales y temporales. A escala de decenas de metros y años se estudió la demografía de una especie de gramínea. Por otro lado, a escala de paisaje y de décadas se estudió la variabilidad de la cobertura vegetal de los AV en función de las variables climáticas y de manejo.

¿Cómo se manifiesta la variación temporal y espacial de la disponibilidad de recursos en la demografía de las especies que componen los AV? En el capítulo II se analizó el efecto de la variación espacial y temporal de la dinámica poblacional de *P. mutica* con diversos modelos demográficos, como las matrices promedio, estocásticas y las técnicas de muestreo intensivo. Esta especie es la que tiene mayor cobertura en los arcos de vegetación (AV) en la Reserva de la Biosfera de Mapimí y el conocimiento de su demografía permite comprender mejor el funcionamiento de las zonas pioneras y maduras de estas agregaciones de vegetación.

En el capítulo III se estudió la variación temporal de la cobertura vegetal de los AV y la variación en la distribución espacial en función de la variación interanual de la precipitación, de la variabilidad de algunos atributos de historia de vida de los pastos y arbustos y del tipo e intensidad del disturbio por pastoreo, mediante simulaciones con modelos de autómatas celulares. Esta herramienta permite incorporar de forma explícita en los modelos la variación espacial en el ambiente a distintas escalas, como es el caso de los patrones de lluvia y los procesos de escorrentía.

Por último (capítulo IV) se hizo una comparación de los principales resultados obtenidos con ambos ejercicios de modelaje, para entender mejor las propiedades dinámicas de los AV en condiciones naturales y con regímenes de perturbación por pastoreo. Además se compararon algunas ventajas y desventajas de los modelos matriciales y de autómatas celulares.

Referencias.

- Aguilar, M.R. and O.E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(7): 273- 277.
- Austin, A.T., L. Yahdijan, J.M. Stark, J. Belnap, A. Porporato, U. Norton, D. Ravetta, S.M. Schaeffer. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* (in press).
- Barot, S., J. Gignoux, and J.C. Menaut. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analysis. *Ecology*, 80(6): 1987-2005.
- Beatley, J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave-Desert. *Ecosystem Ecology*, 55:856-863.
- Boaler, S.B. and C.A.H. Hodge. 1962. Vegetation stripes in Somaliland. *Journal of Ecology*. vol.50: 465-474.
- Boaler, S.B. and C.A.H. Hodge. 1964. Observations on vegetation arcs in the northern region, Somali republic. *Journal of Ecology*. vol.52: 511-544.
- Breimer, R.F. 1988. Physiographic soil survey. In : Montaña, C. (ed.) *Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí*. Pp. 45-76. Instituto de Ecología, México, D.F.
- Cornet, A. 1988. Principales características climáticas. In : Montaña, C. (ed.) *Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí*. Pp. 45-76. Instituto de Ecología, México, D.F.
- Cornet, A.F. C. Montaña, J.P. Delhoume, and J. López-Portillo. 1992. Water flows and the dynamics of desert vegetation stripes. In: Hansen, A.J. and Di Castri, F. (eds). *Landscape Boundaries. Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. Ecological Studies 92. Springer-Verlag.
- Dunkerley, D.L. 1997a. Banded vegetation: development under uniform rainfall from a simple cellular automaton model. *Plant Ecology*, 129:103-111.
- Dunkerley, D.L. 1997b. Banded vegetation: survival under drought and grazing pressure based on a simple cellular automaton model. *Journal of Arid Environments* 35:419-428.
- Gibson, D.J. 1988. The relationship of sheep grazing and soil heterogeneity to plant spatial patterns in dune grassland. *Journal of Ecology*, 76:233-252.
- Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology*, 67: 755-779.

Guillaume K., L. Abbadie, A. Mariotti and H. Nacro. 1999. Soil organic matter dynamics in tiger bush (Niamey, Niger). Preliminary results. *Acta Oecologica*, 20(3):185-195.

Hemming, C.F. 1965. Vegetation arcs in Somaliland. *Journal of Ecology*, 53:57-68.

Hiernaux, P. and B. Gérard. 1999. The influence of vegetation pattern on the productivity, diversity and stability of vegetation : the case of brousse tigrée in the Sahel. *Acta Oecologica*, 20(3):147-158.

Hillerislambers, R., M. Rietkerk, F. Van den Bosch, H.H.T. Prins and H. de Kromm. 2001. Vegetation pattern formation in semi-arid grazing systems. *Ecology*, 82(1): 50-61.

Klausmeier, C.A. 1999. Regular and irregular patterns in semiarid vegetation. *Science*, vol. 284:1826-1828.

Levin, S. 1992. The problem of pattern and scale in Ecology. *Ecology*, 73(6):1943-1967.

López-Portillo, J., C. Montaña, and E. Ezcurra. 1996. Stem demography of Prosopis galindulosa var. torreyana in vegetation arcs and associated bare areas. *Journal of Vegetation Science*, 7: 901-910.

López-Portillo, J., and C. Montaña. 1999. Spatial distribution of Prosopis galindulosa var. torreyana in vegetation stripes of the southern chihuahuan desert. *Acta Oecologica*, 20(3):197-208.

Ludwig, J.A., D.J. Tongway and S.G. Mardesn. 1994. a flow-filter model for simulating the conservation of limited resources in spatially heterogeneous, semi-arid landscapes. *Pacific Conservation Biology*, 1: 209-213.

Ludwig, J.A. and D.J. Tongway. 1995. Spatial organization of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology*, 10(1): 51-63.

Mabbutt, J.A. and P.C. Fanning. 1987. Vegetation banding in arid western Australia. *Journal o Arid Environments*, 12:41-59.

Mauchamp, A., C. Montaña, J. Lepart and S. Rambal. 1993. Ecotone dependent recruitment of a desert shrub, Flourensia cernua, in vegetation stripes. *Oikos* 68: 107-116.

Mauchamp, A., S. Rambal and J. Lepart. 1994. Simulating the dynamics of a vegetation mosaic: a spatialized functional model. *Ecological Modelling*, 71:107-130.

McAuliffe, R. 1984 Prey refugia and the distribution of two Sonoran Desert cacti. *Oecologia* (Berlin) 62:82-85.

- McAuliffe, R. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran Desert tree, *Cercidium microphyllum*. *Ecology*, 67:276-280.
- Meron, E., E. Gilad, J. von Hardenberg, M. Shachak and Y. Zarmi. 2004. Vegetation patterns along a rainfall gradient. *Chaos, Solitons and Fractals*, 19:367-376.
- Montaña, C. 1988. Las formaciones vegetales. In: Montaña, C. (ed) *Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano*, pp. 167-198. Publicaciones Instituto de Ecología, México, D.F.
- Montaña, C. 1990. A floristic-structural gradient related to land forms in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Vegetation Science*, 1:669-674.
- Montaña, C. 1992. The colonization of bare areas in two-phase mosaics in an arid ecosystem. *Journal of Ecology*, 80: 315-327.
- Montaña, C., J. López-Portillo and A. Mauchamp. 1990. The response of two woody species to the conditions created by a shifting ecotone in an arid ecosystem. *Journal of Ecology*, 78:789-798.
- Montaña, C., B. Cavaganaro & O. Briones. 1995. Soil water use by co-existing shrubs and grasses in the southern Chihuahuan Desert, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 31: 1-13.
- Murrel, D.J., D.W. Purves and R. Law. 2001. Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(10): 529-530.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:25-41.
- Noy-Meir, I. 1974. Desert ecosystems: higher trophic levels. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 195-214.
- Rietkerk, M., M.C. Boerlijst, F. van Langevelde, R. Hillerislambers, J. van de Koppel, L. Kumar, H.T. Prins and A.M. de Roos. 2002. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *The American Naturalist*, 160(4): 524-530.
- Schwinning, S., O. Sala, M.E. Loik and J.R. Ehleringer. 2004. Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141:191-193.
- Seghieri, J., and S. Galle. 1999. Run-on contribution to a Sahelian two-phase mosaic system: soil water regime and vegetation life cycles. *Acta Oecologica*, 20(3):209-217.
- Shreve, F. 1931. Physical conditions in sun and shade. *Ecology*, 12:96-104.

- Thiéry, J.M., J.M. D'Herbès and C. Valentin. 1995. A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Niger. *Journal of Ecology*, 83, 497-507.
- Tongway, D.J. & J.A. Ludwig. 1990. Vegetation and soil patterning in semiarid mulga lands of eastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 15: 23-34.
- Tongway, D.J. & J.A. Ludwig. 1994. Small-scale resource heterogeneity in semi-arid landscapes. *Pacific Conservation Biology*, 1:201-208.
- Tongway, D.J. & J.A. Ludwig. 2001. Theories on the origins, maintenance, dynamics, and functioning of banded landscapes. In: Tongway, C. Valentin, J. Seghieri (eds.). *Banded Vegetation Patterning in Arid and Semiarid Environments. Ecological Processes and Consequences for Management*. Springer-Verlag, USA.
- Tongway, D. C. Valentin & J. Seghieri.(eds) 2001. *Banded Vegetation Patterning in Arid and Semiarid Environments. Ecological Processes and Consequences for Management*. Springer-Verlag, USA.
- Turner, R.M., S.M. Alcorn, G. Olin and J.A. Booth. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, 127: 95-102.
- Valentin, C., d'Herbes, J.M., & Poesen, J. 1999. Soil and water components of banded vegetation patterns. *Catena*, 37, 1-24.
- Van Auken, O.W. 2000. Shrub invasions of north american semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31:197-215.
- Von Hardenberg, J., E. Meron, M. Shachak and Y. Zarmi. 2001. Diversity of vegetation patterns and desertification. *Physical Review Letters*, 87(19):1-4.
- Walter, H. 1971. Natural savannahs as transition to the arid zone. In: *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburg, pp. 238-265.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35(1-2):1-22.
- White, L.P. 1969. Vegetation arcs in Jordan. *Journal of Ecology*, 57:461-464.
- White, L.P. 1970. Brousse tigrée patterns in southern Niger. *Journal of Ecology*, 55:549-553.
- Wickens, G.E. and F.W. Collier. 1971. Some vegetation patterns in the Republic of Sudan. *Geoderma*, 6:43-59.
- Worrall, G.A. 1959. The Butana grass patterns. *Journal of Soil Science*, 10(1):34-53.

- Worrall, G.A. 1960a. Patchiness in vegetation in the northern Sudan. *Journal of Ecology*, 48: 107-115.
- Worrall, G.A. 1960b. Tree patterns in the Sudan. *Journal of Soil Science*, 11(1):63-67.
- Wu, X.B., T.L. Thurow and S.G. Whisenant. 2000. Fragmentation and changes in hydrologic function of tiger bush landscapes, south-west Niger. *Journal of Ecology*, 88: 790-800.
- Wu, J., and O.L. Loucks. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 70(4):439-466.
- Yeaton, R.I. and A. Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan Desert, México. *Journal of Ecology*, 74: 211-217.
- Yeaton, R.I. and K.J. Ester. 1990. The dynamics of a succulent karoo vegetation. A study of species association and recruitment. *Vegetatio* 88:103-113.

Cuadro 1. Principales estudios hechos en sistemas de arcos de vegetación.

I.Trabajos descriptivos					
Autores	Principales especies y formas de vida	Tema	Región de estudio	Principales resultados	Tipo de uso
Worral 1959	<i>Aristida</i> spp., <i>Sheima ischaemoides</i> , <i>Schoenfeldtia gracilis</i> (gramíneas)	Descripción del suelo y la vegetación de un sistema de av compuesto por gramíneas	Butana, Sudán	Las propiedades edáficas varían en función de la profundidad y región del arco en la que se evalúen, al igual que la composición de gramíneas	
Worral 1960	<i>Acacia mellifera</i> , <i>A. nubica</i> <i>A. tortilis</i> (árboles)	Descripción de la vegetación de un sistema de av compuesto por árboles	Butana, Sudán	Las distancias entre árboles varía ligeramente entre los tres sitios que se analizaron	
Worral 1960	<i>Aristida</i> spp., <i>Sheima ischaemoides</i> , <i>Schoenfeldtia gracilis</i> (gramíneas)	Descripción del suelo y la vegetación de patrones de vegetación agregados	Butana, Sudán	Se propone la existencia de una relación compleja entre la abundancia de recursos, sus procesos de redistribución y las estrategias de uso por las plantas, que da origen a los patrones agregados	
Boaler y Hodge 1962	<i>Acacia bussei</i> , <i>A. tortilis</i> (árboles), <i>Chrysopogon aucheri</i> , <i>Andropogon cyrtocladus</i> (gramíneas)	Descripción del suelo y la vegetación de dos tipos de patrones bandeados, compuestos por árboles y gramíneas	Oeste de Somalia	Las características del suelo dentro de las bandas y entre las bandas son contrastantes; se propone que las características del suelo son las responsables de formar los patrones bandeados	

I. Trabajos descriptivos					
Autores	Principales especies y formas de vida	Tema	Región de estudio	Principales resultados	Tipo de uso
Boaler y Hodge 1964	<i>Andropogon kelleri</i> (pasto amacollado) <i>Chrysopogon aucheri</i> (pasto amacollado)	Descripción del suelo y la vegetación de un sistema de av compuesto por gramíneas	Norte de Somalia	Son sistemas con gran riqueza florística; se describe la distribución espacial de las plantas en el interior del arco; las zonas frontales son las que soportan más biomasa.	
Hemming 1965	<i>Andropogon kelleri</i> (gramínea)	Descripción general de un sistema de AV	Baran, Somalia	Se describe la composición florística y su ubicación en el arco, la estructura del suelo y su contenido de humedad en un transecto perpendicular al eje principal del arco; el contenido de humedad es mayor en las regiones centrales	
White 1969	<i>Haloxylon</i> cf. <i>Sarcocornum</i> , <i>Artemisia herba-alba</i> , <i>Salsola</i> sp (arbustos)	Descripción general de un sistema de AV	Jordania	Se describe la composición florística y algunos parámetros edáficos; estos av se desarrollan en suelos salinos; el contenido de sales es menor dentro de los arcos que fuera; se cree que esta vegetación es pionera	
White 1970	<i>Combretum micranthum</i> , <i>C. nigricans</i> , <i>Acacia macrostachya</i> (árboles)	Descripción general de un sistema de AV	Sur de Niger	Se describen de modo muy general las condiciones edáficas y de relieve en las que se desarrollan estos av; se discute someramente acerca de su formación a partir de la descomposición de termiteros	
Wickens y Collier 1971	<i>Terminalia brownii</i> , <i>Albizia amara</i> , <i>A. mellifera</i> , <i>A. albida</i> , <i>Khaya senegalensis</i> (árboles), <i>Ziziphus spina-christi</i> (arbusto)	Descripción del suelo y la vegetación de patrones espaciales de orígenes diferentes	Kordofan, Sudán	Se detectaron varios patrones espaciales de la vegetación: arcos, estrías, bandas, retículas, WHORLS; cada patrón tiene una composición florística y un origen diferente	

I.Trabajos descriptivos					
Autores	Principales especies y formas de vida	Tema	Región de estudio	Principales resultados	Tipo de uso
Mabbutt y Fanning 1987	<i>Acacia aneura</i> (árbol)	Descripción de varios sistemas de av	Wiluna-Meekatharra, Australia central	Los av tienen patrones muy variables	Pastoreo Vacas borregos
Montaña 1990	<i>No Aplica</i>	Descripción de los tipos de vegetación y sus relaciones con las principales unidades de paisaje	Mapimí, México, América del norte	Los av tienen la mayor riqueza de especies, comparada con las otras unidades de paisaje	Pastoreo vacas
Montaña et al. 1990	<i>Prosopis glandulosa</i> (árbol), <i>Flourensia cernua</i> (arbusto)	Patrones de establecimiento de arbustivas y arbóreas dentro de los av	Mapimí, México, América del norte	Los patrones de establecimiento de los arbustos ocurren de acuerdo a las hipótesis de funcionamiento hidráulico de los av	Pastoreo
Tongway y Ludwig 1990	<i>Acacia aneura</i> (árbol)	Descripción y comparación de de AV compuestos con distintas spp	"Lake Mere", Australia del este	Los av se agrupan en claramente en grupos con composición de especies y propiedades edáficas propias. Todas estas características pueden variar a causa del pastoreo	Pastoreo ovejas
Cornet et al. 1992	<i>Prosopis glandulosa</i> (árbol), <i>Flourensia cernua</i> (arbusto), <i>Hilaria mutica</i> (gramínea)	Evaluación del contenido de humedad del suelo en distintas posiciones y profundidades de los arcos	Mapimí, México, América del norte	El agua de escorrentía se distribuye de modo diferencial a lo ancho y profundo del arco, por lo que se desarrolla un claro gradiente hídrico, con la mayor concentración de humedad en las zonas centrales del arco	Pastoreo vacas

I.Trabajos descriptivos					
Autores	Principales especies y formas de vida	Tema	Región de estudio	Principales resultados	Tipo de uso
Montaña 1992	<i>Prosopis glandulosa</i> (árbol), <i>Flourensia cernua</i> (arbusto), <i>Hilaria mutica</i> (gramínea)	Sucesión Dentro Av	Mapimi, México, América del norte	Los patrones espaciales de hierbas, arbustos y árboles dentro de los av coinciden con procesos sucesionales	Pastoreo vacas
Dunkerley y Brown 1995	<i>Atriplex vesicaria</i> , <i>Kochia</i> sp. (arbustos)	Zonas de runon y runoff en Av de quenopodiaceas	New South Wales, Australia	Las tasas de infiltración son muy diferentes entre y dentro de av Los av parecen ser muy viejos	pastoreo Borregos
Ludwig y Tongway 1995	<i>Acacia aneura</i> , <i>A. excelsa</i> , <i>A. cambagei</i> , <i>Eucalyptus populnea</i> (árboles)	Análisis edáfico y funcional de tres unidades de paisaje	Desierto central del este australiano	Los sistemas estudiados están espacialmente muy organizados, tanto en escalas grandes como en pequeñas; su funcionamiento parece corresponder con la hipótesis "fuente-sumidero"	
Guillaume et al. 1999	<i>Combretum micranthum</i> (árbol), <i>Guiera senegalensis</i> (arbusto), <i>Michroloa indica</i> , <i>Cyanolista lanata</i> , <i>Spermacoce ruellia</i> (gramíneas)	Dinámica de materia orgánica en el suelo	Banizoumbou, Níger, África	Las propiedades analizadas están fuertemente influenciadas por la actividad biológica	
Hiernaux y Gérard 1999	<i>Combretum micranthum</i> (árbol), <i>Pterocarpus lucens</i> , <i>Boscia senegalensis</i>	Comparar la productividad, la diversidad y la estabilidad de Av con la de patrones de vegetación no bandeados	Sahel, África del norte (Mali y Níger)	El patrón de av no afecta a la variación de productividad ni en la riqueza de spp comparado con la vegetación no bandcada	Pastoreo Leña

I.Trabajos descriptivos					
Autores	Principales especies y formas de vida	Tema	Región de estudio	Principales resultados	Tipo de uso
López P. y Montaña 1999	<i>Prosopis glandulosa</i> (árbol)	Distribución espacial de mezquite dentro de av	Mapimí, México, América del norte	Los mezquites no se distribuyen de acuerdo a la hipótesis de migración hacia arriba Los av pueden avanzar o permanecer quietos, pulsando	pastoreo Vacas
Wu <i>et al.</i> 2000	<i>Combretum micranthum</i> , <i>C. nigricans</i> , <i>Acacia macrostachya</i> (árboles), <i>Ctenium elegans</i> , <i>Pennisetum pedicellatum</i> (gramíneas)	Fragmentación de av y consecuencias en la dinámica hidráulica	Hamdallaye, Níger	La fragmentación de av modifica fuertemente la productividad primaria y la dinámica hidráulica de la región Los av pueden ser un sistema biestable: si la fragmentación es muy grande puede aparecer otra configuración estable, distinta de los av	Pastoreo extracción de leña

II.Construcción de modelos de simulación					
Autores	Especies y/o formas de vida representadas	Tema	Región que sirvió de referencia al modelo	Principales resultados	Tipo de uso
Ludwig <i>et al.</i> 1994	<i>Acacia aneura</i> (árbol), arbustos y herbáceas	Balance hídrico de un sistema de AV	Con datos de AV de "Lake Mere", Australia	Los sistemas de AV funcionan de acuerdo al modelo de "fuente-sumidero" de redistribución de agua; los manchones de vegetación impiden la salida de agua del sistema	
Mauchamp <i>et al.</i> 1994	<i>Prosopis glandulosa</i> (árbol), <i>Flourensia cernua</i> (arbusto), <i>Hilaria mutica</i> (gramínea)	Formación de patrones bandeados	Mapimí, México, América del Norte	Los av surgen por la retroalimentación entre la densidad de plantas y la redistribución del agua de escorrentía	

II.Construcción de modelos de simulación					
Autores	Especies y/o formas de vida representadas	Tema	Región que sirvió de referencia al modelo	Principales resultados	Tipo de uso
Thiery <i>et al.</i> 1995	árboles	Modelos de simulación para formar av	Niamey, Niger	Mediante la variación de factores biológicos se pueden obtener distintos tipos de patrones de vegetación	Pastoreo
Dunkerley 1997	No se aclara	Formación de patrones bandeados	No se aplica	Los av son muy resistentes, si no hay fluctuaciones ambientales ni disturbios	
Dunkerley 1997	No se aclara	Formación de patrones bandeados	No se aplica	Se exploraron las capacidades de resiliencia de los av ante cambios de clima y pastoreo	
Kalusmeier 1999	No se aclara	Formación de patrones bandeados	No se aplica	Los patrones bandeados pueden surgir por la interacción de unos pocos factores ambientales Los av pueden ser sistemas con autoorganización que se manifiestan gracias a la heterogeneidad ambiental	
Lejeune <i>et al.</i> 1999	No se aclara	Modelos de simulación para formar av	Burkina Faso	Se evaluó el efecto de las interacciones bióticas (sinérgicas e inhibitorias) en la formación de av	
Hillerislamberg <i>et al.</i> 2001	No se aclara	Formación de patrones bandeados	No se aplica	Los av surgen por la retroalimentación entre la densidad de plantas y la redistribución del agua de escorrentía	
Von Hardenberg <i>et al.</i> 2001	No se aclara	Formación de patrones bandeados	No se aplica	Las variaciones en el régimen de lluvia y en las intensidades de perturbación pueden dar lugar a diversos patrones de vegetación	
Rietkerk <i>et al.</i> 2002	No se aclara	Formación de patrones bandeados	No se aplica	La formación de los AV ocurre sólo dentro de un cierto rango de valores de parámetros como la lluvia y la pendiente	
Meron <i>et al.</i> 2004	No se aclara	Formación de patrones bandeados	No se aplica	La formación de patrones manchados depende de la interacción entre la vegetación y la lluvia, sin necesitar el efecto de la escorrentía	

III. Trabajos experimentales						
Autores	Especies involucradas	Tema	Tipo de manipulación	Sitio de estudio	Principales resultados	Tipo de uso
Mauchamp <i>et al.</i> 1993	<i>Flourensia cernua</i> (arbusto)	Análisis de los patrones de establecimiento y los principales procesos que los modifican	Remoción de herbivoría y de competidores	Mapimí, México, América del Norte	El establecimiento de esta planta es mayor en las partes frontales de los arcos	Pastoreo vacas
Montaña <i>et al.</i> 1995	<i>Prosopis glandulosa</i> (árbol), <i>Flourensia cernua</i> , <i>Larrea tridentata</i> (arbustos), <i>Hilaria mutica</i> (gramínea)	Cuantificación de las estrategias de uso de agua y sus implicaciones para la coexistencia en el interior de los Av	Riegos en individuos de cada especie	Mapimí, México, América del Norte	Las especies estudiadas son competidoras potenciales; su coexistencia puede basarse en los patrones de colonización de los arbustos en las regiones forantels de los arcos	Pastoreo vacas
López-Portillo <i>et al.</i> 1996	<i>Prosopis glandulosa</i> (árbol)	Demografía modular de mezquite en función de competidores potenciales y gradientes de humedad en el av	Remoción de plantas de mezquite	Mapimí, México, América del Norte	La demografía modular del mezquite depende más de la herbivoría que de la interferencia con otras plantas o de los gradientes de humedad	Pastoreo vacas
Seghier y Galle 1999	<i>Combretum micranthum</i> , <i>Guiera senegalensis</i> (arbusto)	Evaluación del efecto del agua de escorrentía sobre la vegetación de los av	Desvío de los flujos superficiales de agua	Banizoumbou, Níger	El agua de escorrentía afecta sólo a la zona central del arco	Pastoreo



Spatio-temporal variation in the demography of a bunch grass in a patchy semiarid environment

Ernesto Vega^{1,2} and Carlos Montaña^{1,*}

¹Instituto de Ecología, A.C., Ap. Postal 63, 91000 Xalapa, Veracruz, México; ²Instituto Nacional de Ecología, Periférico Sur 5000, 04530 México D.F., México; *Author for correspondence (e-mail: montana@ecologia.edu.mx)

Received 25 September 2002; accepted in revised form 30 November 2003

Key words: Banded vegetation patterns, Chihuahuan Desert, Demographic periodic-matrix-models, Demographic stochastic-matrix-simulations, *Hilaria mutica*, Semiarid communities

Abstract

Plants face different environmental pressures in different patches of vegetation mosaics, so their demography cannot be completely understood if it is not studied in each patch-type. Banded patterns of vegetation surrounded by bare areas occur in semiarid landscapes. At one level, two phases of the mosaic are the banded vegetation-patches (vegetation arcs) and the bare areas, but at another level two phases can be distinguished inside the vegetation arc. One phase (frontal zone) is always in the upslope boundary of the arc, has only herbs and it has been suggested that it functions as a colonization area, while the other one (central zone) is at the middle of the arcs and has both shrubs and herbs. The demography of a tussock grass (*Hilaria mutica*) growing in the two phases of the vegetation arcs was studied under the hypothesis that it will show the demographic parameters of a ruderal species in the frontal zone and those of a more competitive species in the central zone. Temporal variability was assessed through annual, average, periodic and stochastic matrices. λ -values are higher in the frontal than in the central zone, and lower in dry years than in years with moderate precipitation. The influence of the demographic processes on λ -values shows spatial and temporal variation. In dry years, λ -values are more sensible to stasis (permanence in the same size class) and retrogression (transition to a smaller size class) in both zones, whereas in years of moderate precipitation the influence of fecundity and growth increases in the frontal zone and the influence of stasis and retrogression continue to be the most important in the central zone. Variations in the demographic parameters observed in the frontal zone are evidences of a life history plasticity finely tuned with environmental variation, and these results support the hypothesis that frontal zones function as colonization areas.

Introduction

Temporal variation in demographic parameters has two main causes: environmental variability and plasticity in life-history traits. The interaction between these two factors must be taken into account when demographic studies are made in patchy environments like deserts (O'Connor 1993). Deserts can be seen as spatial and temporal mosaic-systems (Greig-Smith 1979; Wiens 1985), where each phase has dif-

ferent properties that are able to affect life history traits of organisms in several ways. Some phases will favor traits related to survival, while others may enhance fecundity (Kadmon 1993; Stuefer et al. 1994). Demographic studies for species that establish in such systems must compare between phases and years in order to get a complete picture of the different factors that influence their demographic behavior.

Vegetation arcs (VA) are banded patterns of vegetation that occur in gently sloping terrains (0.2 to

2%) mainly in drylands but also in sub-humid regions, where precipitation occurs in discrete and intense events, favoring water runoff instead of infiltration (Boaler and Hodge 1964; Mabbutt and Fanning 1987; Cornet et al. 1992; Valentin et al. 1999). At a broad scale these systems are a two phase mosaic, one phase consisting of the VA itself intermingled within the second phase (Figure 1). The main axis of the VA is parallel to level lines, while the transversal one is perpendicular to the slope.

The particular orientation of VA enhances the interception and infiltration of running rain-water. A few hours after a rainfall event, and due to microtopographic effects, a hydric gradient is formed, where water availability is higher within the arcs than in the bare areas between them (see Cornet et al. 1992; Mauchamp et al. 1994). This extra water income allows the persistence of vegetation which could not survive under the normal rainfall regime. Thus, a vegetation arc shows feed-back processes between the biotic and the abiotic components of the environment, where vegetation favors water capture and this water enhances vegetation growth. Also the presence of vegetation creates shaded microsities from which water is lost through evaporation at a much slower rate compared to bare areas.

Within each VA there is spatial heterogeneity in several environmental variables. Soil hydric gradients have been described along the perpendicular axis, with higher water content at the central zones of the arcs (Cornet et al. 1992). Also, soil-organic-matter content (in the 0-20 cm layer) has been reported to differ between frontal and central zones within arcs (López-Portillo and Montaña 1999). The variation in these and other related soil properties (such as water infiltration rate) is given by differences in litter production due to differences in plant cover (Cornet et al. 1992).

These gradual changes in environmental variables are accompanied by gradual changes in the vegetation structure along the VA's perpendicular axis. Towards the frontal zone, annuals, biennials and herbaceous perennials are the most common, while a gradual dominance of shrubs and small trees takes place towards the arc's central zones (Montaña 1992, Fig 1). This suggests that each zone imposes different conditions to plant populations which result in structural changes in the vegetation (Mauchamp et al. 1993). These structural changes may be a result of successional processes occurring along the arc's perpendicular axis and driven by gradient of resources

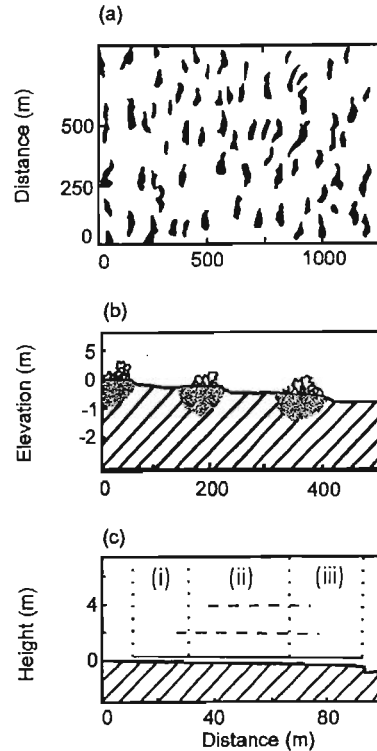


Figure 1. Schematic representation of two phase mosaics commonly found in the Bolsón de Mapimí, southern Chihuahuan Desert, México. In all three diagrams the slopes descend from left to right. (a) Aerial view at 1:25 000 scale showing the alternation of vegetation arcs (in black) and almost bare areas. (b) Idealized cross-sections of the landscape showing the distribution of vegetation in a step-like microtopographical profile, and the distribution of soil moisture (indicated by a swarm of points below each vegetation arc) immediately after rain. (c) Idealized cross-section of a vegetation arc: horizontal straight lines indicate the range vegetated and the height of herbaceous species (continuous line), shrubs (lower discontinuous line) and small trees (upper discontinuous line). Discontinuous vertical lines indicate the three subdivisions of the arcs: (i) frontal (or upslope), (ii) central and (iii) downslope. (Taken from Figure 1. Montaña 1992. Permission courtesy of Blackwell Science Ltd.).

availability. Earlier successional stages would be confined to frontal zones, while relatively more mature stages would occur in the arc's central zones (Montaña 1992).

Under these circumstances, plants established on the frontal zones can be expected to show different sizes and demographic behavior with respect to those on the central areas of the VA. According to succession theory, populations established on the front should tend to show traits that enhance seed production, high growth rates and short life spans, whereas populations from central zones should have long-lived plants, with slower growth rates and relatively more allocation of resources to survival. As a consequence, frontal tussocks should be bigger than central ones.

The objective of the present study was to assess whether the effect of spatial and temporal environmental variation on the life histories traits of plant species conforms with the hypothesis that a successional process is taking place along the VA's perpendicular axis. For this purpose we addressed the demography of the bunch grass *Hilaria mutica* (Buckl.) Benth. (the dominant herbaceous species in the arcs) in two contrasting zones (frontal and central) of vegetation arcs from the southern Chihuahuan Desert. Under the hypothesis that the frontal zones functions as colonization areas as opposed to central zones where more stable populations might develop, we made the following predictions: a) the intrinsic rate of population growth (λ) would be higher in the frontal zone; b) reproduction and growth would have higher elasticities than stasis (permanence in the same size class) in the frontal zone as compared with the central zone, where stasis would have higher elasticities, and c) frontal tussocks would be bigger than central ones.

Extensive use of matrix models is made to assess temporal and spatial variability in demographic features (Horvitz and Schemske 1995). Single-year matrix models allowed us to study annual demographic behavior. Average and periodic models were used to integrate annual variation on population demographic parameters (Caswell and Trevisan 1994). Finally, stochastic models were employed to assess the long-term environmental variability on growth rates (Tuljapurkar 1989, Mandujano et al. 2001).

Methods

Data collection

This study was conducted in the Mapimí Biosphere Reserve, in the Mexican state of Durango (southern

Chihuahuan Desert, 26°N, 103°W; 1,100 m altitude; 264 mm of annual rainfall, 80.2% of which falls between June and October; 20.8 °C mean annual temperature; Montaña et al. 1990).

Three vegetation arcs of similar sizes (ca. 150 m long and 60 m wide) were selected. Two zones within each arc were delimited: frontal and central. In each zone three permanent plots were located. Front plots were 10 × 2 m, while central plots were 2 × 1 m and all of them were excluded from large herbivores (lagomorphs and larger mammals) with a 3.5 cm metallic mesh up to 90 cm and bobwire fencing up to 1.20 m. Differences in plot sizes of frontal and central zones were decided on the basis of differences in tussock densities, aiming to have similar sample population sizes in both zones.

In December 1996 all the *Hilaria mutica* tussocks within each plot were tagged and the number of culms and spikes in each tussock were recorded. Censuses of the number of culms and spikes were repeated in January and February of 1998 and 1999, which correspond to the dry and cold season, to evaluate tussock condition after the 1997 and 1998 growth period. Annual precipitation during the study period was 205.9 mm in 1997 and 157 mm in 1998, while that of the previous year (1996) was 234.7 mm.

Comparison of initial tussock sizes and densities and of annual culm and spike production.

Initial tussock densities and sizes were compared between arcs and between zones inside the arcs. We expected to find differences between zones, reflecting different environmental conditions and tussock ages, but no differences between arcs if they were truly random samples of the populations of arcs developed on an homogeneous environment. Mean initial tussock size (log transformation of average number of culms per tussock) and mean tussock density (log transformation of number of tussocks / m²) recorded at the end of 1996 were compared between zones and arcs using an ANOVA model where arc was a random effect variable and zone a fixed variable nested in arc (Zar 1984).

Annual culm production (number of culms at the end of the growth season / number of culms at the beginning of the growth season) and spike production (number of spikes at the end of the growth season / number of culms at the beginning of the growth season) were analyzed with a repeated measures model using time as the within-subjects effect, whereas arc

as well as position nested in the arc were considered as between-subjects effects using a MANOVA procedure. A log transformation was necessary to normalize the spike production data. Normality assessment (Shapiro-Wilk W-test) and the MANOVA procedure were performed with the JMP statistical program (SAS Institute 1995).

Demographic models

Size classification, fecundity estimation and construction of annual transition matrices

Tussocks were classified in four size categories for matrix analyses. Categories, expressed in numbers of culms per tussock were: 1 – 20, 21 – 40, 41 – 80, and > 80. Fecundity was estimated as mean seed production per size class obtained averaging seed production per tussock. Seed production per tussock was calculated multiplying the number of spikes produced by the mean seed production per spike per zone (28.5 ± 1.07 SE, $n = 51$ for central zones and 35.2 ± 0.79 SE, $n = 50$ for frontal zones). As no seedling establishment was observed in the field due to the harsh climatic conditions during the time in which observations were made, the matrix first row representing seedling establishment probabilities, was obtained multiplying the fecundities by an estimated seedling establishment probability (see seedling establishment simulations below).

For each observation year (1997 and 1998) two transition matrices were constructed after pooling the data from of the three sampled arcs: a) frontal zone model; b) central zone model. These 4 matrices (2 zone models and 2 years) were the basic transition matrices that were analyzed individually or combined in the different models described below. Table 1 shows these transition matrices calculated with a seedling survival probability of 0.001. In each matrix the main diagonal shows the proportions of plants remaining in the same size class, and the subdiagonals show the proportions of plants advancing to bigger size classes. The supradiagonals show the proportions of plants regressing to smaller size classes (either by fission or size reduction of tussock) except row one where the number of recruits (originated either by sexual reproduction or by fission or size reduction of tussock) are shown. Finally, as the first size class is a non reproductive one, the a_{11} entry includes the proportion of plants remaining in that size class.

Preliminary analysis showing similar demographic trends of the three arcs supported the decision of

grouping them in zones, greatly simplifying the presentation of results.

General matrix model

The general model proposed by Lefkovich (1965) was employed for the analysis of transition matrices. The number of individuals in each size category at time $t+1$ was calculated as:

$$v_{(t+1)} = A \cdot v_{(t)}$$

where A is the transition matrix in which each entry (a_{ij}) represents the contribution of tussocks from size class j to size class i between time t and $t+1$ and $v(t)$ is a vector containing the number of plants in each size class at time t . If A fulfills the Perron-Frobenius Theorem (Caswell 2001, p. 72), then λ , the dominant eigenvalue of A in:

$$A \cdot v^* = \lambda \cdot v^*$$

will be real and positive, and is interpreted as the finite growth rate of the population represented by matrix A . v^* is the corresponding right eigenvector of λ , also known as the population's stable structure. Numerical calculations of λ were made by the power method (Caswell 2001, p. 108). Sensitivity analysis for matrix models were carried out following Caswell (2001, p. 209):

$$S_{i,j} = \frac{\delta \lambda}{a_{i,j}} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle}$$

where each s_{ij} measures the sensitivity of λ to small changes in a_{ij} , v and w are the right and left eigenvectors of A respectively, and $\langle w, v \rangle$ is the scalar product between w and v . A way to make sensitivity values comparable was proposed by de Kroon *et al* (1986), the so called elasticity analysis:

$$e_{i,j} = s_{i,j} \times \frac{a_{i,j}}{\lambda}$$

where e_{ij} is the elasticity value of a_{ij} , that is, the standardized sensitivity of λ to changes in a_{ij} , which also measures the proportional contribution of each $a_{i,j}$ to the value of λ . Sum of elasticities for all i and j equals unity. Elasticity values were grouped in four main demographic processes (Silvertown *et al.* 1993):

Table 1. Projection matrices of *Hilaria mutica* populations from two contrasting zones of three vegetation arcs in two consecutive years. S1 - S4: size classes. Annual, average and periodic models are shown.

Frontal					Central				
1997					1997				
S 1	S 2	S 3	S 4	S 1	S 2	S 3	S 4		
0.4288	1.0876	1.9181	6.5124	0.1482	0.3776	0.7574	1.7311		
0.2399	0.4764	0.0963	0.0127	0.0997	0.393	0.0633	0.2941		
0.0959	0.3443	0.4545	0.0443	0.0102	0.194	0.443	0		
0.0258	0.0849	0.4439	0.943	0.0026	0.0199	0.1899	0.5294		
1998					1998				
S 1	S 2	S 3	S 4	S 1	S 2	S 3	S 4		
0.1025	0.2431	0.5001	1.9235	0.0773	0.1713	0.3145	0.6527		
0.0579	0.2757	0.3351	0.0742	0.1362	0.3906	0.5256	0.069		
0.0053	0.0541	0.3194	0.3008	0.0245	0.0781	0.359	0.5862		
0	0.0162	0.0681	0.5781	0	0.0078	0.0128	0.3448		
Average					Average				
S 1	S 2	S 3	S 4	S 1	S 2	S 3	S 4		
0.26565	0.66535	1.2091	4.21795	0.11275	0.27445	0.53595	1.1919		
0.1489	0.37605	0.2157	0.04345	0.11795	0.3918	0.29445	0.18155		
0.0506	0.1992	0.38695	0.17255	0.01735	0.13605	0.401	0.2931		
0.0129	0.05055	0.256	0.76055	0.0013	0.01385	0.10135	0.4371		
1998 × 1997					1998 × 1997				
S 1	S 2	S 3	S 4	S 1	S 2	S 3	S 4		
0.1999	0.5628	1.3012	2.5066	0.0334	0.1705	0.3327	0.5297		
0.1250	0.3160	0.3228	0.4654	0.0647	0.3083	0.3738	0.3872		
0.0536	0.1670	0.2941	0.3330	0.0166	0.1213	0.2939	0.3757		
0.0253	0.0802	0.2891	0.4584	0.0018	0.0124	0.0716	0.1848		
1997 × 1998					1997 × 1998				
S 1	S 2	S 3	S 4	S 1	S 2	S 3	S 4		
0.1171	0.6134	1.6350	5.2473	0.0814	0.2455	0.5391	1.1637		
0.0527	0.1951	0.3112	0.5331	0.0628	0.1778	0.2644	0.2307		
0.0322	0.1435	0.3115	0.3723	0.0381	0.1121	0.2642	0.2797		
0.0099	0.0690	0.2474	0.7346	0.0076	0.0272	0.0862	0.2969		

stasis (*i.e.*, permanence in the same size class, S), growth (G), fecundity (F) and retrogression (transition to a smaller size class, R).

Average and Periodic matrix models to study temporal variation

Fluctuations in resource availability (*i.e.*, water) may change demographic behavior in time (Watson *et al.* 1997). A simple way to explore the long term effect of temporal variation on population growth is to obtain an average matrix over a certain period of time. In this average matrix each transition (\hat{a}_{ij}) is the average of all (a_{ij}) annual transitions. Hence, the resulting matrix is a linear combination of all the annual performances detected.

Periodic matrix models are another useful tool to integrate the effect of temporal variation in the global demographic behavior of a system (Caswell and Trevisan 1994). They have the advantage of explicitly including in the analysis the annual fluctuations of size classes transitions, as compared to average matrix models where these annual fluctuations are represented by a single Figure of central tendency (the mean).

Periodic matrices are obtained by multiplying the different annual transition matrices and as many periodic matrices as the number of transitions available can be constructed (Caswell and Trevisan 1994). In our case a 1997 periodic matrix was obtained by post-multiplying the 1997 annual transition matrix by the 1998 transition matrix, while the 1998 periodic

matrix was calculated by post-multiplying the 1998 annual matrix by the 1997 annual matrix.

The matrices used to construct the average and periodic models were the ones corresponding to each zone. In every case a seedling establishment probability of 0.001 was used (Table 1).

Stochastic models.

The effect of long-term environmental variation on lambda was assessed through stochastic simulations, which implies the solution of:

$$\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{A}_t \mathbf{A}_{t-1} \mathbf{A}_{t-2} \cdots \mathbf{A}_0 \times \mathbf{n}_{(0)}$$

where A_t is the matrix representing a specific environmental condition. The sequence of matrices is determined according to a specific probabilistic model (Caswell 2001, p. 382).

Four models for each zone were constructed representing demographic behaviors in different environmental conditions: A1 were matrices for dry years (low survival and vegetative growth with no recruitment); A2 simulated wet years (high survival and vegetative growth with no recruitment); A3 were those for wet years with low recruitment; A4 were for wet years with high recruitment. Dry year models were based on 1998 matrices while wet years used 1997 matrices. Low recruitment value was defined as 0.08% of seed production and high recruitment as 0.16%.

The probabilities of occurrence for each matrix during a stochastic simulation were obtained from Mapimi's climatic data. A gamma probability density function was fitted to a rain data series of 40 years long (1961-2000) in order to obtain the probabilities of occurrence of rain events of different intensities (Ezcurra and Rodriguez 1986). As a result A1 models have a probability of occurrence of 0.2427 (rain event of 200 mm or less); A2 models have a probability of 0.4334 (rain event between 200 and 300 mm); A3 models appear with a probability of 0.3085 (rain event between 300 and 500 mm); probabilities for A4 models is 0.0154 (rain event higher of 500 mm).

A simulation for any model consisted in 5 000 runs of 100 iterations each. Average lambda value was calculated for each run discarding the first 20 iterations. Lower and upper 95% confidence intervals for growth rates were the 126th and 4876th values of the simulation ranked from the lowest to the highest.

Statistical analysis of growth rate and elasticities through bootstrapping

Intensive resampling methods are now being used to elucidate statistical properties of data with unknown distribution (Crowley 1992; Dixon 1993). As this is the case with the demographic parameter λ and the elasticities of matrix transitions (e_{ij}), bootstrapping analyses were made to obtain its mean values and standard errors. In the case of annual models, raw data of each zone (grouping information from the three arcs) and year were sampled to obtain 1,000 sets of randomly chosen plants (using a sampling with replacement algorithm), each set having the same number of plants as the original data set. A transition matrix and its corresponding λ - and e_{ij} -values were then calculated for each of the 1,000 data sets. In the case of average models, 1,000 new matrices were obtained for each year and zone by the same procedure. Subsequently 1,000 average matrices and their corresponding λ - and e_{ij} -values were calculated using the 1,000 pairs of annual matrices. Using the same procedure, 1,000 periodic matrices for each zone and year sequence (1997*1998 and 1998*1997) were obtained from different sets of randomly chosen 1,000 data sets. In all cases (*i.e.*, annual, average and periodic models) the mean and the 95% confidence intervals (25th and 975th values of the simulation ranked in ascending order) of λ were calculated. Elasticities of each of the 1000 matrices were also calculated and their means reported in each case.

Seedling establishment simulations

Plant recruitment in deserts occurs in pulses, where some years are better than others for seedling establishment (Shmida et al. 1985; Watson et al. 1997). The events of seedling establishment are rather infrequent and therefore very hard to observe directly in the field within a relatively short time span, as was the case with *Hilaria*. Matrix simulations were made in order to evaluate the importance of this process on population growth rate and on the elasticities of the main demographic processes of stasis (S), fecundity (F), growth (G) and retrogression (R). This was done by setting three seedling establishment probabilities: 0.0001, 0.001 and 0.01. These probabilities were multiplied by tussock mean fecundity in each size class (total number of spikes / number of flowering tussocks) to obtain the fecundity row in each matrix. One-thousand repetitions through bootstrapping were made for each matrix to obtain the lambda confidence-interval.

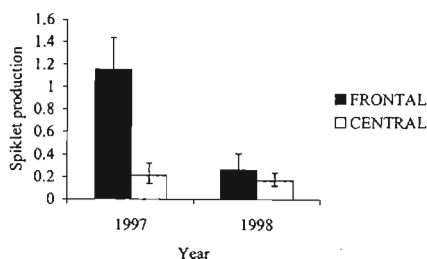


Figure 2. Spike production (number of spikes produced during the growth season / number of culms recorded at the beginning of the growth season) of *Hilaria mutica* in frontal and central positions of three vegetation arcs of the Chihuahuan Desert. Mean and standard errors for measurements made in 1997 and 1998 are shown.

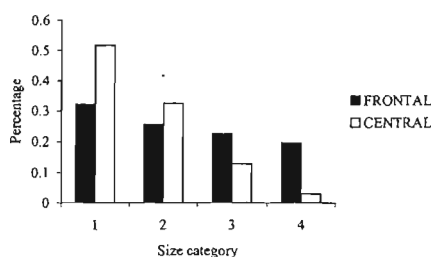


Figure 3. Density of *H. mutica* plants of frontal and central zones of vegetation arcs from the Chihuahuan Desert. Filled bars are used for frontal zone values and open bars for central zone values. Size classes are: 1 from 1 to 20 culms, 2: from 21 to 40 culms, 3: 41 to 80 culms and 4: > 80 culms per tussock.

Results

Initial tussock sizes and annual culm and spike production

Initial tussock size did not vary between arcs ($F = 0.20$, $df = 2, 3$, $P = 0.828$). However frontal tussocks (with an average of 56.23 culms and a 95% confidence interval ranging from 40.27 to 78.50) were larger ($F = 18.70$, $df = 3, 12$, $P < 0.0001$) than central ones (24.16 culms in average with a 95% confidence interval ranging from 20.52 to 28.45). Tussock densities did not vary between arcs ($F = 0.03$, $df = 2, 3$, $P = 0.97$), but was nearly an order of magnitude higher in the central ($38.16 \text{ plants/m}^2 \pm 4.30 \text{ S.E.}$) than in the frontal zone ($4.6 \text{ plants/m}^2 \pm 0.52 \text{ S.E.}$, $F = 39.85$, $df = 3, 12$, $P = < 0.00001$). The frequency distribution of individuals into size classes (after pooling the plants of the 3 arcs due to the lack of between arc differences in densities) was different ($\chi^2 = 259.3$, $df = 3$, Figure 3) reflecting higher mortalities and higher incidence of retrogressions (see Appendix 1) in the crowded central zones.

Culm production (number of culms at the end of the growing season / number of culms at the beginning of the growing season) varied between years ($1.35 \pm 0.07 \text{ SE}$ for 1997 and $0.65 \pm 0.03 \text{ SE}$ for 1998, $P < 0.0001$), but did not vary between arcs ($P = 0.07$) nor between positions nested within arcs ($P = 0.37$). Interactions between factors were non significant.

Spike production (number of spikes / number of culms at the beginning of the growth season) was affected by position within the arc ($P < 0.0001$) and

time ($P < 0.0001$) but did not vary between arcs ($P = 0.13$). The interaction between time and position (nested within arc) was significant ($P = 0.0006$), but the interaction between time and arc was not ($P = 0.06$). Frontal tussocks produced more spikes in 1997 as compared with the dry year of 1998. Tussocks in the central zone produced few spikes in both years (Figure 2).

Annual matrices

Population growth rates (λ) varied between zones and years (Figure 4a). In the moderately dry year of 1997 (rainfall near 80% of the mean) lambda values were higher than unity in the frontal zone, while in 1998 a dry year (rainfall less than 60% of the long-term average) the harsh weather conditions lead to an important decrease in population numbers which was reflected in the reduction of (λ). By contrast, central zone showed growth rates below one in both years.

Interannual variability of elasticity values was more pronounced in frontal than in central zones. Stasis is the process that showed highest elasticity values in all cases, followed by growth or retrogression depending on zone and year (Figure 5a).

In Silvertown's et al. (1993) demographic triangle it is clear that the annual displacement of the frontal zone is due to a decrease along the fecundity and growth axes, and an increase along the stasis axis (Figure 6). The central zone shows almost no displacement, suggesting the little importance that annual variation has on the impact of demographic process on lambda values in this zone.

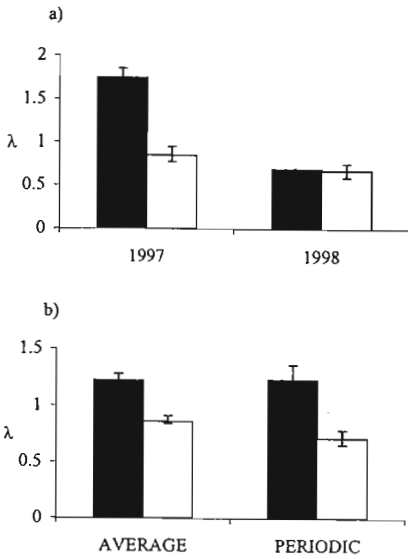


Figure 4. Finite rate of population increase (mean \pm 95% C.I.) of *Hilaria mutica* populations from contrasting zones of three vegetation arcs at the Chihuahuan Desert. (a) annual models. (b) average and periodic models. Values were calculated using bootstrapping methods.

Average and Periodic Matrices

Lambda values of both average and periodic models were influenced by zone. Frontal zone matrices yielded growth rates higher than unity in contrast to central ones, where they were lower (Figure 4b). Both periodic models gave the same values for lambda, so only 1997 \times 1998 results are shown.

Stasis was again the process that contributed most to λ changes of average models of both zones. However, the relative importance of the elasticities of each demographic process differed between zones. Elasticities of fecundity and growth are less important in central than in frontal zone, while the opposite is true for stasis (Figure 5b).

Stasis (followed by retrogression) were the processes with the highest elasticity values when analyzing periodic models. Elasticities of fecundity and growth were far lower in central zone as compared to the frontal one (Figure 5c).

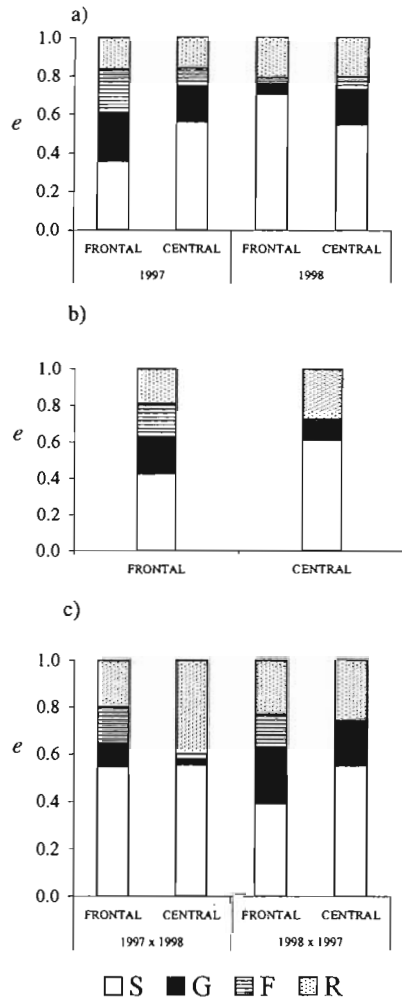


Figure 5. Average elasticity values (e) of demographic processes of *Hilaria mutica* populations from contrasting zones of three vegetation arcs at the Chihuahuan Desert obtained in two successive years. (a) Annual models. (b) Average models. (c) Periodic models. S: stasis; G: growth; F: fecundity; R: size reduction (retrogression to lower size classes). Values were calculated using bootstrapping methods (see text).

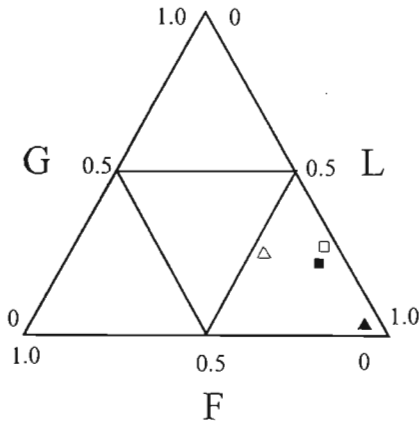


Figure 6. Silvertown et al. (1993) demographic triangle of *Hilaria mutica* populations growing in vegetation arcs from the Chihuahuan Desert. Empty symbols for 1997 data, filled symbols for 1998 data. Triangles for frontal zone, squares for central zone. Demographic processes represented in the axes: growth (G), fecundity (F) and survival (stasis plus retrogression, L).

Stochastic simulations

Stochastic simulations supported the results obtained when integrating temporal variation through average and periodic models. All models showed that environmental variation imposes contrasting demographic trends in frontal and central zones. Average growth rates obtained from stochastic simulations were higher than unity in frontal zone while in central were lower ($\lambda_{(\text{frontal})} = 1.087$ (95% CI 1.0066-1.1755); $\lambda_{(\text{central})} = 0.77$ (95% CI 0.7394-0.8020)). A more leptokurtic distribution of lambda values in the central zone suggest that it is less sensitive to environmental fluctuations than lambda values of the frontal zone. (Figure 7).

Establishment probability simulations

Lambda values increased with seedling establishment probabilities in the simulations made using the 1997 data, and this increase was more important in the frontal zone (Figure 8). In 1998 these values showed almost no variation between zones and between seedling establishment probabilities. Stasis had the highest elasticity in all cases and that of fecundity increased while that of retrogression decreased as seedling establishment probabilities increased (Fig.

9). In 1998 the elasticity of stasis decreased monotonically as seedling establishment probabilities increased (Fig. 9 c, d), while in 1997 it showed a minimum for the 0.001 seedling establishment probability (Figure 9 a, b).

Discussion

Spatial and temporal demography of Hilaria mutica

The initial size of *Hilaria* tussocks did not vary between arcs, but it varied between positions inside the arcs. Tussocks were larger and produced more spikes in the frontal than in the central zone. By contrast, only between year variation was detected in culm production probably because data variation was so great that it masked the effects of arc and position (CV = 60.01 in 1997 and CV = 70.63 in 1998).

All matrix models show the same responses: λ -values of frontal zone populations were higher than unity while those of the central ones were always lower and the distribution of λ -values obtained with stochastic simulations suggests that frontal zone populations are more sensitive to environmental fluctuations than central zone populations.

Elasticity analyses showed that the effect of different demographic processes on population growth also varied spatially: fecundity and growth elasticities at the frontal zones were larger than those from the central ones. However, stasis was the demographic process with the highest elasticity values in all situations, showing the great importance of survival in the life cycle of grasses (O'Connor 1993; Silva et al. 1991) and especially of the tussocks in the larger size classes (Moloney 1988). As was the case with other long-lived and slow-growing species (Caswell 1986; Bierzychudek 1982) seed production had lower importance than stasis in lambda values of *Hilaria* populations.

Besides spatial variability, another major source of demographic variation was annual rainfall. Apart from its effect on interannual variation in λ -values, it also affected the contribution of different demographic processes to λ . Despite the fact that stasis elasticity was always the highest, the elasticities of fecundity and growth were higher in the year with more rainfall while retrogression was higher in the dry year.

Simulations varying seedling establishment probabilities showed that its influence on λ is more impor-

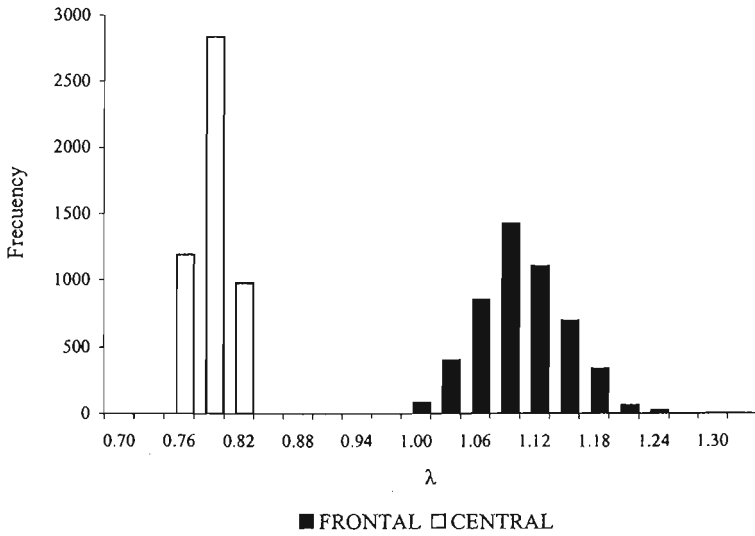


Figure 7. Distribution of the finite rate of growth (λ) of *Hilaria mutica* populations from contrasting zones of three vegetation arcs from the Chihuahuan Desert. Values were obtained through stochastic simulations. Central zone, empty bars; frontal zone, gray bars.

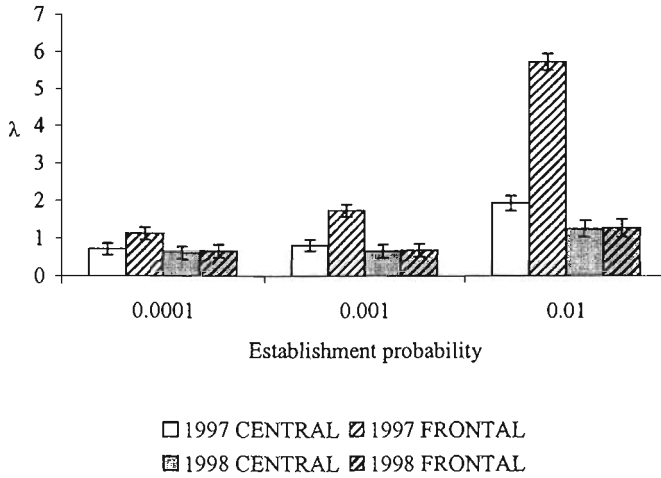


Figure 8. Finite rate of population increase (mean \pm 95% C.I.) of *Hilaria mutica* populations from contrasting zones of three vegetation arcs from the Chihuahuan Desert as a function of seedling establishment probabilities. Empty bars for 1997 central zone simulations; hatched bars for 1997 frontal zone simulations, gray bars for 1998 central zone simulations, gray hatched bars for 1998 frontal zone simulations. Values were obtained with bootstrapping methods.

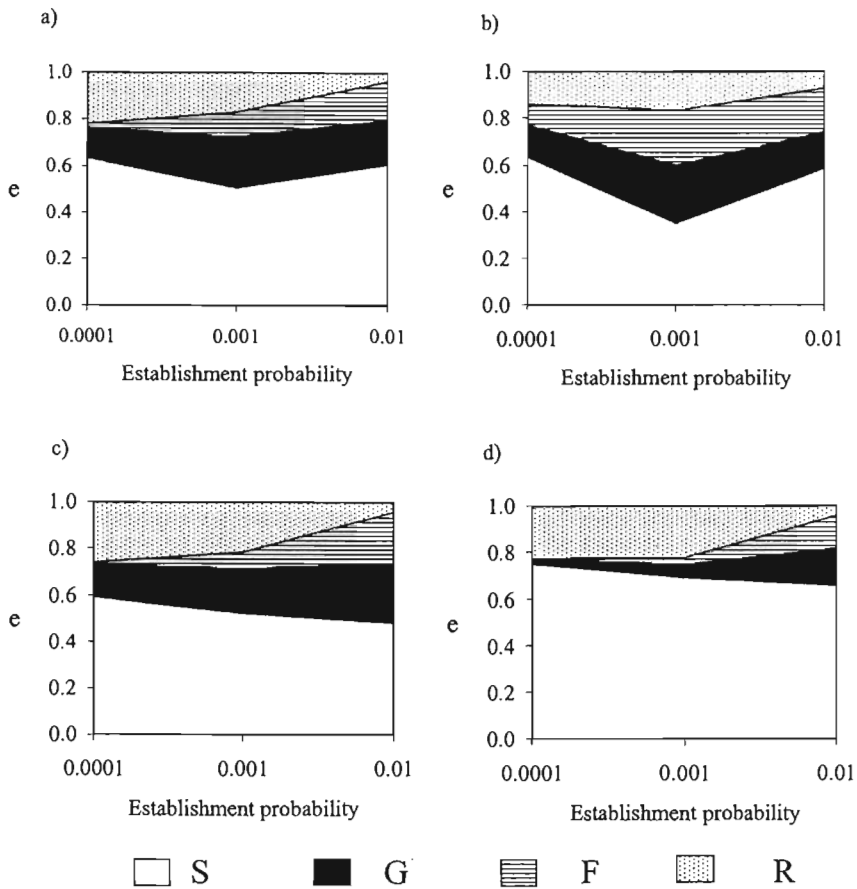


Figure 9. Elasticity values (e) of demographic processes of *Hilaria mutica* populations as a function of seedling establishment probabilities. Values were computed for the populations growing in three vegetation arcs from the Chihuahuan Desert. (a) 1997 central zone simulations. (b) 1997 frontal zone simulations. (c) 1998 central zone simulations. (d) 1998 frontal zone simulations. S: stasis; G: growth; F: fecundity; R: size reduction (retrogression to lower size classes). Values were obtained with bootstrapping methods (see text).

tant in the frontal zone in favourable years (Guardia et. al. 2000). Contrariwise, in the central zone in both years and in frontal zone in 1998 (dry year), the increase of seedling establishment probabilities had a far lower impact on λ , as was also reported for other herbaceous perennials (Nault and Gagnon 1993; Sarukhán and Gadgil 1974). This relationship between establishment probabilities, population growth

rates, climate and zone in the bands may be indicating that trade-off between fecundity and other elements of *Hilaria* life cycle may be occurring (Silvertown et. al 1993).

However, the demographic behavior of *Hilaria mutica* can not be completely understood by the separate analyses of the spatial or the temporal variation alone. In fact, it is the interaction between these two

sources of variation that determines its long-term demographic behavior. At the frontal zone, stasis and retrogression were the processes of more influence on λ -values in the annual matrices of the dry year, while in the wet year the elasticities of the phases of the life cycle related to sexual reproduction and growth increased, the influence of stasis was reduced and that of retrogression remained almost unchanged. On the contrary, on the central zones stasis was the process of more influence in λ -values, both in dry and wet years. Deserts are highly variable environments, in which survival is the demographic process of more influence in the variations of the finite population growth rate of perennial plants. Any resource surplus is devoted first to growth and later to seed production. In the case of *Hilaria*, this is true only in the frontal zones while in the central zone plants seems to be restricted to invest most of their resources to survival.

Tussock survival which is highly dependent on small-scale environmental conditions, guarantees the permanence of *Hilaria* populations in VA system, withstanding harsh weather conditions. On the other hand, seed production is mainly triggered by the large scale process of rainfall. Thus, the demography of *Hilaria* is ruled at the same time by both small-scale and large-scale processes as occurs in metapopulations (Valverde and Silvertown 1997). In this case, local or small-scale demography is not negligible for overall population trends (Floyd and Ranker 1998).

The differential responses of *Hilaria* populations to the spatial and temporal variability can be seen as part of an integrated response of a perennial herbaceous to highly unpredictable environments such as deserts (Benton and Grant 1996). The interannual variation observed in frontal zones can be taken as evidence for plasticity in life history. More information on intermediate habitats between front and center of the patches should help to understand in which measure between zones variation can be explained by life history plasticity or age structure differences. Similarly, these studies should help to understand the role of the between zones dispersion processes.

Relationship between Hilaria demography and vegetation dynamics

The mosaic distribution of soil resources and vegetation in arid lands results from abiotic and biotic processes (Noy-Meir 1985; Callaway 1995; Niering et al. 1963). These mosaics can be studied at several scales.

At the scale of the whole patch *Hilaria mutica* is one of the most conspicuous components of vegetation structure and contributes functionally to the damming of the running water and to the cycling of organic matter, promoting physical and chemical soil conditions that favor a high plant cover. But at a finer scale where different zones (frontal and central) of the patches can be discerned, different demographic dynamics, finely tuned with the successional process may be detected. Besides differences in the amount of water between the arc zones, soil organic-matter content and structure differ between frontal and central zones (Cornet et al. 1992; López-Portillo and Montaña 1999) creating further variation in water availability which is thought to drive the successional process and to be responsible for the demographic variations registered.

At the colonization zone (the frontal one) *Hilaria* produces many seeds, resembling a pioneer (and ruderal *sensu* Grime 1977) species, and live at such a low plant density that it can be argued that mortality is density-independent. Contrastingly, in the central zone the same species behaves as belonging to a later stage in the successional process: produces fewer seeds and it withstands dense clumping suggesting that density-dependent mortality may be more important and only competitive species or phenotypes (*sensu* Grime 1977) are favored. The frequency distribution of individuals into size classes indicates a more difficult transit to higher categories (*i.e.*, higher mortality and retrogression probably of density-dependent origin, Fair et al. 1999) in the crowded central zones, while suggesting that almost all individuals established in the sparse populations of the frontal zones will attain the maximum size.

The spatial and temporal variation of elasticities summarized in the Silvertown et al. (1993) triangle points in the same direction suggesting that in the central zone *H. mutica* behaves always as a competitive species, while in the frontal zone it behaves as a competitive species in the dry years but as a colonizer or ruderal during wet years. In the same direction, the below-unity λ -values obtained in stochastic simulations of central zone populations, suggests that they are remnants of populations established in frontal zones (having always above-unity λ -values) that will disappear in the long run. The small range of variation of lambda values (always lower than unity) in central zone is consistent with the idea that these zones are mature or even senescent stages in the succession process.

These results support the idea that the colonization communities are replaced by mature communities in a successional process involving a migration of the bands. The phenotypic plasticity of *Hilaria mutica* allows its successful occupation of both frontal and central habitats making it difficult to classify this species in any functional group taking into account only morphological and/or physiological traits. In this case, a complex life history has evolved that enables the species to accommodate its demography to such contrasting environments. Spatial variation in deserts as well as annual variation in rainfall are considered to be major causes for differences in demography (Kadmon 1993, Kadmon and Shmida 1990a) and may be important in order to maintain genetic variability in natural populations. The use of single species demographic models to study successional processes in this context has proved useful to understand the fine constraints of such community-level phenomena (Oostermeijer et al. 1996).

Acknowledgements

The authors thank to M. Franco, M. T. Valverde, M.C. Mandujano and J. Golubov for the revision of earlier versions or the ms and fruitful discussions, to M. Esteve, M. Ferrer, M. C. Mandujano, J. Golubov, J.A.M. Verhulst and F. Herrera for field assistance, to the staff of the Laboratorio del Desierto de the Mapiimi Biosphere Reserve for logistic support. This work was supported by CONACYT through a grant to CM and a doctoral scholarship to EV.

References

- Benton T.G. and Grant A. 1996. How to keep fit in the real world: elasticity analyses and selection pressures on life histories in a variable environment. *American Naturalist* 147: 115–139.
- Bierzzychudek P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex.. *Ecological Monographs* 52: 335–351.
- Boaler S. and Hodge C.A. 1964. Observations on vegetation arcs in the northern region, Somali Republic. *Journal of Ecology* 52: 511–544.
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306–349.
- Caswell H. 1986. Life cycle models for plants. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* 18: 171–233.
- Caswell H. 2001. *Matrix Population Models*. Construction, analysis and interpretation.. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Caswell H. and Trevisan M.C. 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* 75: 1299–1303.
- Cornet A., Montaña C., Delhoume J.P. and López-Portillo J. 1992. Water flows and the dynamics of desert vegetation stripes.. pp. 327–345. In: Hansen A.J. and Di Castri F. (eds). *Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*. Ecological Studies 92. Springer-Verlag. New York, New York, USA.
- Crowley P.H. 1992. Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 405–447.
- de Kroon A., Plaisier H.A., van Groenendael J. and Caswell H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427–1431.
- Dixon P.M. 1993. The Bootstrap and the Jackknife: Describing the Precision of Ecological Indices.. pp. 290–318. In: Scheiner S.M. and Gurevitch J. (eds). *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, USA.
- Ezcurra E. and Rodríguez V. 1986. Rainfall patterns in the Gran Desierto, Sonora, México. *Journal of Arid Environments* 10: 13–28.
- Fair J., Lauenroth W.K. and Coffin D.P. 1999. Demography of *Bouteloua gracilis* in a mixed prairie: analysis of genets and individuals. *Journal of Ecology* 87: 233–243.
- Floyd S.K. and Ranker T.A. 1998. Analysis of a transition matrix model for *Gaura neomexicana* spp. *Coloradensis* Onagraceae, reveals spatial and temporal demographic variability. *International Journal of Plant Science* 159: 853–863.
- Greig-Smith P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology* 67: 755–779.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169–1194.
- Guardia R., Raventos J. and Caswell H. 2000. Spatial growth and population dynamics of a perennial tussock grass *Achnatherum calamagrostis*. in a badland area. *Journal of Ecology* 88: 950–963.
- Horvitz C. and Schemske D. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155–192.
- Kadmon R. 1993. Population dynamic consequences of habitat heterogeneity: an experimental study. *Ecology* 74: 816–825.
- Kadmon R. and Shmida A. 1990a. Patterns and causes of spatial variation in the reproductive success of a desert annual. *Oecologia* 83: 139–144.
- Lefkovich L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1–18.
- López-Portillo J. and Montaña C. 1999. Spatial distribution of *Prosopis glandulosa* var. *torrevana* in vegetation stripes of the southern Chihuahuan desert. *Acta Oecologica* 20: 197–208.
- Mabbutt J.A. and Fanning P.C. 1987. Vegetation banding in western Australia. *Journal of Arid Environments* 12: 41–59.
- Mandujano M.C., Montaña C., Franco M., Golubov J. and Martínez A.F. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82: 344–359.
- Mauchamp A., Montaña C., Lepart J. and Rambal S. 1993. Ecotone dependent recruitment of a desert shrub, *Flourensia cernua*, in vegetation stripes. *Oikos* 68: 107–116.
- Mauchamp A., Rambal S. and Lepart J. 1994. Simulating the dynamics of a vegetation mosaic: a spatialized functional model. *Ecological Modelling* 71: 107–130.

- Moloney K. 1988. Fine-scale spatial and temporal variation in the demography of a perennial bunch grass. *Ecology* 69: 1588–1598.
- Montaña C., López-Portillo J. and Mauchamp A. 1990. The response of two woody species to the conditions created by a shifting ecotone in an arid ecosystem. *Journal of Ecology* 78: 789–798.
- Montaña C. 1992. The colonization of bare areas in two phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology* 80: 315–327.
- Niering W.A., Whittaker R.H. and Lowe C.H. 1963. The saguaro: a population in relation to environment. *Science* 142: 15–23.
- Nault A. and Gagnon D. 1993. Ramet demography of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial forest herb. *Journal of Ecology* 81: 101–119.
- Noy-Meir I. 1985. Desert ecosystems: structure and function. pp. 93–102. In: Evenari M., Noy-Meir I. and Goodall D.W. (eds), *Hot deserts and arid shrublands. Ecosystems of the world*, vol. 12A. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- O'Connor T.G. 1993. The influence of rainfall and grazing on the demography of some African savanna grasses: a matrix modeling approach. *Journal of Applied Ecology* 30: 119–132.
- Oostermeijer J.G.B., Brugman M.L., de Boer E.R. and den Nijs H.C.M. 1996. Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. *Journal of Ecology* 84: 153–166.
- Sarukhán J. and Gadgil M. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *Journal of Ecology* 62: 921–937.
- SAS Institute 1995. JMP Statistics and Graphics Guide. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA.
- Shmida A., Evenari M. and Noy-Meir I. 1985. Hot deserts ecosystems: an integrated view. pp. 379–387. In: Evenari M., Noy-Meir I. and Goodall D.W. (eds), *Hot deserts and arid shrublands*, vol. 12B. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Silva J.F., Raventos J., Caswell H. and Trevisan M.C. 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. *Journal of Ecology* 79: 345–356.
- Silvertown J., Franco M., Pisanty I. and Mendoza A. 1993. Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465–476.
- Stuefer J.F., During H.J. and de Kroon H. 1994. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology* 82: 511–518.
- Tuljapurkar S.D. 1989. An uncertain life: demography in random environments. *Theoretical Population Biology* 35: 227–294.
- Valentín C., d'Herbes J.M. and Poesen J. 1999. Soil and water components of banded vegetation patterns. *Catena* 37: 1–24.
- Valverde T. and Silvertown J. 1997. A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understorey herb. *Journal of Ecology* 85: 193–210.
- Watson I.W., Westoby M. and Holm A. 1997. Continuous and episodic components of demographic change in arid zone shrubs: models of two *Eremophila* species from Western Australia compared with published data on other species. *Journal of Ecology* 85: 833–846.
- Wiens J.A. 1985. Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semiarid ecosystems. pp. 169–193. In: Pickett S.T.A. and White P.S. (eds), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, New York, USA.
- Zar J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, USA.

Dinámica de patrones bandeados de vegetación en el Desierto Chihuahuense, un estudio con autómatas celulares

Ernesto Vega^{1,2}

Carlos Montaña².

1 Instituto Nacional de Ecología- SEMARNAT

2 Instituto de Ecología, A.C.

INTRODUCCIÓN

El estudio de patrones espaciales en ecología permite analizar las interacciones entre procesos que ocurren en escalas espaciales y temporales diferentes (Levin 1992). Los diferentes tipos de patrones de distribución espacial de poblaciones que se han descrito (el azaroso, el uniforme y el agregado) sugieren la existencia de interacciones biológicas como la competencia o la facilitación, pero también pueden ser evidencia de otros procesos. En el caso de los patrones agregados de vegetación que se presentan en desiertos se han señalado dos factores 'clásicos' responsables de su formación. El primero, se refiere a la capacidad de las plantas para modificar las propiedades ambientales en su entorno inmediato, favoreciendo o impidiendo el establecimiento de plántulas en su vecindad (Shreve 1931, McAuliffe 1984), o impidiéndolo mediante alguna forma de competencia (Fowler 1984). El segundo es la variación temporal y espacial en la disponibilidad de recursos, que depende de la escala en que se evalúe. Por ejemplo, la disponibilidad de agua a escala regional depende de los patrones de precipitación, mientras que a escala local, está regulada por las corrientes superficiales de escurrimiento (Schlesinger *et al.* 1996; Noy-Meir 1973).

Un tipo particular de patrón agregado en desiertos son los arcos de vegetación (AV). Éstos aparecen en regiones áridas con pendientes suaves (raramente mayores a 1%) y donde la lluvia es escasa y ocurre en forma de pulsos intensos (Boaler y Hodge 1964, Worral 1960, Valentin *et al.* 1999). Estos patrones espaciales consisten en densas agregaciones de plantas rodeadas de suelo desnudo que, vistos desde el aire, tienen formas bandeadas paralelas a las curvas de nivel (Montaña *et al.*, 2001, figura 1 del capítulo II). Esta orientación permite a los AV interceptar el agua de escorrentía de los eventos de lluvia. Las propiedades edáficas dentro del arco facilitan su infiltración y su posterior uso por las plantas. Este aporte extra de agua favorece la supervivencia y el reclutamiento de plantas, desarrollándose una cubierta vegetal que no podría existir si el agua de lluvia se distribuyera de forma homogénea en el paisaje

(Montaña *et al.* 1990, Mauchamp *et al.* 1993, Valentin y d'Herbès 1999, Tonway y Ludwig 2001).

Al igual que las condiciones ambientales, la composición florística varía espacialmente dentro del arco. En los AV del Desierto Chihuahuense hay especies leñosas arbóreas y arbustivas, así como herbáceas perennes y anuales (Cornet *et al.* 1992). Estas formas de vida se segregan espacialmente, formando una secuencia desde el frente hasta el centro del AV, que inicia con las herbáceas anuales y efímeras en el frente del AV, pasando por herbáceas perennes y arbustos, para concluir en el estrato arbóreo en el centro del arco. Esta secuencia tiene todas las características de un proceso sucesional (Montaña 1992, Vega y Montaña 2004). Las propiedades edáficas cambian también a lo largo de esta secuencia, principalmente en la estructura y en la capacidad de infiltración y retención de agua.

Los AV son un claro ejemplo de sistemas donde existen procesos de retroalimentación entre las plantas y su entorno. Ellos pueden verse como unidades espaciales y funcionales discretas en las que se sintetizan las interacciones de procesos que ocurren en distintas escalas espaciales y temporales.

Tomando en cuenta la dinámica de la vegetación, hay dos hipótesis principales acerca de la formación de los AV (Greig-Smith 1979, Dunkerley y Brown 1995). La primera propone que estos surgen de la degradación de una cubierta vegetal original uniforme que se fragmenta paulatinamente debido a una disminución en la precipitación (Greig-Smith 1979). La segunda sugiere que los AV surgen de la colonización de suelo desnudo por plantas pioneras. En este último escenario, con cada planta que se establece se alteran las propiedades edáficas (principalmente las vinculadas con la infiltración del agua) en una pequeña vecindad, facilitando subsecuentes eventos de colonización por plantas no pioneras. Este proceso de retroalimentación continúa hasta la formación del AV.

En ambas hipótesis, el desarrollo de los patrones bandeados depende fuertemente de la capacidad de las plantas para detectar y aprovechar pequeñas variaciones locales en la disponibilidad de agua causadas principalmente por la microtopografía. Las habilidades de las plantas para explorar y colonizar los parches con abundancia de recursos en el entorno inmediato (*e.g.* a través de un banco de semillas o propagación clonal) deben afectar de forma directa la estabilidad y la rapidez de formación de los AV. El estrato de hierbas interviene tanto en la intercepción e infiltración del agua de escorrentía, como en la modificación de las condiciones edáficas (p.ej. contenido de materia orgánica y estructura) en su entorno inmediato (Cornet *et al.* 1992).

El funcionamiento de los AV puede depender también de las interacciones biológicas entre las plantas. En arcos con un estrato herbáceo denso, existe la posibilidad de que la capacidad de colonización del espacio abierto se vea alterada por efectos dependientes de la densidad (Cain *et al.* 1995). Asimismo, tampoco se ha estudiado la relación entre la abundancia y disponibilidad de agua (régimen de lluvias) y la capacidad de propagación de plantas clonales. Esta relación es especialmente importante para la hipótesis de formación de AV que vincula la propagación clonal de las plantas con los regímenes de lluvia, ya que en ambientes tan restrictivos como los desérticos, el incremento de biomasa depende de los poco frecuentes periodos en los que hay agua en abundancia. Finalmente, el establecimiento y propagación originados por procesos de facilitación pueden ser relevantes para mantener e incrementar la cubierta vegetal del AV.

El papel de las interacciones entre plantas con formas de vida contrastantes en la formación de los AV no se ha documentado plenamente. En el caso de los AV del Desierto Chihuahuense, se ha visto que los sistemas radiculares de dos de sus especies principales, el pasto *Pleuraphis mutica* (antes *Hilaria mutica*) y la leñosa *Prosopis glandulosa* var. *torreyana*, no se traslapan, por lo que la segregación espacial debido a competencia por el agua del suelo entre plantas adultas es poco probable (Briones *et al.* 1996, Brown y Archer 1990). En este contexto, tampoco se

ha evaluado si existe competencia interespecífica debida a las distintas capacidades de cada especie para interceptar agua. Sin embargo, el establecimiento de plántulas de arbustos se puede dificultar por la presencia de macollos de pastos circundantes (Bush y van Auken 1990). Esta interacción local puede alterar las abundancias relativas y los patrones de disposición espacial de las especies, con la consecuente modificación de los flujos de agua en el interior del arco.

El disturbio es un factor capaz de influir en la dinámica de poblaciones y comunidades (Pickett y White 1985, Coffin y Lauenroth 1988, Pickett *et al.* 1989). El pastoreo es un tipo de disturbio muy difundido en las zonas áridas (Brown y Archer 1987) que puede ocurrir de modo sostenido en una región (pastoreo intensivo) o por eventos muy localizados en el espacio y el tiempo (como en el caso de la rotación de terrenos de pastoreo). El efecto de este factor en la dinámica de los AV dependerá de la parte del sistema que sea afectada y del tipo de pastoreo. Por ejemplo, si el disturbio incide exclusivamente en la cubierta vegetal, entonces existe la posibilidad de que el sistema recupere sus niveles originales de biomasa, ya que el ambiente no se ha modificado (en términos generales). En cambio, si el disturbio afecta al suelo, por ejemplo, alterando su estructura debido al pisoteo (Prose *et al.* 1987), entonces las propiedades de escorrentía se modificarían de modo prácticamente irreversible. También es muy importante la periodicidad de ocurrencia del disturbio. Un régimen de disturbio constante y de baja intensidad modifica las comunidades de modo distinto que un régimen intenso y de muy poca duración (Brown y Archer 1989). Por otra parte, el pastoreo, gracias a la ingesta de semillas y su escarificación por masticación (Van Auken 2000), también puede facilitar el establecimiento de especies arbustivas como el mezquite (Brown y Archer 1987) y en consecuencia, modificar drásticamente los sistemas de los AV.

Dentro de los AV coexisten dinámicas antagónicas. El establecimiento de las plántulas de mezquite es inhibido por las gramíneas y estimulado por el pastoreo que, a su vez, inhibe el crecimiento del estrato herbáceo. Sin embargo, hasta el momento no se ha evaluado la

importancia relativa de estos procesos en la formación y permanencia de las estructuras de AV.

La formación de patrones espaciales y temporales similares, que son resultado de la interacción de procesos con dinámicas tanto antagónicas como cooperativas, es una propiedad que comparten diversos sistemas biológicos. Esta propiedad, conocida como autoorganización, tiene tres cualidades principales: a) depende más de la forma en que interactúan los componentes de los sistemas que de sus características individuales; b) es emergente, lo que significa que los patrones globales no están “codificados” explícitamente en el sistema, sino que aparecen como consecuencia de reglas de interacción locales internas; c) estos patrones pueden incrementar la permanencia de las poblaciones que los componen (Bascompte y Solé, 1995).

REVISIÓN DE MODELOS Y ESTRATEGIAS DE MODELACIÓN DE ARCOS DE VEGETACIÓN

Algunos aspectos de la dinámica y la formación de los AV se han estudiado con modelos matemáticos que consideran de manera explícita la variación espacial del ambiente y las dinámicas poblacionales. Existen tres tipos principales de modelos que se identifican por los fundamentos matemáticos sobre los que se construyen. Los modelos continuos, expresados en términos de ecuaciones diferenciales parciales, han explorado tanto el efecto de la dinámica hídrica en la formación del arco (Klausmeier 1999), como las interacciones entre factores bióticos y ambientales (Hillerislambers *et al.* 2001). Los modelos discretos en su mayoría están inspirados en el sistema de autómatas celulares (Wolfram 1984) y han simulado las interacciones biológicas entre las especies de los AV (Thiery *et al.* 1995), o el efecto de la herbivoría y la variación climática (Dunkerley 1997a, 1997b). El tercer grupo es el de los modelos de compartimentos, que se han aplicado poco en estos sistemas (Mauchamp *et al.* 1994).

Los modelos continuos

Los modelos matemáticos que se expresan en términos de ecuaciones diferenciales parciales no lineales, son deducidos a partir de leyes físico-químicas que (se supone) subyacen a la emergencia de patrones, en particular a la formación de los AV. Una de éstas (de carácter universal) es la ley de conservación de la materia que, expresada en el contexto presente, establece la relación entre la velocidad instantánea con la que cambia la concentración de una sustancia y el flujo \mathcal{J} de ésta por el espacio en el que se difunde. A su vez, dependiendo de la forma matemática específica de \mathcal{J} se da origen a diferentes ecuaciones de difusión. La Ley de Fick establece la más simple e indica que el flujo \mathcal{J} es proporcional al gradiente de la concentración y, en ese caso, se tiene la más parsimoniosa de las ecuaciones de difusión (suponiendo que el proceso difusivo se efectúa en un espacio de dimensión 2, representado por el sistema de coordenadas (x,y)), a saber:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right) \quad (1)$$

donde $D > 0$ es la difusividad de la sustancia cuya concentración es u . Si además del proceso difusivo, ocurre que factores como arrastre (advección) en cierta dirección dada por un vector de velocidad (v_1, v_2) , determinan el movimiento de la sustancia, entonces habrá que agregar otro término a la ecuación (1), quedando como:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right) + v_1 \frac{\partial u}{\partial x} + v_2 \frac{\partial u}{\partial y} \quad (2)$$

Si además de los procesos difusivo y advectivo, ocurre que la sustancia en cuestión reacciona (interacciona) químicamente con otras, hay leyes cinéticas (por ejemplo la ley de acción de masas) que cuantifican la dinámica de la interacción.

Invariablemente ésta depende de la concentración de los reactivos participantes. El modelo resultante será un sistema de reacción-difusión-advección (Okubo 1980).

El origen de este enfoque para la descripción de la emergencia de patrones en los más variados sistemas, se encuentra en un trabajo clásico del matemático inglés Alan Mathison Turing, publicado en 1952. Turing predijo la emergencia de patrones en un sistema de reacción-difusión con dos reactivos a partir de la perturbación de un estado estacionario y homogéneo. Si bien los métodos de análisis numérico se emplean con cualquier ecuación diferencial, el carácter no lineal de estos modelos vuelve a aquellos fundamentales en su estudio.

La extensión y adaptación de estas ecuaciones para explicar la formación de patrones bandeados de vegetación es reciente. El crecimiento de una población de plantas, iniciado por la redistribución en el espacio del contenido de agua en el suelo, es un proceso cuyas características lo hacen adecuado para ser representado con este tipo de modelos. Las variables más representativas de estos sistemas son la biomasa de plantas y el contenido de agua en el suelo, por lo que la representación numérica de sus dinámicas conforman la base de estos modelos.

El efecto de estos factores es variado. Por ejemplo, al modificar el régimen de lluvia se influye en el contenido y distribución espacial de agua en el suelo, por lo que el establecimiento de plantas no es uniforme en el área simulada; en consecuencia, se pueden desarrollar diversos tipos de patrones manchados (Meron *et al.* 2004). En este modelo no se muestran patrones bandeados, porque no se incluyen flujos laminares, como en otra versión similar (von Hardenberg *et al.* 2001). También es posible recrear patrones bandeados con un par de ecuaciones acopladas que representan a dichas variables y en las que se incluyen parámetros que controlan el ingreso y velocidad de flujo del agua, además de la mortalidad de las plantas (Klausmeier 1999). Un resultado interesante de esta propuesta es que la formación de los patrones bandeados ocurre sólo cuando dichos parámetros sobrepasan ciertos valores umbrales.

La inclusión de más características de los AV permite el desarrollo de modelos con mayor realismo. Por ejemplo, la dinámica del agua puede representarse de modo más preciso si se separan los comportamientos del agua superficial y del suelo. Por otra parte, la cobertura de la vegetación puede ser afectada por la herbivoría. En consecuencia, el modelo resultante consiste en un sistema de tres ecuaciones. Las simulaciones con un modelo con estas características (Hillerislambers *et al.* 2001) indican que la pendiente del suelo no tiene un papel tan relevante en la formación de los arcos, como pudiera pensarse en un inicio. Conjuntamente, la herbivoría puede modificar la forma de los patrones, de bandeados a parches irregulares. Versiones más modernas de esta propuesta exploran el efecto de los flujos laterales de agua en la superficie y distintas cantidades de aporte de agua (Rietkerk *et al.* 2002). Este modelo reproduce diversos patrones de vegetación al modificar sus parámetros y también muestra la importancia de los valores umbrales en la formación de los arcos. Además, se pueden incluir factores tanto físicos (pendiente y tasas de evaporación) como biológicos (competencia interespecífica y herbivoría). En general, dichos modelos muestran que la formación de los patrones bandeados depende en gran medida de la existencia de valores umbrales en las tasas de flujo de agua y de la heterogeneidad del relieve (von Hardenberg *et al.* 2001).

A pesar de los resultados obtenidos con con estos modelos, existen algunas características de los AV que no se han estudiado. Por ejemplo, la variación en la disponibilidad de agua en las zonas áridas es una característica de gran relevancia en estos ambientes. Se han documentado muchos casos que muestran cómo la dinámica de muchos procesos biológicos se ha “sincronizado” con los periodos de abundancia y escasez de agua. Sin embargo, no se ha estudiado el efecto que tienen los regímenes de precipitación pluvial en la formación de los patrones bandeados. Los ejercicios de modelación revisados simulan un aporte de agua constante, que es una suposición con poco fundamento empírico (Hillerislambers *et al.* 2001; Klausmeier 1999; Meron *et al.* 2004). Otro supuesto en el que se basan los modelos es que la capacidad de colonización de una planta no depende ni del número ni del tipo de

vecinos (ninguno de los trabajos revisados considera estos aspectos). Sin embargo, la tasa de propagación puede variar si existen interacciones intra e interespecíficas, ya sea inhibitorias o de facilitación. Estos procesos, que ocurren en vecindades locales, quizás influyan en la dinámica global de los patrones bandeados.

Finalmente, estas propuestas tampoco han explorado de manera explícita en un mismo modelo la importancia relativa de la variación ambiental, de las estrategias de colonización de las plantas y las interacciones interespecíficas en la formación de patrones bandeados.

Los modelos discretos

Los autómatas celulares (AC de aquí en adelante) son sistemas dinámicos discretos compuestos por: a) variables de estado que adquieren valores discretos y finitos; y b) una regla de evolución, que controla el cambio temporal y espacial de los valores de las variables de estado (Wolfram 1984). El espacio explícito se representa con conjuntos de celdas que, en función del número de dimensiones en las que se desarrolla el fenómeno que se desea modelar, se organizan en forma de líneas, planos, volúmenes o hipervolúmenes. Cada celda contiene un valor de la variable de estado del sistema.

A diferencia de los modelos continuos, la dinámica de estos sistemas ocurre en unidades discretas de tiempo. La actualización del tiempo (t) al tiempo ($t+1$) de cada celda individual depende del valor de ella y de su vecindad, que puede variar de forma y tamaño. El efecto del espacio explícito en la dinámica de estos sistemas se representa con una “función de vecindad”, que evalúa la condición de la vecindad de una celda y determina el valor que esta adquirirá en el tiempo siguiente. En la función de vecindad se incorporan todos los procesos de interés que varíen en el espacio.

Una gran ventaja de estos modelos es que su implementación numérica resulta más sencilla que la de los modelos continuos, principalmente en las representaciones del

espacio explícito y del efecto de las vecindades de regiones locales en la dinámica global del sistema. Además poseen una gran versatilidad, ya que se pueden representar procesos tanto fisicoquímicos como biológicos. Sin embargo, al discretizar inadecuadamente el espacio, los cambios en el tiempo y las variables de estado, estos sistemas pueden simplificar “en exceso” los fenómenos estudiados.

Las propuestas publicadas hasta ahora se han avocado principalmente a demostrar que la formación de los patrones bandeados pueden formarse por dos procesos, los flujos hídricos superficiales locales y sus alteraciones causadas por el efecto local de las plantas (Dunkerley 1997a, Thiéry *et al.* 1995). El análisis de los efectos de la variación en el aporte de agua y del forraje sugieren que estos patrones de vegetación son muy resistentes a las fluctuaciones de estos factores (Dunkerley 1997a, 1997b).

Al igual que los modelos continuos, los modelos discretos tampoco han explorado el efecto de la capacidad de propagación en el desarrollo de los arcos, como tampoco han evaluado el efecto que tienen las interacciones entre plantas con diferentes formas de vida. Asimismo, tampoco se han representado adecuadamente ni la variación de los regímenes de lluvia ni su efecto en estos patrones de vegetación.

Los modelos de compartimientos

El único modelo de este tipo que se pudo hallar en la literatura simula la dinámica de los AV con dos compartimientos principales: el de la dinámica del agua y el de la vegetación. En el primero de ellos se simula el flujo de agua en distintas secciones del arco y en distintas profundidades, con un conjunto de ecuaciones que las conectan y que representan el efecto de la evapotranspiración, del escurrimiento superficial y de la filtración. El crecimiento de las plantas depende de la abundancia y disponibilidad del agua y es capaz de afectar algunos aspectos de la dinámica del primer compartimiento (Mauchamp *et al.* 1994).

CONSTRUCCIÓN DEL MODELO

En este trabajo se usa el enfoque de AC para explorar los efectos de la variación del ambiente y de algunos atributos biológicos de dos especies interactuantes con formas de vida contrastantes (arbusto y gramínea) en la formación de los AV. La variación ambiental se simuló con tres regímenes de lluvia (alto, normal y bajo). Las interacciones entre gramíneas y arbustos incluyeron tanto efectos de facilitación como antagonicos. Esto incluyó la consideración de dos capacidades de colonización del vecindario (alta y media) por parte de los pastos. Además, se incluyó en el modelo un régimen de disturbio (similar al pastoreo) en el que se varió su tipo (reversible o irreversible) y periodicidad (crónico y de pulso). El código del modelo fue escrito en el lenguaje de programación Pascal (Anexo I).

El modelo consiste en cuatro redes cuadradas de 60 celdas por lado, que se disponen por pares de modo que coincidan columnas y renglones de ambas redes. Los flujos de agua se simulan en las redes A y AA, mientras que los procesos de crecimiento de la vegetación se representan en las redes B y BB. En cada red se hizo colindar el borde superior con el inferior y el lado derecho con el izquierdo. De este modo, la dinámica sobre el cuadrado simula la de una superficie continua. Los valores de las celdas de A influyen los estados de la celdas de B y viceversa, mediante las funciones que representan los procesos arriba mencionados. A partir de las condiciones de A y B en el tiempo (t) se calculan las condiciones de agua y vegetación para el tiempo ($t+1$), que se representan en AA y BB.

Régimen de lluvia

La aparición de los flujos laminares depende fuertemente del régimen de lluvias. Sin embargo, diversos trabajos de modelación han considerado al aporte de agua de las zonas desérticas como si fuera constante, cuando en realidad es muy variable (Cornet 1988). Para representar el ingreso de agua al sistema se incluyeron en el modelo datos de precipitación (1957-1997) de la Reserva de la Biosfera de Mapimí (Desierto Chihuahuense, México), en donde se ha reportado la existencia de patrones bandeados (Montaña 1992). La media anual de los eventos de lluvia es de 238.89

mm con un coeficiente de variación de 0.36. La lluvia se distribuye en eventos de diferentes magnitudes, siendo el más frecuente el de 50 mm, que tiene una probabilidad de ocurrencia de 0.62 (Cornet 1988). Para simular patrones de lluvia anual se calcularon las probabilidades de ocurrencia de eventos de lluvia desde 50 hasta 600 mm (en incrementos de 10 mm) usando una distribución Gamma.

Una vez que se ha obtenido la función que relaciona la intensidad de un evento de lluvia con su probabilidad de ocurrencia, es posible construir series de eventos de lluvia mediante la técnica conocida como simulaciones Montecarlo. Para calcular la cantidad de lluvia en un año determinado, se elige al azar un número entre 0 y 1 proveniente de una distribución uniforme. Este número se consideró como una probabilidad acumulada (p) del evento de lluvia que tiene asociado, en la función Gamma, un único valor de intensidad de lluvia. Si se proyecta el valor de la probabilidad acumulada (p), en la preimagen de esta misma función, se obtiene la intensidad del evento de lluvia. Se simularon tres condiciones climáticas: 0.5, 1 y 2 veces la cantidad de lluvia calculada. De este modo sólo se modifica la “altura” de la curva. No se consideró variar la frecuencia ya que eso implicaría simular regímenes de lluvia que no corresponden a una zona árida.

La dinámica observada en cada iteración del modelo es la respuesta a la variación intraanual en el aporte de lluvia. Si se considera que en Mapimí ocurren en promedio 40 días con lluvia en un año (Cornet 1988) y que en cada corrida del modelo se simuló una secuencia de 500 de eventos de lluvia, entonces cada corrida representa aproximadamente 12 años.

Flujos hídricos

El escurrimiento laminar superficial del agua de lluvia es considerado como un factor fundamental para el desarrollo de los patrones bandeados, por lo que se le incluye en la modelación de estos sistemas. El flujo de agua de una celda a otra depende de la cantidad de agua en cada una y de la diferencia de contenido entre ambas (es decir,

del gradiente). Si el suelo tiene poca agua o no hay una diferencia en sentido de la celda receptora, no habrá redistribución de agua en el suelo.

El contenido de agua en cualquier celda a_{ij} (en la red A) depende del balance entre el agua de entrada y de salida. El agua que entra se calcula en una vecindad formada por las tres celdas inmediatas superiores adyacentes ($a_{i-1,j-1}$, $a_{i-1,j}$, $a_{i-1,j+1}$). Por su parte, el agua que sale se evalúa en su vecindad correspondiente, conformada por las celdas inmediatas inferiores adyacentes ($a_{i+1,j-1}$, $a_{i+1,j}$, $a_{i+1,j+1}$). El contenido de agua (evaluado en mm) de la celda a_{ij} en el tiempo $(t+1)$ se representa como $w_{ij}^{(t+1)}$ y se calcula haciendo uso de una ley de conservación de masa, según la cual (si no se produce) el agua en la celda es el resultado de la resta del agua que entra menos la que sale, es decir:

$$w_{ij}^{(t+1)} = w_{ij}^{(t)} + e_{ij}^{(t)} - s_{ij}^{(t)} \quad (3)$$

donde e y s son, respectivamente, las cantidades promedio de agua en las vecindades de entrada y salida de la celda a_{ij} .

Las capacidades de retención de agua del suelo aumentan si existe cobertura vegetal (Delhoume 1992). El flujo de agua desde una celda sin vegetación puede ocurrir si su contenido de agua es mayor a 10 mm. La presencia de una planta herbácea en una celda proveedora facilita la infiltración del agua en el suelo e incrementa su capacidad de retención, por lo que esa celda cederá agua sólo después que haya almacenado más de 40 mm (Delhoume 1992). Por simplicidad se supondrá que la presencia de un arbusto en la celda no modifica los valores de flujo de agua entre celdas, ya que la cobertura basal del tronco del arbusto es pequeña e influye muy poco en la interrupción de los flujos superficiales de agua. Sin embargo, podría hacerlo en presencia de pisoteo de ganado.

La evaporación en una celda libre de plantas es del 100 %. Si la celda tiene vegetación, se evaporará el excedente de agua de la que sea necesaria para mantener a la planta (ver sección de cobertura vegetal, tasas de crecimiento y pastoreo).

Procesos de colonización, tasas de crecimiento e interacciones interespecíficas

Para explorar el efecto de los factores ambientales y biológicos en la dinámica del modelo se usaron dos coberturas iniciales para arbustos y herbáceas (5 y 20%, respectivamente), que corresponden aproximadamente a las coberturas naturales encontradas en un sistema de arcos de vegetación de la Reserva de la Biosfera de Mapimí (Montaña 1992). En todos los casos la distribución espacial inicial de las celdas vegetadas fue aleatoria, para detectar claramente la aparición de cualquier patrón espacial.

La colonización del espacio abierto por plantas, regulada por los flujos laminares y el régimen de lluvias, es un proceso que también se ha considerado fundamental en la dinámica de estos patrones de vegetación y que siempre se incorpora en los modelos. En cambio, otros procesos biológicos potencialmente relevantes, han sido menos estudiados. Particularmente, ha recibido poca atención la capacidad de la planta para colonizar su vecindad y su dependencia tanto del grado de ocupación de ésta como de la interferencia que ocasionan otras especies.

El estado de la celda ij de B en el tiempo (t), idealmente medido en años, se representará mediante b'_{ij} . La condición de la vegetación de cada celda b_{ij} está representada por una variable de estado que puede tomar cualquiera de siete estados categóricos, a los que se les asoció un valor numérico mediante el siguiente criterio: celda desprovista de vegetación (0), celda ocupada por una planta herbácea pequeña (1), celda ocupada por una planta herbácea mediana (2), celda ocupada por una planta herbácea grande (3), celda ocupada por un arbusto pequeño (4), celda ocupada por un

arbusto mediano (5) y celda ocupada por un arbusto grande (6). La vecindad de $b_y^{(t)}$ consiste en los 8 vecinos que la rodean y se representa como $v_y^{(t)}$.

Colonización por gramíneas

La colonización de una celda vacía por una gramínea se modeló como dependiente de cuatro factores: contenido de agua de la celda, potencial de colonización, densidad y tamaño de plantas en la vecindad. La colonización de una vecindad ocurre sólo por contagio y mediante reglas de ocupación determinísticas.

Contenido de agua. Si el contenido de agua en la celda es menor que un valor umbral de 350 mm (que corresponde a un año bueno con una probabilidad anual de ocurrencia de 0.151), la celda no podrá ser ocupada.

Potencial de colonización a través de la propagación. La ocupación de una celda $b_{i,j}$ que está vacía en el tiempo (t), sea colonizada en el tiempo ($t+1$) por pasto mediante propagación vegetativa, depende del número de celdas vecinas ocupadas por el pasto en el tiempo (t) y de la capacidad de colonización de este. El establecimiento de plántulas derivadas de semillas sólo puede realizarse en celdas ocupadas previamente por plantas (o en las celdas vecinas a ellas) porque son las únicas que retienen agua después de las lluvias. Funcionalmente, entonces, en este sistema el establecimiento de plántulas derivadas de semillas y el de propágulos vegetativos son indistinguibles espacialmente y, por lo tanto únicamente se reportan resultados de simulaciones que utilizan propagación vegetativa, después de que las simulaciones preliminares mostraron el comportamiento espacialmente similar de ambos tipos de colonización de celdas vacías. Los potenciales de colonización varían con el número de celdas que deben estar ocupadas para permitir la colonización de una celda vacía. Se usaron dos potenciales de colonización (alto H, y moderado M). Una gramínea con un potencial de colonización alto (H) ocupará una celda vacía $b_{i,j}$ en el tiempo ($t+1$) si dos o más celdas de su vecindad inmediata están ocupadas previamente (en el tiempo t) con gramíneas. En cambio, si la gramínea tiene una capacidad de colonización moderada (M) colonizará una celda vacía en el tiempo ($t+1$) si previamente ocupa en el tiempo (t) al menos cuatro celdas vecinas alrededor de la celda vacía $b_{i,j}$.

Tamaño de la planta y potencial de colonización. El potencial de colonización varía también con el tamaño de la planta: una planta herbácea grande (estado 3) funciona como se indicó en la sección precedente; una planta herbácea mediana (estado 2) funciona a la mitad de la capacidad de colonización de una grande; finalmente, una planta herbácea chica (estado 1) no tiene capacidad de colonización.

Tasas de crecimiento de gramíneas. Una vez establecida, la planta herbácea puede crecer en cada iteración si el contenido de agua de la celda sobrepasa: a) dos veces el umbral de establecimiento para pasar del estado 1 al 2; y b) tres veces el umbral de establecimiento para pasar del estado 2 al 3. Si el contenido de agua de la celda es menor a cualquiera de los umbrales de crecimiento de las categorías de tamaño, la planta adquirirá el tamaño inmediato inferior en el tiempo siguiente. Si el contenido de agua de la celda es menor al umbral de permanencia (350 mm), la planta morirá en la siguiente iteración.

En términos generales, el proceso de colonización en $(t+1)$ de una celda vacía $b_{ij}^{(t)}$ es el siguiente. Se evalúa el número y tipo de vecinos presentes en la vecindad y se determina el contenido de agua de la celda $a_{i,j}^{(t)}$. Luego se revisan todas las restricciones mencionadas en esta sección para decidir si la celda se ocupará o no.

Colonización por arbustos

La colonización de celdas por arbustos está regulada por cuatro factores: contenido de agua en la celda, régimen de lluvias, competencia con gramíneas y eficiencia de la dispersión debida a pastoreo. A diferencia de la gramínea, la ocupación del espacio por el arbusto depende de reglas tanto probabilísticas como deterministas y no ocurre por contagio de la vecindad.

Contenido de agua. Si el contenido de agua de la celda es menor que el valor umbral de 350 mm la celda no podrá ocuparse.

Régimen de lluvia. Si el evento de lluvia es bajo (precipitación < 200 mm) no hay ocupación de celdas; si es medio ($200 \text{ mm} < \text{precipitación} < 350 \text{ mm}$) se podrán ocupar hasta el 0.5% de las celdas cuyo contenido de agua sea al menos igual al

umbral de establecimiento; si el evento es alto (precipitación > 350 mm) se podrán ocupar como máximo el 1% de las celdas que tengan agua suficiente (debido a la mayor producción de semillas y su mayor movilidad en los flujos de agua superficiales laminares).

Competencia con gramíneas. El tercer factor que influye es el efecto inhibitor del pasto, que se representó como un proceso a la vez probabilístico y dependiente de la biomasa de pasto en la vecindad de la celda. Si el tamaño máximo de un macollo de pasto es de 3, la biomasa máxima posible en cualquier vecindad de 8 celdas es 24. El efecto inhibitor de la vecindad ef_{ij} de la celda b_{ij} se obtiene dividiendo la biomasa total de la vecindad sobre la biomasa máxima posible en ella. El resultado de esta operación es un valor acotado entre 0 y la unidad. La ocupación de una celda dependerá de la elección aleatoria de un número z y su comparación con ef_{ij} . Si z es mayor al efecto inhibitor de la vecindad, la celda estará en condiciones de ser ocupada por un arbusto al comienzo de la siguiente iteración. La ocupación se realizará si todavía hay celdas disponibles para ser ocupadas por arbustos, conforme a las restricciones estipuladas en la sección anterior, la de régimen de lluvia.

Eficiencia de la dispersión por pastoreo. Un efecto secundario del pastoreo es el aumento de la tasa de dispersión del mezquite. Este proceso se representó con un factor de eficiencia de la dispersión ed . Si el valor de ed es la unidad, entonces las tasas de ocupación del mezquite alcanzan los máximos explicados en la sección de régimen de lluvia; si es de 0.5, entonces las tasas de ocupación serán del 50% del máximo posible. Se exploraron las siguientes eficiencias de dispersión de acuerdo a la movilidad de semillas dependiente de la lluvia (sección de régimen de lluvias): 0, 20, 40, 80 y 100 %.

Crecimiento de arbustos. El umbral para el establecimiento de un arbusto también es igual al del pasto y las reglas de incremento de biomasa del arbusto también dependen del contenido de agua de la celda que ocupan. Un arbusto de tamaño 1 crecerá al tamaño 2 si el agua de la celda es al menos tres veces el umbral de establecimiento; un arbusto de tamaño 2 pasará al tamaño 3 cuando el agua de la celda sea cinco veces el umbral de establecimiento. Si la precipitación es menor a

150 mm un arbusto de tamaño 1 muere, mientras que los arbustos de tamaño 2 y 3 disminuirán su tamaño a la categoría inferior por los efectos de la sequía. Los umbrales de crecimiento son mayores debido a que se trata de plantas más grandes. En cambio, el umbral de supervivencia es menor pues se considera que el arbusto es freatófito, por lo que no depende por completo de la lluvia para sobrevivir.

El proceso de colonización por mezquite empieza por determinar si ha caído suficiente lluvia como para que ocurra la colonización. En caso afirmativo se determina número de celdas viables para ser ocupadas, a partir de los porcentajes de colonización dependientes de la cantidad de lluvia. Posteriormente se eligen al azar celdas vacías en las que se evalúa el contenido de agua y en sus vecindades, el efecto de la interferencia por gramíneas. A continuación se revisa el resto de las condicionantes para decidir si la celda se ocupa por un mezquite.

Simulaciones de regímenes de disturbio

El pastoreo es un tipo de disturbio que ocurre en gran parte de los ambientes naturales y al que las zonas áridas son particularmente sensibles (Van Auken 2000) . Por ello se estudió el efecto que tiene el pastoreo en la formación de estos patrones espaciales. Se exploraron tres aspectos de este factor: la intensidad, la frecuencia y el grado de irreversibilidad. Primeramente el modelo se iteró 250 veces para generar patrones bandeados sobre los que se aplicó cada combinación de factores. Se exploraron las siguientes cuatro intensidades de disturbio: eliminación del 1, 10, 20 y 40% del total de celdas ocupadas por pasto, elegidas al azar.

Dependiendo de su frecuencia de aparición, las perturbaciones se clasificaron como crónicas o de pulso. Las primeras ocurrieron constantemente durante las 250 iteraciones siguientes una vez que ya aparecieron los patrones bandeados; las segundas ocurren una sola vez después de las primeras 250 iteraciones.

Las perturbaciones reversibles únicamente eliminan la cobertura vegetal, dejando intactas las propiedades hidráulicas del suelo. En cambio, el disturbio irreversible (como el que causa el pisoteo) modifica las propiedades de escorrentía del suelo mediante el aumento de los umbrales de filtración; si una celda ha sido perturbada no puede recuperar sus capacidades originales de retención de agua. Consecuentemente, este disturbio se “acumula” en el sistema. Se usó una intensidad de disturbio irreversible acumulado de 0.01% de la intensidad del disturbio reversible.

Cobertura inicial de gramíneas y formación de arcos de vegetación

Con el fin de evaluar si la cobertura vegetal inicial influye en la formación de los patrones bandeados, se hicieron simulaciones con las siguientes coberturas iniciales de gramíneas (considerando un régimen de lluvia normal y una capacidad de colonización alta, sin considerar los demás factores): 1, 5, 10, 15, 20, 40, 60, 80 y 100%.

Regla de evolución del autómata celular

La integración de todas las consideraciones descritas previamente, da como resultado la regla general de evolución de este autómata celular:

$$b_{ij}^{(t+1)} = f \left(b_{ij}^{(t)}, w_{ij}^{(t)}, v_{ij}^{(t)}, ef_{ij}^{(t)}, g \right) \quad (4)$$

donde $b_{ij}^{(t+1)}$ es función del contenido de agua $w_{ij}^{(t)}$, la agregación de plantas en la vecindad $v_{ij}^{(t)}$ y el efecto de la competencia interespecífica $ef_{ij}^{(t)}$, que se evalúan en las vecindades correspondientes de la celda $c_{ij}^{(t)}$, en el tiempo anterior. En cambio, el régimen de disturbio (g) no depende de las características de la vecindad de la celda.

La dinámica general del autómata es la siguiente:

- 1) Se generan las condiciones iniciales de contenido de agua y cobertura vegetal en las redes A y B;
- 2) Se calcula la redistribución del agua de (t) a $(t+1)$, tomando en cuenta la cobertura en A y las reglas de flujo superficial de agua; las nuevas condiciones de agua en el sistema se representan en AA;
- 3) Se calculan los cambios de cobertura vegetal de (t) a $(t+1)$, como funciones del contenido de agua en AA y de las reglas de crecimiento de gramíneas y arbustos (según el caso); la nueva cobertura vegetal se representa en BB;
- 4) Se “evapora” toda el agua excedente en AA;
- 5) Se “actualiza” el sistema, es decir, los valores de AA se transfieren hacia A, mientras que los de BB pasan a B;
- 6) Se simula un evento de lluvia en A;
- 7) Se simulan los eventos de disturbio en A y B;
- 8) Se regresa a 2) para iniciar otro ciclo.

Las etapas 2), 3), 6) y 7) pueden adquirir formas más específicas, en función de los procesos que se deseen simular.

RESULTADOS DE LAS SIMULACIONES NUMÉRICAS

Simulaciones con arcos de vegetación ocupados exclusivamente por gramíneas y sin perturbaciones

Este es el caso más sencillo:

$$b_{ij}^{(t+1)} = f(b_{ij}^{(t)}, w_{ij}^{(t)}, v_{ij}^{(t)}) \quad (5)$$

en el que el valor de $b_{ij}^{(t+1)}$ depende de su estado $b_{ij}^{(t)}$, contenido de agua $w_{ij}^{(t)}$, así como de la agregación de plantas en la vecindad $v_{ij}^{(t)}$ en el tiempo inmediato anterior. La regla de evolución incluye exclusivamente a la variación en el régimen de lluvia y el crecimiento de la gramínea en un ambiente sin disturbios.

En términos generales, la cobertura vegetal (evaluada como el porcentaje de celdas ocupadas) aumenta rápidamente en las primeras decenas de iteraciones y luego se estabiliza, aunque se observan fluctuaciones interanuales en los valores de cobertura que varían en función del régimen de lluvias y del tamaño de la planta (figura 2). La variación siempre es mayor en el régimen de lluvia abundante; en cambio, las oscilaciones de las coberturas disminuyen conforme aumenta el tamaño de la planta (en razón de esta variabilidad, al reportar las coberturas vegetales se usarán los promedios de las 500 iteraciones en lugar de las coberturas finales). Este comportamiento se debe al gran contraste en la capacidad de producción de biomasa entre años lluviosos y secos, que puede ocurrir en condiciones naturales. El establecimiento de plántulas en zonas áridas normalmente ocurre en los breves intervalos de tiempo en los que hay abundancia de agua (Noy-Meir 1973, 1985), la mayoría de las cuales muere si la siguiente temporada es seca. Las fluctuaciones de los valores de cobertura de gramíneas originadas por variaciones en el régimen de lluvia, también se han reportado en otros modelos (Dunkerley 1997b; Mauchamp *et al.* 1994).

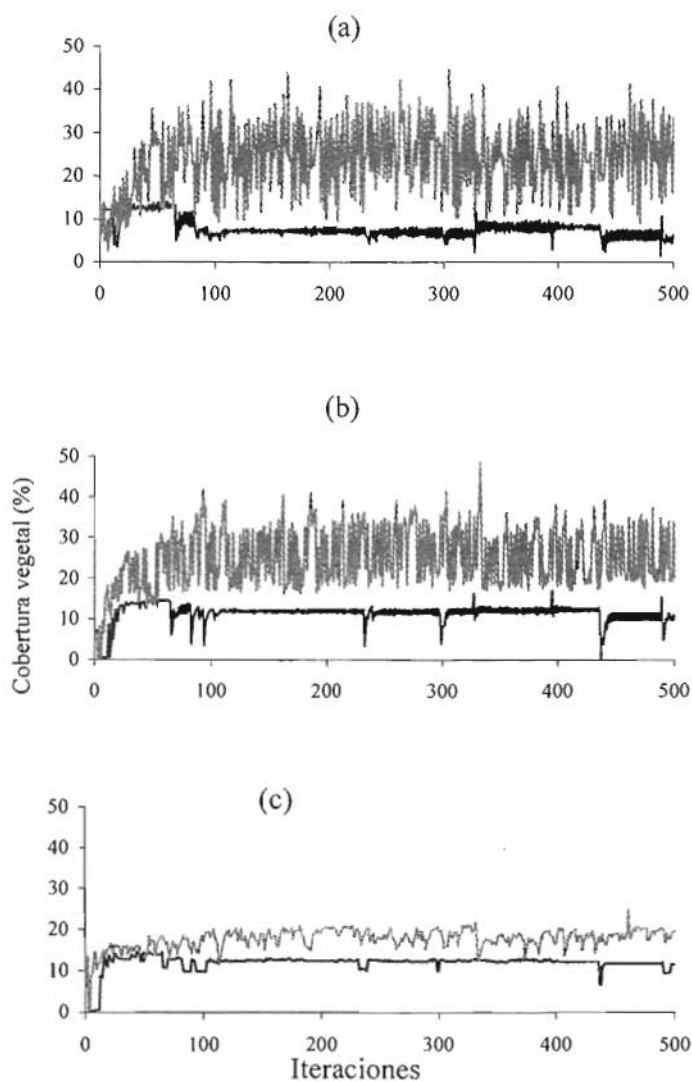


Figura 2. Cobertura vegetal de arcos de vegetación ocupados exclusivamente por gramíneas en función de dos regímenes de lluvia, en condiciones de alta capacidad de colonización y sin perturbación. Línea oscura: régimen de lluvia normal (promedio en las 500 iteraciones igual a la media histórica real: 238 mm); línea gris: régimen de lluvia abundante (promedio en las 500 iteraciones igual al doble de la media histórica real: 476 mm); a) macollos pequeños; b) macollos medianos; c) macollos grandes.

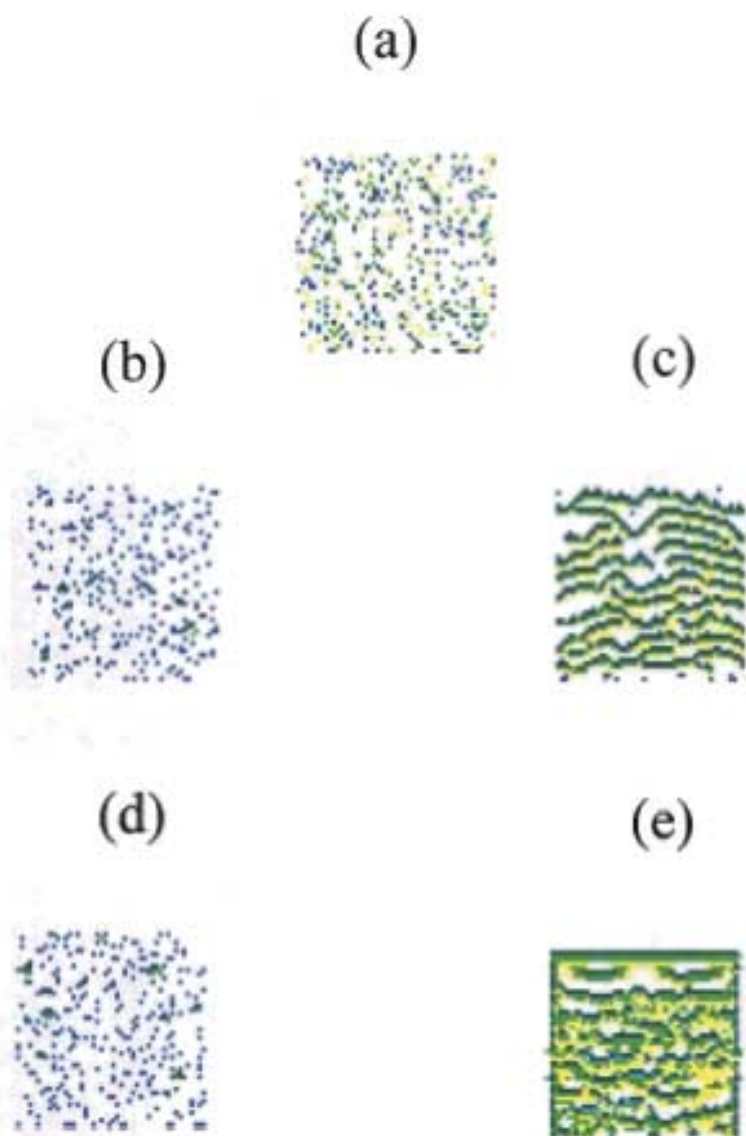


Figura 3. patrones espaciales de distribución de arcos de vegetación ocupados exclusivamente por gramíneas obtenidos con distintas capacidades de colonización y diferentes regimenes de lluvia. a) distribución de la cobertura vegetal en condiciones aleatorias iniciales. b-e) patrones espaciales resultantes después de 500 iteraciones del modelo; b) régimen de lluvia normal (promedio en las 500 iteraciones igual a la media histórica real: 238 mm) y baja capacidad de colonización; c) régimen de lluvia normal y capacidad de colonización alta; d) régimen de lluvia abundante (promedio en las 500 iteraciones igual al doble de la media histórica real: 476 mm) y capacidad de colonización baja; e) régimen de lluvia abundante y capacidad de colonización alta.

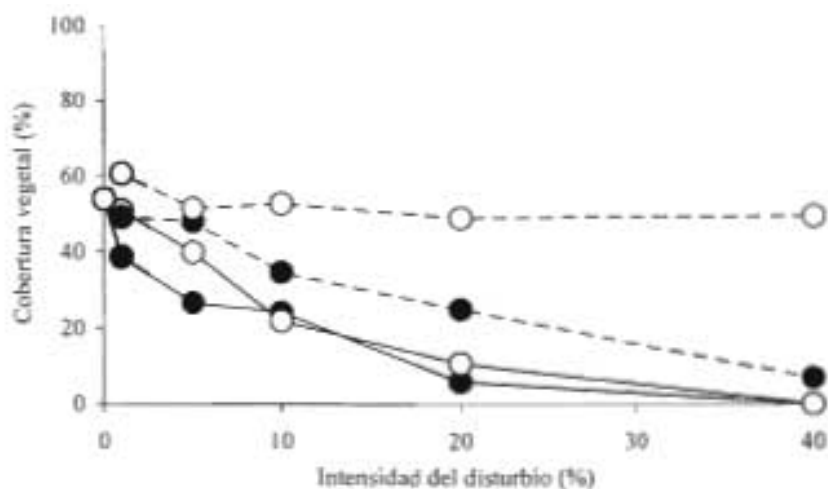


Figura 4. Efecto del tipo e intensidad del disturbio en la cobertura vegetal de arcos de vegetación ocupados exclusivamente por gramíneas. Líneas continuas: perturbaciones crónicas; líneas punteadas: perturbaciones de pulso; círculos llenos: perturbaciones irreversibles; círculos vacíos: perturbaciones reversibles.

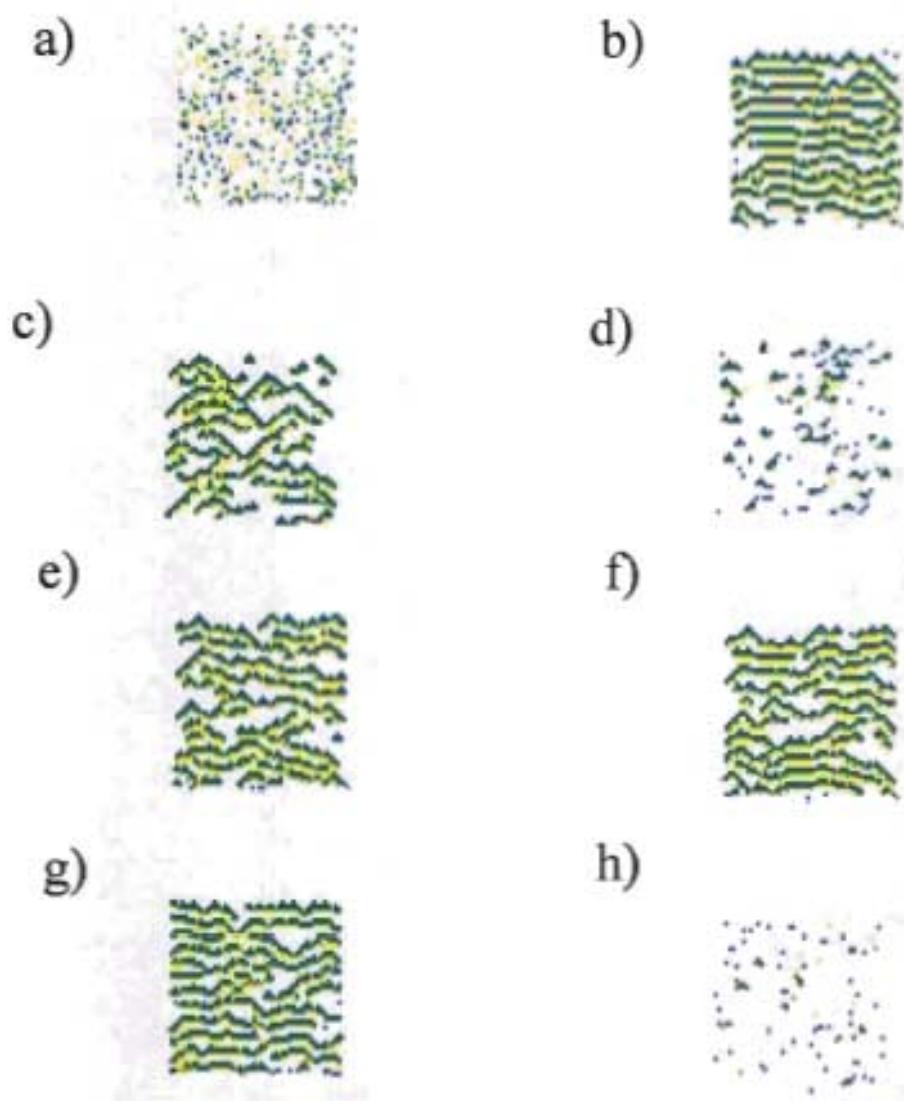


Figura 5. Patrones espaciales de distribución de arcos de vegetación ocupados exclusivamente por gramíneas obtenidos simulando distintos tipos de disturbio. a) distribución de la cobertura vegetal en condiciones aleatorias iniciales; b-h) patrones espaciales resultantes después de 300 iteraciones del modelo (excepto e y g que son patrones formados después de sólo 250 iteraciones) bajo condiciones de régimen de lluvia normal (promedio de todas las iteraciones igual a la media histórica real) y alta capacidad de colonización. b) sin perturbación; c) disturbio crónico reversible de 1% de intensidad; d) disturbio crónico reversible de 20% de intensidad; e) patrón previo al disturbio de pulso reversible de 40% de intensidad ($t=250$); f) patrón posterior al disturbio de pulso reversible de 40% de intensidad ($t=500$); g) patrón previo al disturbio de pulso irreversible de 40% de intensidad ($t=250$); h) patrón posterior al disturbio de pulso irreversible de 40% de intensidad ($t=500$).

El nivel de precipitación y la capacidad de colonización de los pastos son importantes en la formación de los arcos de vegetación. A partir de la configuración inicial (figura 3a) y con niveles de precipitación bajos (precipitación promedio igual a la mitad de la precipitación promedio histórica), la vegetación no sobrevive con coberturas que puedan formar arcos de vegetación (resultados no mostrados). Sólo con precipitaciones comprendidas entre la media histórica y el doble de ésta se forman arcos de vegetación (figuras 3c y 3e). Pero cuando la precipitación es suficiente, la capacidad de colonización por propagación de los pastos es determinante, ya que sólo se forman patrones bandeados con una alta capacidad de colonización (comparar la figura 3b con figura 3c y figura 3d con figura 3e).

Perturbaciones en el sistema con arcos de vegetación ocupados exclusivamente por gramíneas

En este caso la regla de evolución inicial (5) adquiere la forma:

$$b_{ij}^{(t+1)} = f(b_{ij}^{(t)}, w_{ij}^{(t)}, v_{ij}^{(t)}, g) \quad (6)$$

en la que se incorpora el régimen de disturbio g , que no depende de vecindarios locales. Este régimen simplemente consiste en la elección al azar de un porcentaje de las celdas ocupadas, en las que se elimina la cobertura vegetal.

Bajo un régimen de perturbaciones crónicas, la cobertura vegetal disminuye uniformemente en función de la intensidad de la perturbación, independientemente de su grado de reversibilidad (figura 4). Una intensidad del 20% elimina casi totalmente la vegetación (cfr. figuras 5c y 5d donde se muestran los patrones espaciales resultantes de aplicar perturbaciones crónicas reversibles del 1% y del 20% de intensidad respectivamente); si el régimen de perturbaciones es en pulso, la respuesta del sistema depende del grado de reversibilidad del disturbio que se aplique. Cuando

el disturbio es irreversible la vegetación es eliminada casi totalmente con una intensidad del 40%, mientras que si es reversible el grado de cobertura de la vegetación se mantiene en el mismo nivel indefinidamente (figura 4). Al comparar las figuras 5e) y 5f) se muestra que no hay cambios importantes en el patrón espacial resultante de aplicar un disturbio en pulso reversible del 40%, mientras que en las figuras 5g) y 5h) se muestra cómo se afecta el patrón espacial al aplicar un disturbio irreversible del 40%.

Simulaciones del sistema con arcos de vegetación donde coexisten pastos y arbustos sin perturbaciones

Ahora, si en (6) se reemplaza el factor de disturbio (g) con el término de la interacción interespecífica $ef_{ij}^{(t)}$, se obtiene la siguiente expresión:

$$b_y^{(t+1)} = f(b_{ij}^{(t)}, w_{ij}^{(t)}, v_{ij}^{(t)}, ef_{ij}^{(t)}) \quad (7)$$

Las variaciones en la cobertura inicial arbustiva no alteraron las coberturas finales de los pastos, que siguieron dependiendo de la capacidad de colonización del pasto y del régimen de lluvias (figura 6). Como en el caso de los arcos de vegetación ocupados exclusivamente por gramíneas, cuando la media de las precipitaciones en las 500 iteraciones fue la mitad de la media histórica (que es de 238.89 mm), la cobertura vegetal no fue suficiente para formar arcos de vegetación. Cuando la media de las precipitaciones fue igual a la media de largo plazo o al doble de la misma, tanto la cobertura de la vegetación (figura 6) como la formación de arcos dependió de la capacidad de colonización de los pastos, repitiéndose patrones espaciales similares a los mostrados en las figuras 3(b-e). Tampoco influyeron las coberturas arbustivas iniciales en las distribuciones de las coberturas relativas de los distintos tamaños de macollo, ni en la cobertura total sumando todos los tamaños de macollo (figura 7). Todos estos resultados sugieren que la presencia de arbustos no altera la dinámica de los AV, siempre y cuando no haya disturbio.

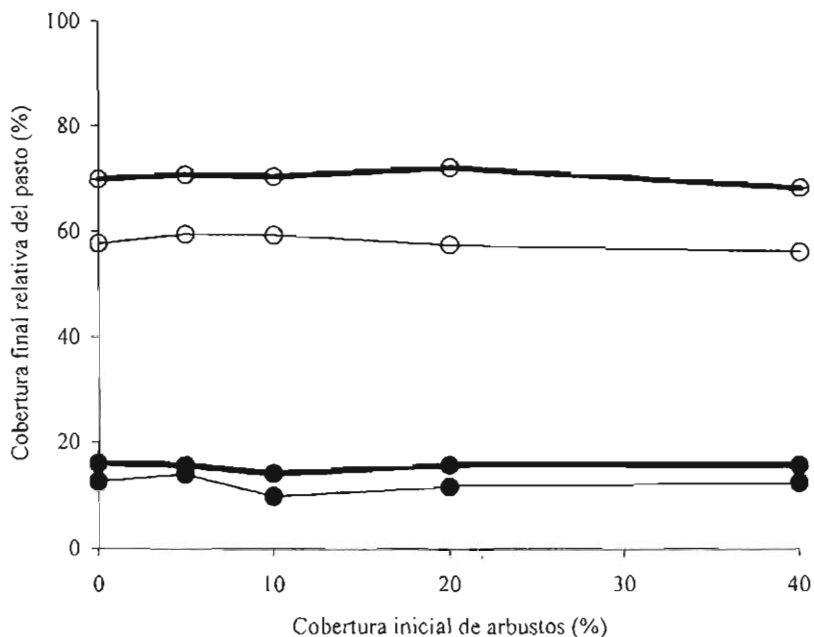


Figura 6. Cobertura final de gramíneas en función de la cobertura inicial de arbustos en arcos de vegetación donde coexisten pastos y arbustos bajo diferentes regímenes de lluvia y dos capacidades de colonización de los pastos. Líneas finas: régimen de lluvias normal (promedio en las 500 iteraciones igual a la media histórica real: 238 mm); líneas gruesas: régimen de lluvias abundante (promedio en las 500 iteraciones igual al doble de la media histórica real: 476 mm); círculos vacíos: alta capacidad de colonización; círculos llenos: baja capacidad de colonización de los pastos.

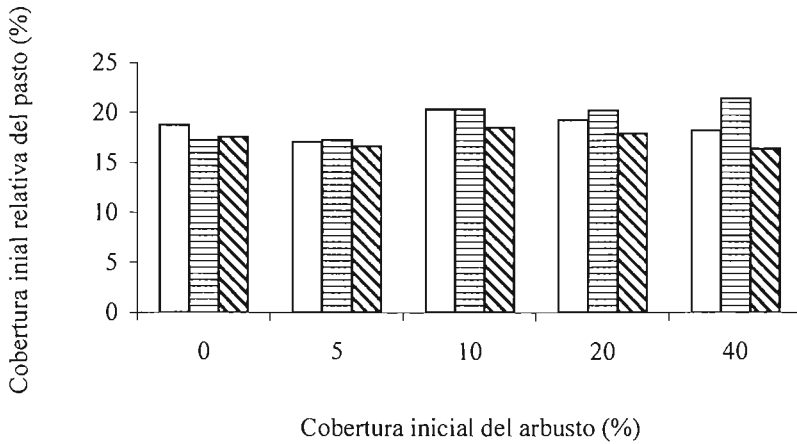


Figura 7. Cobertura promedio de macollos de pasto de distintos tamaño en función de la cobertura inicial de arbustos en arcos de vegetación donde conviven pastos y arbustos bajo un régimen de lluvia normal (promedio en las 500 iteraciones igual a la media histórica real) y alta capacidad de colonización de los pastos. Barras sin achurado: macollos chicos; Barras con achurado horizontal: macollos medianos; Barras con achurado en diagonal: macollos grandes.

Simulaciones del sistema con arcos de vegetación donde coexisten pastos y arbustos bajo distintos tipos de perturbaciones

Este es el conjunto de simulaciones que involucra todos los factores estudiados:

$$b_{ij}^{(t+1)} = f(b_{ij}^{(t)}, w_{ij}^{(t)}, v_{ij}^{(t)}, ef_{ij}^{(t)}, g) \quad (8)$$

La dinámica del sistema con arcos de vegetación donde conviven pastos y arbustos es diferente si hay disturbio. El disturbio crónico irreversible casi extingue la cobertura vegetal a niveles del 20% de intensidad, mientras que el de pulso lo hace a niveles del 40% de intensidad (figura 8a,c). Las perturbaciones de pulso reversible prácticamente no modifican la cubierta de pasto (figura 8d).

El disturbio crónico reversible es la única combinación que puede invertir la composición de los AV. Intensidades de disturbio cercanas al 5% estimulan la colonización del arbusto y el decrecimiento de los pastos. Por arriba de un 10% de intensidad de disturbio, la cobertura del arbusto domina claramente en los AV (figura 8b).

En la figura 9 se muestra la evolución de los patrones espaciales que acompaña a este proceso de reemplazo de formas de vida cuando la intensidad de disturbio es del 1% y la eficiencia de dispersión del disturbio es de 100%. A partir de un patrón bandeado con coberturas iniciales aproximadas de 55% y 6% de pastos y arbustos respectivamente, en 50 iteraciones el arbusto aumentó su cobertura a un 42% reemplazando a la gramínea, cuya cobertura bajó a 12%.

El aumento de la eficiencia del disturbio crónico reversible para dispersar arbustos causa un incremento monótono de la cobertura final de los mismos, mientras ocasiona un decremento concomitante en la cobertura de pasto (figura 10b). El aumento de la

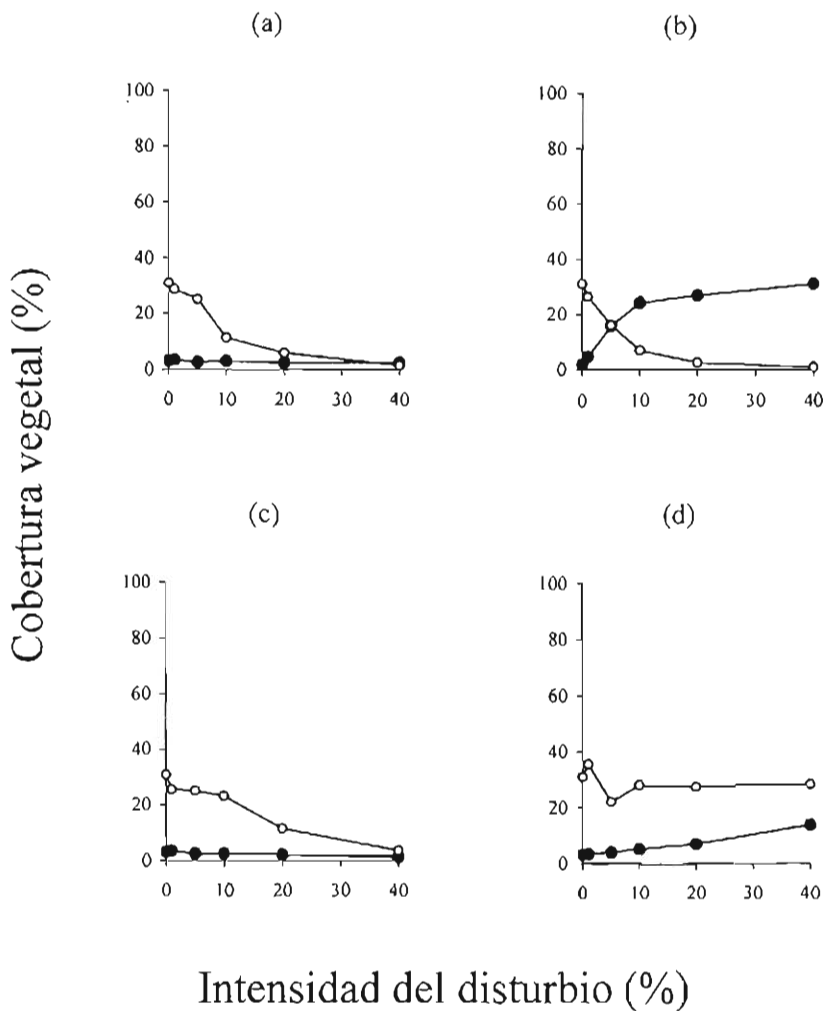


Figura 8. Cobertura promedio de gramíneas y arbustos en arcos de vegetación en función de la intensidad, frecuencia y grado de reversibilidad de la perturbación. La simulación se hizo bajo un régimen de lluvia normal (promedio en las 500 iteraciones igual a la media histórica real), una alta capacidad de colonización de los pastos y una eficiencia máxima de dispersión de arbustos. a) Perturbación crónica irreversible; b) perturbación crónica reversible; c) perturbación de pulso irreversible; d) perturbación de pulso reversible. Círculos llenos: cobertura de arbusto; círculos vacíos: cobertura de gramínea.

$t = 150$



$t = 160$



$t = 170$



$t = 180$



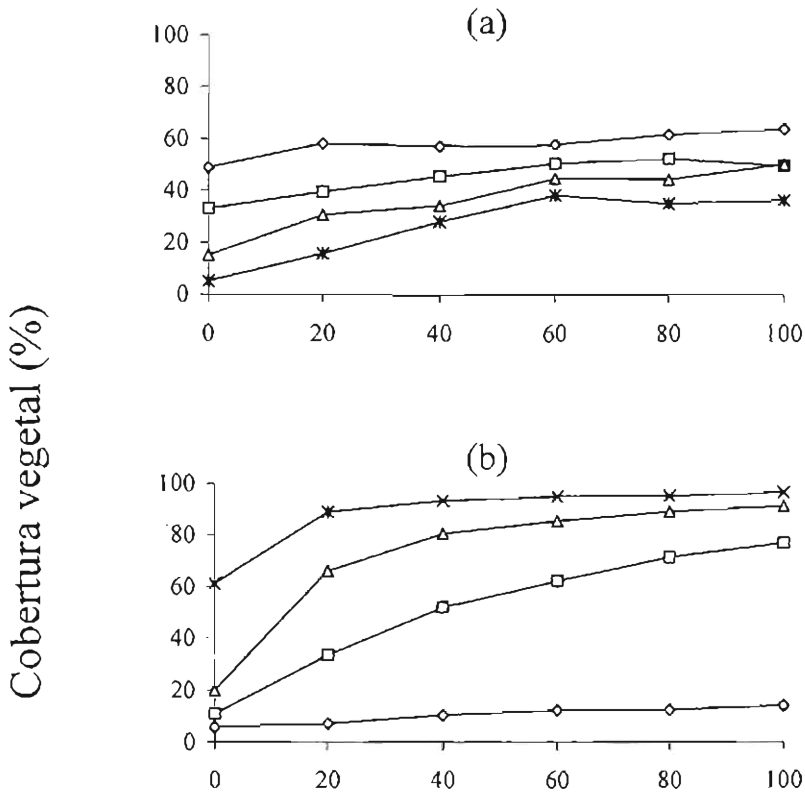
$t = 190$



$t = 200$



Figura 9. Secuencia de reemplazo de la cobertura de pastos por cobertura de arbustos en arcos de vegetación donde coexisten gramíneas y arbustos bajo régimen de disturbio crónico reversible de 1% de intensidad. Zonas amarillas: cobertura de gramíneas. Zonas oscuras: cobertura de arbusto. Simulaciones hechas con una eficiencia de colonización del arbusto de 100% y alta capacidad de colonización de las gramíneas. La secuencia de reemplazo comienza en ($t=150$), con coberturas del patrón bandeado inicial de 55% y de 6% para gramíneas y arbustos respectivamente. Las coberturas finales del patrón bandeado que se muestra en ($t=200$) fueron de 42% de arbusto y 12% de gramíneas.



Eficiencia de la dispersión de semillas del arbusto (%)

Figura 10. Cobertura total (pastos más arbustos) y de arbustos en función de distintas eficiencias de la perturbación crónica reversible para dispersar arbustos en arcos de vegetación donde estas formas de vida coexisten bajo distintas intensidades de perturbación. La simulación consideró un régimen de lluvia normal (promedio en las 500 iteraciones igual a la media histórica real), una alta capacidad de colonización de los pastos. a) Cobertura total (arbusto más gramínea); b) cobertura porcentual de arbusto. Rombos: intensidad de disturbio de 1%; cuadrados: intensidad de disturbio de 10%; triángulos: intensidad de disturbio de 20%; asteriscos: intensidad de disturbio de 40%.

intensidad del disturbio no conlleva una disminución de la cobertura total, ya que la colonización del arbusto depende de forma directamente proporcional de aquélla (fig. 10 a).

Cobertura inicial de gramíneas y formación de arcos de vegetación

En la figura 11 se observa que la cobertura inicial influye en el desarrollo de los arcos de vegetación. Por debajo del 15% de cobertura inicial no hay formación de arcos de vegetación, pero a partir de un 20% de cobertura inicial hay formación de arcos. La cobertura final (después de 500 iteraciones) es en todos estos casos cercana al 60%.

DISCUSIÓN

El resultado de las simulaciones muestra la enorme importancia que tienen, primeramente, la capacidad de propagación de las gramíneas en el desarrollo de los AV, seguida del régimen de lluvias. La capacidad de propagación (que conlleva efectos tanto sinérgicos como competitivos) es determinante en la aparición de los patrones bandeados y puede modificar tanto la forma como el ancho de los mismos, como ha ocurrido en otras simulaciones (Thièry *et al.* 1995). Igualmente, el régimen de lluvias también influye en la formación (Klausmeier 1999), en el ancho y en el grado de fragmentación de los arcos (Dunkerley 1997b). La interacción entre estos dos procesos cualitativamente distintos, que ocurren en escalas espaciales y temporales diferentes, dan como resultado un patrón espacial en una escala intermedia entre la de la propagación (escala local) y la de los patrones de precipitación (escala regional).

La dinámica de los AV no se altera significativamente con la presencia del arbusto, incluso cuando éste se encuentra a altas densidades. Este modelo sugiere que es posible el desarrollo de AV estables donde coexisten estas dos formas de vida mientras no haya perturbaciones en el sistema y las tasas de propagación del arbusto se mantengan bajas. La coexistencia de ambas formas de vida puede deberse a las distintas estrategias de obtención de agua que ellas desarrollan (Briones *et al.* 1996). Sin embargo, otra posible explicación es que exista una condición de equilibrio

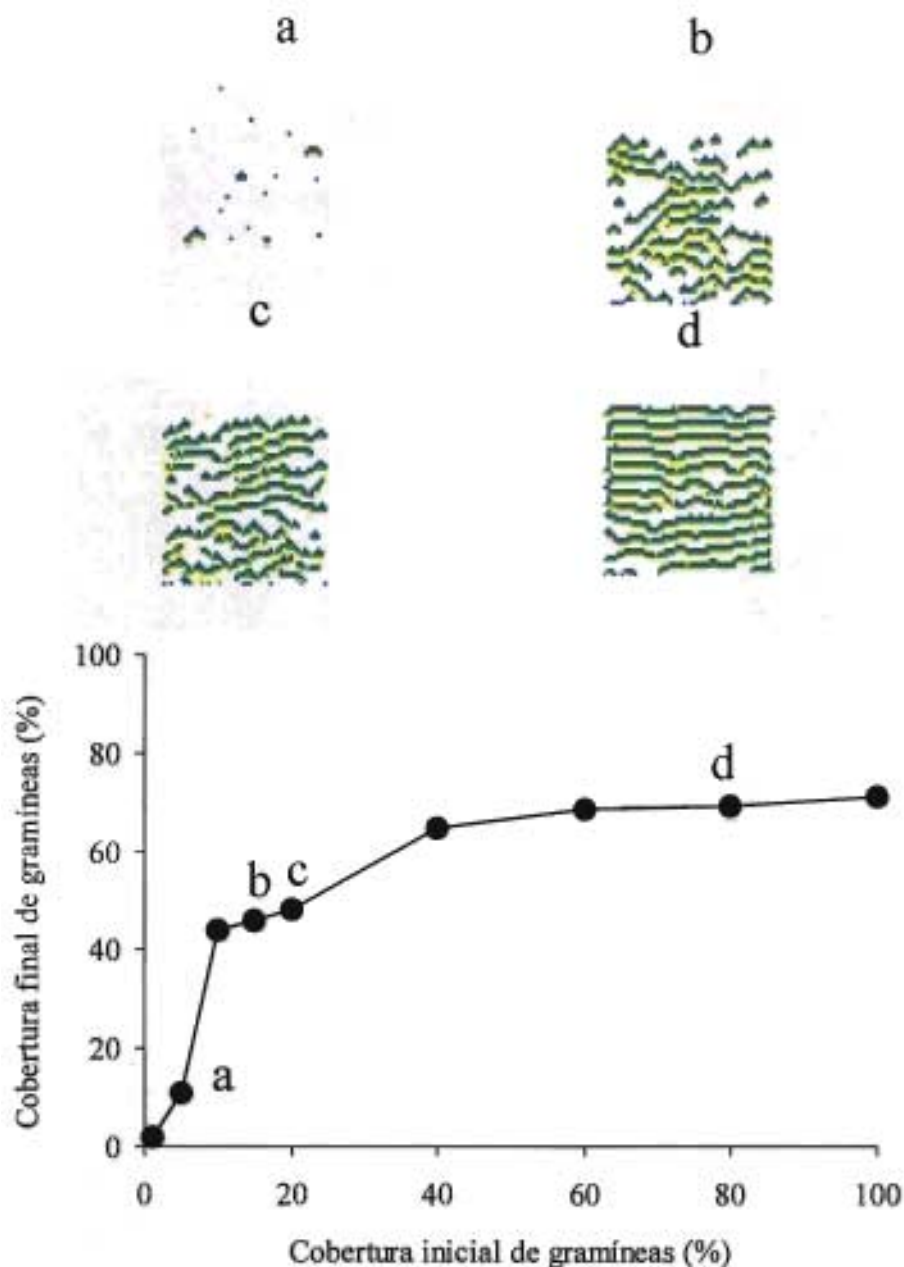


Figura 11. Relación entre las coberturas iniciales y finales en arcos de vegetación ocupados exclusivamente por gramíneas. Las simulaciones se hicieron bajo un régimen de lluvia normal (promedio en las 500 iteraciones igual a la media histórica real: 238 mm), una alta capacidad de colonización de los pastos y sin perturbación. a-d) Patrones espaciales obtenidos a partir de distintas coberturas iniciales de gramíneas: a) 5%; b) 15%; c) 20%; d) 80%. e) Efecto de la cobertura inicial en la cobertura final de gramíneas en arcos de vegetación.

competitivo entre las dos especies, con la gramínea limitando las etapas iniciales del crecimiento del mezquite (Bush y Van Auken 1990) y éste, en su fase adulta, inhibiendo a la primera (Stuart-Hill y Tainton 1989). El resultado en el largo plazo de esta interacción es la permanencia de las dos especies, si no existe algún factor (como la herbivoría) que le otorgue ventaja a alguna de ellas (Bush y Van Auken 1995; Van Auken 2000). La coexistencia de especies con formas de vida contrástantes en el arco puede deberse también a procesos de exclusión competitiva dentro de pequeñas áreas en el interior de este, como se ha reportado en esta y otras simulaciones (Mauchamp *et al.* 1994). Finalmente, aunque la información publicada hasta ahora acerca de la relación entre gramíneas y mezquites, no ha sugerido la existencia de procesos de facilitación entre ellas, esto no permite descartarla por completo.

Los patrones bandeados obtenidos con este modelo de autómatas celulares, son sensibles al disturbio, al igual que los obtenidos con modelos de reacción-difusión (Klausmeier 1999, Hillerislambers *et al.* 2001, von Hardenberg *et al.* 2001). Sin embargo, otros modelos de discretos sugieren que los AV son resistentes a la presión por forrajeo (Dunkerley 1997a). Estos resultados contrastantes pueden deberse a las distintas estrategias de modelación del aporte de agua usadas en cada modelo. Por ejemplo, los aportes anuales dependientes de una función gamma usados en este trabajo vs. valores anuales constantes (Dunkerley 1997a). Simulaciones (no mostradas) en las que se recrea un suministro constante de agua así lo indican. Así, se pone de manifiesto la importancia que tienen los patrones de precipitación en las propiedades de resiliencia de los AV. Si el aporte de agua es constante y suficiente, los patrones bandeados se recuperan sin que el pastoreo sea un problema. Pero si el aporte es irregular, como normalmente ocurre en condiciones naturales, entonces presiones de pastoreo bajas pueden ocasionar la extinción de la cubierta vegetal. La transformación de los AV en patrones manchados (Aguíar y Sala 1999) también es un resultado posible del pastoreo, al igual que su reducción de tamaño (Wu *et al.* 2000, Klausmeier 1999).

La inclusión de las dos formas de vida en este modelo de autómatas, permitió comprobar que si la eficiencia de la dispersión de los arbustos es muy alta, el disturbio crónico reversible puede ocasionar el reemplazo total de la cubierta de pasto por una de arbustos, aún a bajas intensidades de disturbio. El aumento de la eficiencia de la dispersión ocasiona un decremento proporcional de la cobertura de pasto, aunado con el correspondiente aumento de la cobertura del arbusto. Este fenómeno de reemplazo ocurre actualmente en las regiones áridas y semiáridas de Norteamérica y se considera que el factor disparador más importante es el disturbio crónico causado por ganado (Van Auken 2000). Aunado a esto se puede incluir la longevidad de los arbustos. La modelación de los efectos del disturbio y de la dispersión en la dinámica de los AV se ha explorado poco y con una sola especie (Dunkerley 1997b, Hillerislambers *et al.* 2001). Puede ser interesante ampliar el estudio de procesos acoplados como los descritos en este trabajo, ya que existe evidencia de su ocurrencia en varios sistemas naturales.

De acuerdo con los resultados del modelo, los AV no se forman si las coberturas iniciales son menores al 15%. Aunque aparecen estructuras agregadas de vegetación de tamaño pequeño con coberturas iniciales menores, en ningún caso alcanzan a desarrollarse como arcos de vegetación. Este efecto de umbral en la aparición de los AV puede ser originado por la densidad inicial de macollos. Con densidades bajas (o tamaños poblacionales iniciales bajos) los macollos están demasiado separados entre sí, por lo que durante un evento intenso de lluvia la propagación no es suficiente para lograr la fusión de un número mínimo de macollos necesarios para formar arcos de vegetación. Además, en estas condiciones, en un evento de sequía desaparecerán los macollos de tamaño pequeño. Dicho de otro modo, pareciera que es necesaria una densidad mínima de macollos para que la propagación permita la fusión de los macollos durante un evento de lluvia abundante con la consecuente formación de bandas de vegetación. Una vez formados, los AV son capaces de mantener su forma a pesar de los eventos de sequía, ya que la mortalidad no es lo suficientemente intensa como para disgregar las bandas. La existencia de un valor de cobertura inicial mínimo para el desarrollo de los patrones bandeados sugiere dos cosas. La

primera es que también debe haber una cantidad umbral mínima de agua en el medio para que se desarrollen los AV; de otro modo no podría sostenerse la propagación de las plantas. Más aún, dichas cantidades umbrales deben coincidir en el tiempo. La segunda es que las tasas de colonización de espacio abierto a través de la propagación quizás no dependan linealmente de la disponibilidad de agua, lo cual también fue encontrado con otros modelos (Klausmeier 1999).

Las coberturas finales de AV que se forman cuando las coberturas iniciales son mayores al 15% oscilan alrededor de un valor fijo (60%), independientemente de las condiciones iniciales de cobertura. Al igual que en otros casos (Dunkerley 1997a), la existencia de un valor máximo de cobertura sugiere que la mortalidad densodependiente (en la que la limitada disponibilidad de recursos es un factor importante) puede ser relevante en el desarrollo de estos patrones de vegetación.

Las dos hipótesis sobre la formación de los AV (la de degradación de una cubierta original uniforme y la de colonización) parecen razonablemente viables en términos teóricos, como se ha reportado previamente (Dunkerley 1997a, Thiery *et al.*1995). Si los dos procesos ocurren en la naturaleza, entonces los sistemas de AV reportados en los desiertos de África, Australia y Norteamérica deben analizarse de manera individual para definir cuál es su origen más probable. Además, quizás se deban estudiar con otros conceptos y escalas, además de los ecológicos, distintos a los usados hasta ahora, como los paleoclimáticos y los paisajísticos.

La inclusión en un modelo de autómatas celulares de los procesos de generación estocástica de las precipitaciones anuales (modelo probabilístico gamma), con la interacción (procesos competitivos y de facilitación intra e interespecíficos) entre dos formas de vida (pastos y arbustos) y el efecto (negativos en la disminución de biomasa de pastos y positivo en el aumento de la dispersión de arbustos) de distintos tipos de disturbio, permitió una simulación más realista de la dinámica de patrones bandeados, dinámica donde la heterogeneidad espacio-temporal en la distribución del agua del suelo condiciona procesos

de colonización y mortalidad espacialmente acotados. Estos últimos resultan en patrones bandeados de distribución de la biomasa capaces de mantenerse indefinidamente, mientras los disturbios por manejo no superen determinados umbrales que pueden medirse para cada region en particular.

Algo que debe ser resaltado en este trabajo (y en general de todos los trabajos publicados sobre el tema hasta ahora) se refiere a las escalas espaciales y temporales de los procesos que se están simulando. Por ejemplo, las velocidades e intensidades de las respuestas demográficas de arbustos y gramíneas ante la variación de la lluvia son diferentes, al igual que el pastoreo las afecta de modo distinto. En este mismo contexto, los valores umbrales de algunos de los procesos simulados no han sido cuantificados directamente, por lo que fueron determinados siguiendo el criterio de parsimonia. Si bien es cierto que existe una “sincronización” de todos los procesos biológicos y ambientales que da lugar a la formación de los AV, hace falta conocer y explorar más los mecanismos particulares por lo que esto ocurre. Las simulaciones presentadas en este trabajo (al igual que en los ya publicados) recrean las características y procesos fundamentales de estos sistemas, dejando en segundo lugar aspectos tales como las escalas reales (espaciales y temporales) en las que ellos ocurren. Quizás sea el momento de desarrollar modelos con mayor realismo, mediante el estudio detallado de casos particulares en los que se explore cuantitativamente la forma en que se acoplan las escalas espaciales y temporales de los procesos que ocurren en los AV.

REFERENCIAS

- Aguiar, M.R. and O. Sala. 1999. Patch structure dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 14, no. 7.
- Bascompte, J. and R.V. Solé. 1995. Rethinking complexity : modelling spatiotemporal dynamics in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 10(9): 361-366.
- Boaler, S.B. and C.A.H. Hodge. 1964. Observations on vegetation arcs in the northern region, Somali republic. *Journal of Ecology*, vol.52: 511-544.
- Briones, O. C. Montaña & E. Ezcurra. 1996. Competition between three Chihuahuan Desert species: evidence from plant size-distance relations and root distribution. *Journal of Vegetation Science*, 7: 453-460.
- Brown, J.R. and Archer, S. 1987. Woody plant seed dispersal and gap formation in a North American subtropical savanna woodland: the role of domestic herbivores. *Vegetatio*, 73:73-80.
- Brown, J.R. and Archer, S. 1989. Woody plant invasion of grasslands: establishment of honey mesquite (Prosopis glandulosa var. glandulosa) on sites differing in herbaceous biomass and grazing history. *Oecologia*, 80:19-26.
- Brown, J.R. and Archer, S. 1990. Water relations of a perennial grass and seedling vs adult woody plants in a subtropical savanna, Texas. *Oikos*, 57:366-374.
- Brown, J.R. and Archer, S. 1999. Shrub invasion of grassland: recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology*, 80(7): 2385-2396.
- Bush, J.K. and van Auken, O.W. 1990. Growth and survival of Prosopis glandulosa seedlings associated with shade and herbaceous competition. *Botanical Gazette*, 151(2):234-239.
- Bush, J.K., and Van Auken, O.W. 1995. Woody plant growth related to planting time and clipping of a C₄ grass. *Ecology*, 76: 1603-1609.
- Cain, M.L., S.W. Pacala, J.A. Silander and M.J. Fortin. 1995. Neighborhood models of clonal growth in the white clover Trifolium repens. *American Naturalist*, 145: 888-917.
- Coffin, D.P. and W.K. Lauenroth. 1988. The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. *Ecology*, 69(5): 1609-1617.

Cornet, A. 1988. Principales características climáticas. pp. 45-76. En: Montaña, C. (Ed.). *Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano*. Publicaciones del Instituto de Ecología. 23. 290 p. México.

Cornet, A.F. C. Montaña, J.P. Delhoume, and J. López-Portillo. 1992. Water flows and the dynamics of desert vegetation stripes. In: Hansen, A.J. and Di Castri, F. (eds). *Landscape Boundaries. Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. Ecological Studies 92. Springer-Verlag.

Delhoume, J.P. 1992. *Fonctionnement Hydro-Pédologique d'une Toposéquence de Sols en Milieu Aride (Réserve de la Biosphère de Mapimí, Nord-Mexique)*. These pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Poitiers (Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées).

Dunkerley, D.L. 1997a. Banded vegetation: development under uniform rainfall from a simple cellular automaton model. *Plant Ecology*, 129:103-111.

Dunkerley, D.L. 1997b. Banded vegetation: survival under drought and grazing pressure based on a simple cellular automaton model. *Journal of Arid Environments*, 35:419-428.

Dunkerley, D.L. and K.J. Brown. 1995. Runoff and runoff areas in a patterned chenopod shrubland, arid western New South Wales, Australia: characteristics and origin. *Journal of Arid Environments*, 30:41-55.

Fowler, N. 1984. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:89-110.

Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology*, 67: 755-779.

Hillierlambers, R., M. Rietkerk, F. Van den Bosch, H.H.T. Prins and H. de Kroon. 2001. Vegetation pattern formation in semi-arid grazing systems. *Ecology*, 82(1): 50-61.

Klausmeier, C.A. 1999. Regular and irregular patterns in semiarid vegetation. *Science*, vol. 284:1826-1828.

Levin, S. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73(6):1943-1967.

Mauchamp, A., C. Montaña, J. Lepart and S. Rambal. 1993. Ecotone dependent recruitment of a desert shrub, *Flourensia cernua*, in vegetation stripes. *Oikos*, 68: 107-116.

- Mauchamp, A., S. Rambal, and J. Lepart. 1994. Simulating the dynamics of a vegetation mosaic: a spatialized functional model. *Ecological Modelling*, 71:107-130.
- McAuliffe, R.J. 1984. Prey refugia and the distributions of two sonoran desert cacti. *Oecologia* (Berl.) 65:82-85.
- Meron, E., E. Gilad, J. von Handenberg, M. Shachak and Y. Zarmi. 2004. Vegetation patterns along a rainfall gradient. *Chaos, Solitons and Fractals*, 19:367-376.
- Montaña, C. J. Lopez-Portillo, and A. Mauchamp. 1990. The response of two woody species to the conditions created by a shifting ecotone in an arid ecosystem. *Journal of Ecology*, 78: 789-798.
- Montaña, C. 1992. The colonization of bare areas in two-phase mosaics in an arid ecosystem. *Journal of Ecology*, 80: 315-327.
- Montaña, C. J. Seghieri, and A. Cornet. 2001. Vegetation dynamics: recruitment and regeneration in two-phase mosaics. In: Tongway, C. Valentin, J. Seghieri (eds.). *Banded Vegetation Patterning in Arid and Semiarid Environments. Ecological Processes and Consequences for Management*. Springer-Verlag, USA.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:25-41.
- Noy-Meir, I. 1985. Desert ecosystems: structure and function. pp. 93-102. In: M. Evenari, I. Noy-Meir & D. W. Goodall (eds). *Hot Deserts and Arid Shrublands. Ecosystems of the World*. vol. 12A, Amsterdam, Elsevier.
- Okubo, A. 1980. *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*. Springer-Verlag, USA.
- Pickett, S.T.A. and P.S. White (eds). 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, USA, 472 pp.
- Pickett, S.T.A., J. Kolasa, J. Armesto and S.L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54(2): 129-136.
- Prose, D.V. S.K. Metzger and H.G. Wilshire. 1987. Effects of substrate disturbance on a secondary plant succession; Mojave desert, California. *Journal of Applied Ecology*, 24: 305-313.

- Rietkerk, M., M.C. Boerlijst, F. van Langevelde, R. Hillerislambers, J. van de Koppel, H.H.T. Prins and A.M. de Roos. 2002. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *The American Naturalist*, 160(4):524-530.
- Schlesinger, W.H., J.A. Raikes, A.E. Hartley and A.F. Cross. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 72(2): 364-374.
- Shreve, F. 1931. Physical conditions in sun and shade. *Ecology*, 12:96-104.
- Stuart-Hill, G.C., and N.M. Tainton. 1989. The competitive interaction between *Acacia karroo* and the herbaceous layer and how this is influenced by defoliation. *Journal of Applied Ecology*, 26: 285-298.
- Thiéry, J.M., J.M. D'Herbès and C. Valentin. 1995. A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Niger. *Journal of Ecology*, 83, 497-507.
- Tonway, D.J. & J.A. Ludwig. 2001. Theories on the origins, maintenance, dynamics, and functioning of banded landscapes. In: Tongway, C. Valentin, J. Seghieri (eds.). *Banded Vegetation Patterning in Arid and Semiarid Environments. Ecological Processes and Consequences for Management*. Springer-Verlag, USA.
- Turing, A.M. 1952. The chemical basis of morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B237: 37-72.
- Valentin, C. & J.M d'Herbès. 1999. Niger tiger bush as a natural water harvesting system. *Catena*, 37:231-236.
- Valentin, C., d'Herbes, J.M., & Poesen, J. (1999) Soil and water components of banded vegetation patterns. *Catena*, 37, 1-24.
- Van Auken, O.W. 2000. Shrub invasions of north american semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31:197-215.
- Vega, E., & C. Montaña. 2004. Spatio-temporal variation in the demography of a bunch grass in a patchy semiarid environment. *Plant Ecology*, 175(1):107-120.
- Von Handenberg, J., E. Meron, M. Shachak and Y. Zarmi. 2001. Diversity of vegetation patterns and desertification. *Physical Review Letters*, 87(1):1-4.
- Weltzin, J.F., S. Archer & R.K. Heitschmidt. 1997. Small-mammal regulation of vegetation in a temperate savanna. *Ecology*, 78:751-763.
- Weltzin, J.F. & G.R. McPherson. 1997. Spatial and temporal soil moisture resource partitioning by trees and grasses in a temperate savanna, Arizona, USA. *Oecologia*, 112:156-164.

Wolfram, S. 1984. Cellular automata as models of complexity. *Nature*, vol. 311: 419-424.

Worrall, G.A. 1960. Patchiness in vegetation in the northern Sudan. *Journal of Ecology*, vol. 48: 107-115.

Wu, X.B., T.L. Thurow and S.G. Whisenant. 2000. Fragmentation and changes in hydrologic function of tiger bush landscapes, south-west Niger. *Journal of Ecology*, 88, 790-800.

Anexo I. Código del programa de Automatas celulares usado en las simulaciones.

```

program din4;          { 4.2.10.2002 }
{ $N+ } { E+ }
uses
  crt, graph;
const
  maxren= 50; maxcol= 50;
type
  tor= array [1..50] of integer;
  triz= array [1..maxren,1..maxcol] of real;
  mat= array [1..maxren,1..maxcol] of integer;
  ivo= text;
  flubar= array [1..2,1..maxren] of real;
{disc.gamma}
  eglo= array [1..76,1..2] of real;
var
  distama: tor;
  fluctua: flubar;
  ma1,ma2: triz;
  mc1,mc2: mat;
  dr,dc,copx,topy,tax,tay,c0,c1: integer;
  repe,voisines,ye,x,cont,cuenta,contren,contcol,ren,col,r,c: integer;
  grDriver,grMode,Errcode: integer; { colores }
vecea,vecsup,lmsup,vecizq,vecder,vecinf,liminf: integer;
  UDiaIzq,UDiaDer,UIzq,UDer,UVert,totingre : real; { CalcIngreso }
  UDiaIzqV,UDiaDerV,UIzqV,UDerV,UVertV: real; { umbrales modificados }
  UeDiaIzq,UeDiaDer,UeIzq,UeDer,UeVert,totegre : real; { cotegreso }
  UeDiaIzqV,UeDiaDerV,UeIzqV,UeDerV,UeVertV : real; { modificados }
  UDiaIzqP,UDiaDerP,UIzqP,UDerP,UVertP: real; { CalcIngreso PERTURBACION }
  UeDiaIzqP,UeDiaDerP,UeIzqP,UeDerP,UeVertP: real; { cotegreso PERTURBACION }
  rp,cp,inicio,fin,tamapert,pertmax,numpert: integer;
  cobveg,cobagu,illu,llu,pllu,lr,lr,lv,semilla,Ucoloniza,Uperma,tot,y,x: real;
{ dist. gama }
  arr: eglo;
  i,j,contllu: integer;
  a,az,pp,prob,pluiefac: real;
  racham,rachab,bujero,jaya,yerba,halla,halla2: boolean;
{ miscelanea }
  f1,f2,id,raci,ente,cinco,cuatro,suma,id1,ah,id1a,mah,ocho,cue: extended;
  cob,mancha,cobertura: longint;
  kk,code,xcol,yren,escapa,buenat,amc,amr,pi,conta,cuenta,c1a,c0a: integer;
  vivos,umb,cuentap2,pasodis2,cronico,reversible,pasodis,buenos,malos: integer;
  cuepla,coberin,aha,IndAGHa,d1,d1a,ida,cmin,cmina,simil,IndAGH: real;
  inimesq,pormesq,porsiem,propagua,sumpro,v1,v2,v3,v4,pastoreo: real;
  eficien,varazar,v7,v5,v6,largo,ancho,eslar,esanch,faktor,v0,coctor: real;
  X4,suma4,pasacu,paso,propast,parcial,sumagua,sumagua2,sumpro2: real;
  ranf2,fac2,b,inhb: real;
  microvar,gu: char;
  cade,nombre,s: string[20];
  arch7,arch8,arch5,arch6,arch4,arch3,arch2,arch: ivo;
procedure limpiadist(var distama: tor);
begin
  For kk:=1 to 50 Do begin

```

```

        distama[kk]:=0;
    end;
end;          {   limpiadist   }

```

```

procedure Actualiza(var ma1,ma2:triz;
                   var mc1,mc2:mat);
begin
    For ren:=1 to maxren Do begin
        For col:=1 to maxcol Do begin
            ma1[ren,col]:= ma2[ren,col];
            mc1[ren,col]:= mc2[ren,col];
        end;
    end;
end;          { Actualiza }

```

{ 6.3.12.1999 } { calcula las probabilidades de ocurrencia de lluvia asegun la distribucion gama, de modo super silvestre. se eligen numeros al azar y se comparan con las distribuciones acumuladas calculadas previamente }

```

function azar:real;
begin
    halla2:= false;
    Repeat begin
        a:= random;
        If a < 0.999999 then
            halla2:= true
    end;
    Until halla2= true;
    azar:= a;
end;   {   azar   }

```

```

procedure busca(var az,pp,prob: real; arr: eglo);
begin
    halla:= false;
    i:=0;
    Repeat begin
        i:= i + 1;

        If az<(arr[i,2]) then begin
            halla:= true;
            pp:= arr[i-1,1];
            prob:= arr[i-1,2];
        end

    end;
    Until (halla=true);
    { writeln(arch4,az:6:4,' ',arr[i,1]:6:1,' ',arr[i,2]:6:4);
    }
end;          {   busca   }

```

```

procedure poneagua(var ma1:triz);
begin
    For ren:=1 to maxren Do begin
        For col:=1 to maxcol Do begin
            ma1[ren,col]:= ma1[ren,col] + ((pp)*pluiefac) ;
        end;
    end;
end;          {   poneagua   }

```

```

procedure lluvia3(var mal:triz; var propagua: real);
begin
{   randomize; }

If veces=0 then
  pp:= 5
Else begin

  { asignacion homogenea: el valor de pllu se evalua una vez y se
    asigna a todas las celdas }

    az:= azar;

    busca(az,pp,prob,arr);

    poneagua(mal);

end;

propagua:= pp;

end;      { lluvia3 }

```

```

procedure lluvia4(var mal:triz);
begin
{   randomize; }

  { asignacion individualizadaa: el valor de pllu se evalua
    individualmente para cada celda }

az:= azar;
busca(az,pp,prob,arr);

For ren:=1 to maxren Do begin
  For col:=1 to maxcol Do begin
    mal[ren,col]:= mal[ren,col] + ((pp)*pluiefac) ;
  end;
end;

end;      { lluvia4 }

```

```

procedure lluviaunif(var mal:triz; var propagua: real);
begin

{ el valor de lluvia se asigna a partir de una distribucion
uniforme, en lugar de usar una distribucion gamma
}

{   randomize; }

If veces=0 then
  pp:= 5
Else begin

  { asignacion homogenea: el valor de pllu se evalua una vez y se
    asigna a todas las celdas }

    {
      az:= azar;
    }

    pp:= 52;

    poneagua(mal);

```

```

end;

propagua:= pp;

end;      { lluvia3 }

```

```

procedure siembra(var mcl:mat);
begin
  If sumpro<0.8 then begin
    If propagua>= buenat then begin
      pi:= round(maxren*maxcol* porsiem); { resiembra el %porsiem }
      For i:=1 to pi Do begin
        halla:= false;
        escapa:= 0;
        Repeat begin
          ren:= random(maxren)+1;
          col:= random(maxcol)+1;
          If (mcl[ren,col]=0) and (mal[ren,col]>=Ucoloniza) then begin
            mcl[ren,col]:= 1;
            halla:=true;
            escapa:= 0;
          end
          Else
            escapa:= escapa+1;
        end;
        Until (halla=true) Or ( escapa=(maxren*maxcol) );
      end;
    end;
  end;
end;      { siembra }

```

```

procedure contmeskit(var v4: real);
begin
  v4:=0;
  For ren:=1 to maxren Do begin
    For col:=1 to maxcol Do begin
      If mc2[ren,col]>=4 then
        v4:= v4+1;
    end;
  end;
end;      { contmeskit }

```

```

procedure crecemesquit(var mc2:mat);

{ esta rutina regula la tasa de crecimiento poblacional del
  mesquite
}

begin
  contmeskit(v4);
  pi:= round(v4*pormesq);
  i:=0;
  Repeat begin
    ren:= 0; halla:= false;
    Repeat Begin
      ren:=1 + ren;
      col:= 0;
      Repeat begin
        col:= 1 + col;
        If (mc2[ren,col]>=0) and (mal[ren,col]>=Ucoloniza) then begin
          mc2[ren,col]:= 4;

```



```

                halla:=true;
                i:= i+1;
            end;
        end;
        Until (halla=true) Or (col=maxcol);
    end;
    Until (halla=true) Or (ren=maxren);
end;
Until (i=pi) Or (col*ren=maxren*maxcol) ;
end;
                { crecemesquit }

```

```

procedure crecemesk2(var mc2:mat);
begin
    contmeskit(v4);
    pi:= round(v4*pormesq);
    If (pi>0) And (pi<1) then
        pi:=1;
    If (pi>=1) then begin
        i:=0;
        Repeat begin
            ren:= 0; halla:= false;
            Repeat Begin
                ren:=1 + ren;
                col:= 0;
                Repeat begin
                    col:= 1 + col;
                    xcol:= random(maxcol)+1;
                    yren:= random(maxren)+1;
                    If (mc2[yren,xcol]>0) and (ma1[yren,xcol]>=Ucoloniza) then begin
                        mc2[yren,xcol]:= 4;
                        halla:=true;
                        i:= i+1;
                    end;
                end;
            Until (halla=true) Or (col=maxcol);
        end;
        Until (halla=true) Or (ren=maxren);
    end;
    Until (i=pi) Or (col*ren=maxren*maxcol) ;
end;
                { crecemesk2 }

```

```

procedure crecemesk3(var mc2:mat);
begin
    { estas tasas de crecimiento POBLACIONAL dependen de la lluvia ANUAL:
    si llueve poco no crece
    si llueve normal crece poco
    si llueve mucho crece menos poco
    }

    If pp < 200 then
        pormesq:= 0
    Else begin
        If pp < 350 then
            pormesq:= 0.005
        Else
            pormesq:= 0.01
    end;

    contmeskit(v4);
    pi:= round(v4*pormesq);

```

```

If (pi>0) And (pi<1) then
  pi:=1;
If (pi>=1) then begin
i:=0;
Repeat begin
  ren:= 0; halla:= false;
  Repeat Begin
    ren:=1 + ren;
    col:= 0;
    Repeat begin
      col:= 1 + col;
      xcol:= random(maxcol)+1;
      yren:= random(maxren)+1;
      If (mc2[yren,xcol]=0) and (mal[yren,xcol]>=Ucoloniza) then begin
        mc2[yren,xcol]:= 4;
        halla:=true;
        i:= i+1;
      end;
    end;
  Until (halla=true) Or (col=maxcol);
end;
Until (halla=true) Or (ren=maxren);
end;
Until (i=pi) Or (col*ren=maxren*maxcol) ;
end;
end;
{ crecemesk3 }

```

```

procedure veciplan2(var vecsup,vecinf,vecizq,vecder : integer);
begin
  If yren=1 then
    vecsup:= yren
  Else
    vecsup:= yren-1;
  If yren=maxren then
    vecinf:= maxren
  Else
    vecinf:= yren+1;
  If xcol=1 then
    vecizq:= xcol
  Else
    vecizq:= xcol-1;
  If xcol= maxcol then
    vecder:= maxcol
  Else
    vecder:= xcol+1;
end;
{ Veciplan2 }

```

```

procedure talacober2(var v1,v2,v3,v4: real);
begin
  v1:= 0; v2:= 0; v3:= 0; v4:=0;
  For contren:= vecsup to vecinf do begin
    For contcol:= vecizq To vecder do begin
      dc:= contcol; dr:= contren;
    }donifica a los lados }
  If (r=1) Or (r=maxren) then begin
    If r= 1 then
      contren:=maxren
    Else
      contren:=1
  end;
end;

```

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

```

{ donifica arriba y abajo }

      If (c=1) Or (c=maxcol) then begin
        If c=1 then
          contcol:= maxcol
        Else
          contcol:= 1
      end;

      If mcl[contren,contcol]>0 then begin
        If mcl[contren,contcol]=1 then
          v1:= v1+1;
        If mcl[contren,contcol]=2 then
          v2:= v2+1;
        If mcl[contren,contcol]=3 then
          v3:= v3+1;
        If mcl[contren,contcol]>=4 then
          v4:= v4+1;
      end;

      contren:= dr;   contcol:= dc;

    end;   { contcol }
  end;   { contren }

end;   { talacober2 }

procedure crecemesk4(var mc2:mat; var inhib: real);
begin

{ estas tasas de crecimiento POBLACIONAL dependen de la lluvia ANUAL:
si llueve poco no crece
si llueve normal crece poco
si llueve mucho crece menos poco

ademas el establecimiento DEPENDE DEL VECINDARIO DE PASTOS
existe interferencia DENSODEPENDIENTE EN EL VECINDARIO
DE LA CELDA QUE SE VA A OCUPAR
}

If pp < 200 then
  pormesq:= 0
Else begin
  If pp < 350 then
    pormesq:= 0.005
  Else
    pormesq:= 0.01

end;

contmeskit(v4);
pi:= round(v4*pormesq);
If (pi>0) And (pi<1) then
  pi:=1;
If (pi>=1) then begin
i:=0;
Repeat begin
  ren:= 0; halla:= false;
  Repeat Begin
    ren:=1 + ren;
    col:= 0;
    Repeat begin
      col:= 1 + col;
      xcol:= random(maxcol)+1;
      yren:= random(maxren)+1;
      If (mc2[yren,xcol]=0) and (mal[yren,xcol]>=Ucoloniza) then begin

```

```

{ establecimiento probabilistico DEPENDIENTE DE LA DENSIDAD DE PASTOS EN EL

```

VECINDARIO

```

    }
    veciplan2(vecsup, vecinf, vecizq, vecder);
    talacober2(v1,v2,v3,v4);
    suma4:= ( (v1*1) + (v2*2) + (v3*3) ) * (inhib/24);
    If suma4=0 then begin
        mc2[yren,xcol]:= 4;
        halla:=true;
    end
    Else begin
        If suma>=1 then begin
            mc2[yren,xcol]:= 4;
            halla:=true;
        end
        Else begin
            If ( suma4 > 0 ) and ( suma4 < 1 ) then begin
                x4:= random;
                If x4<=(1-suma4) then begin
                    mc2[yren,xcol]:= 4;
                    halla:=true;
                end;
            end;
        end;
    end;
end;

    i:= i+1;
end;
end;
Until (halla=true) Or (col=maxcol);
end;
Until (halla=true) Or (ren=maxren);
end;
Until (i=pi) Or (col*ren=maxren*maxcol) ;
end;

end;          { crecemesk4 }

```

```

procedure matamesq(var mcl: mat);
begin

```

```

{ si hay malas rachas los mesquites se pierden una unidad de biomasa
e incluso pueden morir
}

```

```

For ren:=1 to maxren Do begin
    For col:=1 to maxcol Do begin
        If mcl[ren,col]>=4 then begin
            If mcl[ren,col]=6 then
                mcl[ren,col]:=5
            Else begin
                If mcl[ren,col]=5 then
                    mcl[ren,col]:=4
                else begin
                    If mcl[ren,col]=4 then
                        mcl[ren,col]:=0
                end;
            end;
        end;
    end;
end;

end;
end;
end;

```

```

end;          { matamesq  }

procedure menosuno(var mcl:mat);
Begin
  For ren:=1 to maxren Do begin    { para distinguir en el llenado }
    For col:=1 to maxcol Do begin
      mcl[ren,col]:=(-1);
    end;
  end;
end;          { menosuno  }

```

```

procedure cobpasto(var pi: integer);
begin
  For i:=1 to pi Do begin
    halla:= false;
    Repeat begin
      ren:= random(maxren)+1;
      col:= random(maxcol)+1;
      If mcl[ren,col]=-1 then begin
        mcl[ren,col]:=random(3)+1;
        halla:=true;
      end;
    end;
    Until halla=true;
  end;
end;          { cob. pasto  }

```

```

procedure cobmesquite(var pi: integer);
begin
  For i:=1 to pi Do begin
    halla:= false;
    Repeat begin
      ren:= random(maxren)+1;
      col:= random(maxcol)+1;
      If mcl[ren,col]=-1 then begin
        mcl[ren,col]:=random(4)+3;
        halla:=true;
      end;
    end;
    Until halla=true;
  end;
end;          { cobmesquite  }

```

```

procedure menospasto(var pi: integer;var mcl:mat);
begin
  For i:=1 to pi Do begin
    halla:= false;
    Repeat begin
      ren:= random(maxren)+1;
      col:= random(maxcol)+1;
      If mcl[ren,col]=-1 then begin
        mcl[ren,col]:=random(3)+1;
        halla:=true;
      end;
    end;
    Until halla=true;
  end;
end;          { menospasto  }

```

```

procedure menosmesquite(var pi: integer;var mcl:mat);
begin
  For i:=1 to pi Do begin
    halla:= false;
    Repeat begin

```

```

ren:= random(maxren)+1;
col:= random(maxcol)+1;
If mc1[ren,col]=-1 then begin
  mc1[ren,col]:= random(3)+4;
  halla:=true;
end;
end;
Until halla=true;
end;
end;
{ menosmesquite }

procedure pantavac(var ma1,ma2: triz; var mc1,mc2: mat);
begin
  For ren:=1 to maxren Do begin { las demas pantallas van vacias }
    For col:=1 to maxcol Do begin
      ma1[ren,col]:= 0;
      ma2[ren,col]:= 0;
      mc2[ren,col]:= 0;
      If mc1[ren,col]=-1 then { para limpiar lo que queda con -1 }
        mc1[ren,col]:= 0
      end;
    end;
  end;
end;
{ pantavac }

procedure Iniciales(var ma1,ma2:triz; var mc1,mc2:mat;
  coberin,inimesq: real);
begin
  menosuno(mc1);
  If cobtot=1 then begin { 100% cob.veg }
    pi:= round(maxren*maxcol*coberin); { cob. pasto }
    cobpasto(pi);
    pi:= round(maxren*maxcol*inimesq); { cob. mesquite }
    cobmesquite(pi);
  end

  Else begin { cob.veg < 100% }
    pi:= round(maxren*maxcol*coberin);
    menospasto(pi,mc1);

    pi:= round(maxren*maxcol*inimesq); { cob. mesquite }
    menosmesquite(pi,mc1);
  end;
  pantavac(ma1,ma2,mc1,mc2);
  lluvia4(ma1);
end;
{ Iniciales }

procedure evapora(var ma2:triz);
begin
  For ren:=1 to maxren Do begin
    For col:=1 to maxcol Do begin
      If mc2[ren,col]=0 then { si no hay planta, se evapora todo }
        ma2[ren,col]:= 0
      Else begin
        If (mc2[ren,col]=1) And (ma2[ren,col] > 1*Uperma) then
          ma2[ren,col]:= 1*uperma
        Else begin
          If (mc2[ren,col]=2) And (ma2[ren,col] > 2*Uperma) then
            ma2[ren,col]:= 2*uperma
          Else begin
            If (mc2[ren,col]=3) And (ma2[ren,col] > 3*Uperma) then
              ma2[ren,col]:= 3*uperma
            Else

```

```

                If (mc2[ren,col]>=4) And (ma2[ren,col] > 4*Uperma) then
                    ma2[ren,col]:= 4*uperma;
                end;
            end;
        end;
        { es la cantidad necesaria para }
        { soportar un planta clase X }
    end;
    {   evapora   }
end;

```

```

procedure evapotodo(var ma2:triz);
begin
    For ren:=1 to maxren Do begin
        For col:=1 to maxcol Do begin
            { se evapora todo }
            ma2[ren,col]:= 0
        end;
    end;
end;
    {   evapotodo   }

```

```

procedure perturba(var mcl:mat; pastoreo: real);
{ esta rutina quita biomasa a las plantas }

begin
    For ren:=2 to (maxren-1) Do begin
        For col:=2 to (maxcol-1) Do begin
            If (mcl[ren,col]>0) and (mcl[ren,col]<4) then begin
                { al mesquite no le hacen nada }

                a:=random;

                If a<=pastoreo then begin
                    {
                        mcl[ren,col]:= mcl[ren,col]-1 ; }
                }
                { la perturbacion es de cuatro celdas de magnitud }

                If (mcl[ren-1,col-1]>-2) and (mcl[ren-1,col-1]<4) then
                    mcl[ren-1,col-1]:= 0 ;

                If (mcl[ren-1,col-1]>-2) and (mcl[ren-1,col]<4) then
                    mcl[ren-1,col]:= 0 ;

                If (mcl[ren,col-1]>-2) and (mcl[ren,col]<4) then
                    mcl[ren,col-1]:= 0 ;

                If (mcl[ren,col]>-2) and (mcl[ren,col]<4) then
                    mcl[ren,col]:= 0 ;

                end;
            end;
        end;
    end;
    {   perturba   }
end;

```

```

procedure perturba2(var mcl,mc2:mat; var pastoreo,eficien: real);

```

```

{ esta rutina quita biomasa a las plantas y lo reemplaza con un mesquite}
begin
  IF pastoreo > 0 THEN BEGIN
    randomize;
    For ren:=1 to (maxren) Do begin
      For col:=1 to (maxcol) Do begin
        If ( mcl[ren,col] > 0 ) and ( mcl[ren,col] < 4 ) then begin
          { al mesquite no le hacen nada }
          b:=azar;
          If b<=pastoreo then begin
            mcl[ren,col]:= 0;
            mc2[ren,col]:= 0;
            { un porcentaje de las veces se reemplaza por mesquite }
            b:= azar;
            If b < eficien then begin
              mcl[ren,col]:= 4;
              mc2[ren,col]:= 4;
            end;
          end;
        end;
      end;
    end;
  END
ELSE BEGIN
  END;
end;          { perturba2 }

```

```

procedure perturbaca(var mcl:mat; var pastoreo,propast: real);

```

```

{ esta rutina hace AGUJEROS en la cubierta de pasto, simulando
PERTURBACIONES IRREVERSIBLES EN EL SUELO

```

```

NO Afecta la cubierta de mesquite
}

```

```

begin

```

```

  IF pastoreo>0 THEN BEGIN

```

```

    numpert:= round(maxcol*maxren*pastoreo*propast);

```

```

    For cp:=1 to numpert Do begin

```

```

      Repeat begin

```

```

        bujero:= false;

```

```

        c:= random(maxcol) + 1;

```

```

        r:= random(maxren) + 1;

```

```

        If (mcl[r,c]>0) and (mcl[r,c]<4 ) then begin

```

```

          mcl[r,c]:=-2;

```

```

          bujero:= true;

```

```

        end;

```

```

      end;

```



```

        Until bujero=true;
    end;

END
ELSE BEGIN
END;

end;          {   perturbaca   }

procedure perturbacacum(var mcl:mat; var pastoreo,propast,pasacu: real);
{ esta rutina hace AGUJEROS en la cubierta vegetal, siumlando
PERTURBACIONES IRREVERSIBLES EN EL SUELO
ACUMULADAS ADEMAS
}
begin
    IF pastoreo>0 THEN BEGIN
        numpert:= round( maxcol * maxren * pastoreo );
        paso:= numpert { /repe };

        { BLOQUEANDO REPE SE LOGRA QUE LA PERTURBACION ACUMULADA NO ESTE
        ACOTADA A UN NUMERO DE ITERACIONES
        }

        If paso >= 1 then begin
            pasodis:= round(paso);
            pasodis2:= round(pasodis*fac2);
            cuentap2:=0;

            For cp:=1 to pasodis Do begin

                vivos:= 0;
                Repeat begin
                    vivos:= vivos +1;
                    bujero:= false;
                    c:= random(maxcol) + 1;
                    r:= random(maxren) + 1;
                    If (mcl[r,c]>0) AND (mcl[r,c]<4) then begin

{ estas perturbaciones solo le pegan a los pastos;
a los mesquites no les pasa nada
}

                        vivos:= 0;
                        ranf2:= random;
                        If (ranf2<0.5) AND (cuentap2<=pasodis2) then begin
                            If pasodis2>0 then begin
                                mcl[r,c]:=-2;
                                cuentap2:= cuentap2+1;
                                bujero:= true;
                            end;

                        end
                        ELSE begin
                            mcl[r,c]:=0;
                            bujero:= true;
                            vivos:=0;
                        end;

                    end;

                end;
                Until (bujero=true) OR (vivos=maxren*maxcol);
            end;

        Else begin

```

```

pasacu:= pasacu + paso;

If pasacu>=1 then begin
  pasacu:=0;
  vivos:=0;
  Repeat begin
    vivos:= vivos+1;
    bujero:= false;
    c:= random(maxcol) + 1;
    r:= random(maxren) + 1;
    ranf2:= random;
    If (ranf2<=fac2) AND (fac2>0) then begin
      mcl[r,c]:=-2;
      bujero:= true;
      vivos:=0;
    end
    Else begin
      mcl[r,c]:=0;
      bujero:= true;
      vivos:=0;
    end;
  end;
  Until (bujero=true) OR (vivos=maxren*maxcol);
end;

end;

END
ELSE BEGIN
END;
vivos:=0;
end;
      {   perturvacacacum   }

```

```

procedure VecIng(var vecsup,limsup: integer);
begin
  If ren=1 then
    vecsup:= 1
  Else
    vecsup:= ren-1;
  limsup:= ren;
end;
      { VecIng }

```

```

procedure VecLat(var vecizq,vecder: integer);
begin
  If col=1 then
    vecizq:= 1
  Else
    vecizq:= col-1;
  If col= maxcol then
    vecder:= maxcol
  Else
    vecder:= col+1;
end;
      { VecLat }

```

```

procedure VecEgre(var vecinf,liminf: integer);
begin
  If ren=maxren then
    vecinf:= maxren
  Else
    vecinf:= ren+1;
  liminf:= ren;
end;
      { VecEgre }

```

```

procedure donificaI(var r,c: integer);
begin
  If ren= 1 then      { esta seccion donifica el espacio de ingreso }
    r:= maxren;
  If (col=1) or (col=maxcol) then begin
    If col=1 then
      c:= maxcol
    Else
      c:= 1
  end;
end;
      { donificaI }

```

```

procedure ingreperI(var mal:triz; var totingre: real);
begin
  totingre:= 0;
  mal[r,c]:= 0;
end;
      { ingreperI }

```

```

procedure ingrevacio(var mal:triz; var totingre: real);
begin
  If r=ren-1 then begin
    If c=col-1 then begin
      If (mal[r,c]>UdiaIzq) OR (mal[ren,col]>UdiaIzq) then begin
        totingre:=abs(mal[r,c]-mal[ren,col])+ totingre;
      end;
    end;
    If c= col then begin
      If (mal[r,c]>UVert) OR (mal[ren,col]>UVert) then begin
        totingre:=abs(mal[r,c]-mal[ren,col])+ totingre;
      end;
    end;
    If c= col+1 then begin
      If (mal[r,c]>UDiaDer) OR (mal[ren,col]>UDiaDer) then begin
        totingre:=abs(mal[r,c]-mal[ren,col])+ totingre;
      end;
    end;
  end;
end;

If r=ren then begin      { esto tampoco se donifica }
  If c=col-1 then begin
    If (mal[r,c]>UIzq) OR (mal[ren,col]>UIzq) then
      totingre:=(mal[r,c]+mal[ren,col]) + totingre-2*UIzq;
  end;
  If c= col+1 then begin
    If (mal[r,c]>UDer) OR (mal[ren,col]>UDer) then
      totingre:=(mal[r,c]+mal[ren,col]) + totingre - 2*UDer;
  end;
end;

```

```

end;          {   ingrevacio   }

procedure ingrepasto(var mal:triz; var totingre: real);
begin
  If r=ren-1 then begin
    If c=col-1 then begin
      If (mal[r,c]>UdiaIzqV) OR (mal[ren,col]>UdiaIzqV) then begin
        totingre:=abs(mal[r,c]-mal[ren,col])+ totingre;

        end;
      end;
    If c= col then begin
      If (mal[r,c]>UvertV) OR (mal[ren,col]>UvertV) then begin
        totingre:=abs(mal[r,c]-mal[ren,col])+ totingre;

        end;
      end;
    If c= col+1 then begin
      If (mal[r,c]>UDiaDerV) OR (mal[ren,col]>UDiaDerV) then begin
        totingre:=abs(mal[r,c]-mal[ren,col])+ totingre;

        end;
      end;
    end;
  end;
end;

If r=ren then begin      { esto no se donifica }
  If c=col-1 then begin
    If (mal[r,c]>UIzqV) OR (mal[ren,col]>UIzqV) then begin

      end;
    end;
  If c= col+1 then begin
    If (mal[r,c]>UDerV) OR (mal[ren,col]>UDerV) then
      totingre:=(mal[r,c]+mal[ren,col]) + totingre-2*UDerV;
    end;
  end;
end;

end;          { ingrepasto }

```

```

procedure ingremesq(var mal:triz; var totingre: real);
begin
  If r=ren-1 then begin
    If c=col-1 then begin
      If (mal[r,c]>UdiaIzqV) OR (mal[ren,col]>UdiaIzqV) then begin
        totingre:=abs(mal[r,c]-mal[ren,col])+ totingre;

        end;
      end;
    end;
  end;
end;

```

```

If c= col then begin
    If (mal[r,c]>UVertV) OR (mal[ren,col]>UvertV) then begin
        totingre:=abs(mal[r,c]-mal[ren,col])+ totingre;
    end;
end;

If c= col+1 then begin
    If (mal[r,c]>UDiaDerV) OR (mal[ren,col]>UDiaDerV) then begin
        totingre:=abs(mal[r,c]-mal[ren,col])+ totingre;
    end;
end;

end;

If r=ren then begin      { esto no se donifica }
    If c=col-1 then begin
        If (mal[r,c]>UIzqV) OR (mal[ren,col]>UIzqV) then begin
            end;
        end;
        If c= col+1 then begin
            If (mal[r,c]>UDerV) OR (mal[ren,col]>UDerV) then
                totingre:=(mal[r,c]+mal[ren,col]) + totingre-2*UDerV;
            end;
        end;
    end;
end;

end;      { ingremesq }

procedure donificaE(var r,c: integer);
begin
    If ren= maxren then      { esta seccion donifica el espacio de Egreso }
        r:= 1;
    If (col=1) or (col=maxcol) then begin
        If col=1 then
            c:= maxcol
        Else
            c:= 1
    end;
end;

end;      { donificaE }

```

```

procedure CalcEgreso(var totegre,x: real);
begin
    IF (mcl[r,c]=-2) THEN BEGIN
        { lo que hay que hacer SI HAY PERTURBACION
          IRREVERSIBLE }

        totegre:= 0;
        mal[r,c]:= 0;

    END;      { fin de PERTURBACION IRREVERSI BLR }

    IF (mcl[r,c]>0) And (mcl[r,c]<4) THEN BEGIN
        { lo que hay que hacer SI HAY planta }
        If r=ren+1 then begin      { y no es mesquite }
            If c=col-1 then begin

```

```

    If (mal[r,c]<UediaIzqV) OR (x<UediaIzqV) then begin
        totegre:=abs(x-mal[r,c]) + totegre;
    end;
end;
If c= col then begin
    If (mal[r,c]<UeVertV) OR (x<UeVertV) then begin
        totegre:=abs(x-mal[r,c]) + totegre;
    end;
end;
If c= col+1 then begin
    If (mal[r,c]<UeDiaDerV) OR (x<UeDiaDerV) then begin
        totegre:=abs(x-mal[r,c]) + totegre;
    end;
end;
end;
end;
If r=ren then begin      { no se donifica }
    If c=col-1 then begin
        If (mal[r,c]>UeIzqV) OR (x>UeIzqV) then
            totegre:=(x+mal[r,c]) + totegre - 2*UeIzqV;
        end;
    If c= col+1 then begin
        If (mal[r,c]>UeDerV) OR (x>UeDerV) then
            totegre:=(x+mal[r,c]) + totegre - 2*UeDerV;
        end;
    end;
end;
END;                {          fin de PLANTA          }

IF (mcl[r,c]=0) THEN
BEGIN { lo que hay que hacer si NO hay PASTO }
    If r=ren+1 then begin
        If c=col-1 then begin
            If (mal[r,c]<UediaIzq) OR (x<UediaIzq) then begin
                totegre:=abs(x-mal[r,c]) + totegre;
            end;
        end;
    end;
    If c= col then begin
        If (mal[r,c]<UeVert) OR (x<UeVert) then begin
            totegre:=abs(x-mal[r,c]) + totegre;
        end;
    end;
    If c= col+1 then begin
        If (mal[r,c]<UeDiaDer) OR (x<UeDiaDer) then begin
            totegre:=abs(x-mal[r,c]) + totegre;
        end;
    end;
end;

```

```

        end;

    end;
end;

If r=ren then begin          { no se donifica }
    If c=col-1 then begin
        If (mal[r,c]>UeIzq) OR (x>UeIzq) then
            totegre:=(x+mal[r,c]) + totegre - 2*UeIzq;
        end;
        If c= col+1 then begin
            If (mal[r,c]>UeDer) OR (x>UeDer) then
                totegre:=(x+mal[r,c]) + totegre - 2*UeDer;
            end;
        end;
    end;
END;

end;                                { CalcEgreso }

procedure CalcEgreMesq(var totegre,x: real);
begin
    IF (mcl[r,c]>=4) THEN BEGIN          { lo que hay que hacer SI HAY MESQUITE }
        If r=ren+1 then begin
            If c=col-1 then begin

                If (mal[r,c]<UediaIzqV) OR (x<UediaIzqV) then begin

                    totegre:=abs(x-mal[r,c]) + totegre;

                end;

            end;

            If c= col then begin

                If (mal[r,c]<UeVertV) OR (x<UeVertV) then begin

                    totegre:=abs(x-mal[r,c]) + totegre;

                end;

            end;

            If c= col+1 then begin

                If (mal[r,c]<UediaDerV) OR (x<UediaDerV) then begin

                    totegre:=abs(x-mal[r,c]) + totegre;

                end;

            end;

        end;

    end;
end;

If r=ren then begin          { no se donifica }
    If c=col-1 then begin
        If (mal[r,c]>UeIzqV) OR (x>UeIzqV) then
            totegre:=(x+mal[r,c]) + totegre - 2*UeIzqV;
        end;
        If c= col+1 then begin
            If (mal[r,c]>UeDerV) OR (x>UeDerV) then
                totegre:=(x+mal[r,c]) + totegre - 2*UeDerV;
            end;
        end;
    end;
end;

```

```

end;
END;          {      fin de CalcEgreMesq      }
end;          { CalcEgreMesq }

```

```

procedure veciplan(var vecsup,vecinf,vecizq,vecder : integer);
begin
  If r=1 then
    vecsup:= r
  Elee
    vecsup:= r-1;
  If r=maxren then
    vecinf:= maxren
  Else
    vecinf:= r+1;
  If c=1 then
    vecizq:= c
  Else
    vecizq:= c-1;
  If c= maxcol then
    vecder:= maxcol
  Else
    vecder:= c+1;
end;          { Veciplan }

```

```

procedure talacober(var v1,v2,v3,v4: real);
begin
  v1:= 0; v2:= 0; v3:= 0; v4:= 0;
  For contren:= vecsup to vecinf do begin
    For contcol:= vecizq To vecder do begin
      dc:= contcol;  dr:= contren;
{donifica a los lados }
      If (r=1) Or (r=maxren) then begin
        If r= 1 then
          contren:=maxren
        Else
          contren:=1
      end;
{ donifica arriba y abajo }
      If (c=1) Or (c=maxcol) then begin
        If c=1 then
          contcol:= maxcol
        Else
          contcol:= 1
      end;
      If mcl[contren,contcol]>0 then begin
        If mcl[contren,contcol]=1 then
          v1:= v1+1;
        If mcl[contren,contcol]=2 then
          v2:= v2+1;
        If mcl[contren,contcol]=3 then
          v3:= v3+1;
        If mcl[contren,contcol]>=4 then
          v4:= v4+1;
      end;
      contren:= dr;  contcol:= dc;
    end;  { contcol }
  end;

```



```

        end;      { contren }

end;      { talacober }

procedure plantal(var mc1,mc2:mat);
begin
  If mc1[r,c]=1 then begin
    If ma2[r,c]<uperma then      { se muere }
      mc2[r,c]:= 0
    Else begin
      If ma2[r,c]>=(2*uperma) then { de 1 a 2 }
        mc2[r,c]:= 2
      Else
        mc2[r,c]:= mc1[r,c]      { sigue igual }
    end;
  end;

end;      { planta 1}

procedure planta2(var mc1,mc2:mat);
begin
  If mc1[r,c]=2 then begin
    If ma2[r,c]<uperma then      { se muere }
      mc2[r,c]:= 0
    Else begin
      If ma2[r,c]>=(3*uperma) then { de 2 a 3 }
        mc2[r,c]:= 3
      Else begin
        If ma2[r,c]<(2*Uperma) then
          mc2[r,c]:= 1          { de 2 a 1 }
        Else
          mc2[r,c]:= mc1[r,c]   { sigue igual }
        end;
      end;
    end;

end;      { planta 2}

procedure planta3(var mc1,mc2:mat);
begin
  If mc1[r,c]=3 then begin
    If ma2[r,c]<uperma then      { se muere }
      mc2[r,c]:= 0
    Else begin
      If ma2[r,c]>=(3*uperma) then { de 3 a 3 }
        mc2[r,c]:= 3
      Else begin
        If ma2[r,c]<(2*Uperma) then
          mc2[r,c]:= 1          { de 3 a 1 }
        Else begin
          If ma2[r,c]<(3*Uperma) then
            mc2[r,c]:= 2        { de 3 a 2 }
          end;
        end;
      end;
    end;

end;      { planta 3}

procedure meskaite(var mc1,mc2:mat);
{ los umbrales de crecimiento son mayores porque se simulan plantas
mas grandes
}

```

```

begin
  If mc1[r,c]=4 then begin
    If ma2[r,c]<uperma then { se muere }
      mc2[r,c]:= 0
    Else begin
      If ma2[r,c]>=(3*uperma) then { de 4 a 5 }
        mc2[r,c]:=5
      Else begin
        If ( uperma<=ma2[r,c] ) and ( ma2[r,c]<(3*Uperma) ) then
          mc2[r,c]:= 4 { de 4 a 4 }
        end;
      end;
    end;
  end;
end;

If mc1[r,c]=5 then begin
  If ma2[r,c]<uperma then { se muere }
    mc2[r,c]:= 0
  Else begin
    If ma2[r,c]>=(4*uperma) then { de 5 a 6 }
      mc2[r,c]:=6
    Else begin
      If (1*uperma<=ma2[r,c] ) and ( ma2[r,c]<(4*Uperma) ) then
        mc2[r,c]:= 4 { de 5 a 4 }
      end;
      If ( 4*uperma<=ma2[r,c] ) and ( ma2[r,c]<(5*Uperma) ) then
        mc2[r,c]:= 5 { de 5 a 5 }
      end;
    end;
  end;
end;

If mc1[r,c]=6 then begin
  If ma2[r,c]<uperma then { se muere }
    mc2[r,c]:= 0
  Else begin
    If ma2[r,c]>=(5*uperma) then { de 6 a 6 }
      mc2[r,c]:=6
    Else begin
      If ( 4*uperma<=ma2[r,c] ) and ( ma2[r,c]<(5*Uperma) ) then
        mc2[r,c]:= 5 { de 6 a 5 }
      end;
      If ( 3*uperma<=ma2[r,c] ) and ( ma2[r,c]<(4*Uperma) ) then
        mc2[r,c]:= 4 { de 6 a 4 }
      end;
    end;
  end;
end;
end; { meskaite }

```

```

procedure cober(var mc2:mat);

```

```

{ evalua la cobertura vegetal para el tiempo siguiente incluyendo:
  incremento en biomasa de mesquite y pastos
  colonizacion de celdas vacias para los pastos }

```

```

begin
  For r:=1 to maxren do begin
    For c:=1 to maxcol do begin
      veciplan(vecsup,vecinf,vecizq,vecder);
      cuepla:= 0;
      talacober(v1,v2,v3,v4);
    } AA } If mc1[r,c]>0 then begin
      { reglas de crecimiento y permanencia }
      planta1(mc1,mc2);
      planta2(mc1,mc2);
    end;
  end;
end;

```

```

        planta3(mc1,mc2);
        meskaite(mc1,mc2);

    { AA } end

{ reglas de colonizacion por vecinos }

{ BB }     Else begin
            { potencial de colonizacion en funcion
              del estado de la planta }

            cuepla:= v3 + ( v2/2 );

{ AQUI ES DONDE SE PERPETUA LA PERTURBACION POR VACAS }

            If mc1[r,c]=-2 then

                mc2[r,c]:=-2

            Else begin

                If mc1[r,c]=0 then begin

                    If (cuepla>=voisines) and (ma2[r,c]>=Ucoloniza) then
                        mc2[r,c]:= 1

                    Else

{ Si hay un mesquite en el vecindario se chingose la colonizada

                        mc2[r,c]:= 0;

                }

                end

                Else begin

                    mc2[r,c]:= mc1[r,c]

                end;

            end;

{ BB }     end;

        end;      { c --> maxcol }
        end;      { r --> maxren }

end;              { cober }

```

```

procedure vecinitos(var cuepla: real);
begin
    For contren :=vecsup to vecinf do begin
        For contcol:= vecizq To vecder do begin

            dc:= contcol;  dr:= contren;

                                                                {donifica a los lados }
            If (r=1) Or (r=maxren) then begin
                If r= 1 then
                    contren:=maxren
                Else
                    contren:=1
            end;

                                                                { donifica arriba y abajo }
            If (c=1) Or (c=maxcol) then begin
                If c=1 then

```

```

        contcol:= maxcol
    Else
        contcol:= 1
    end;

    If yerba= true then begin { cob. veg }

        If mcl[contren,contcol]>0 then
            cuepla:= cuepla + 1;
            contren:= dr; contcol:= dc;

        end

    Else begin { cob. agua }

        If mal[contren,contcol]>=Uperma then
            cuepla:= cuepla + 1;
            contren:= dr; contcol:= dc;

        end;

    end; { contcol }
end; { contren }

end; { vecinitos }

```

```

procedure nitos(var IndAgH: real);
begin
    veciplan(vecsup,vecinf,vecizq,vecder);
    cuepla:= 0;
    vecinitos(cuepla);
    cuepla:= cuepla-1; { para quitar el centro dela vecindad }
    IndAgH:= sqr( (cuepla/8) - mah) + IndAgH;
end; { nitos }

```

```

procedure veci(var IndAgH: real);
begin
    For r:=1 to maxren do begin
        For c:=1 to maxcol do begin
            If yerba=true then begin { cub. veg }
                If mcl[r,c]>0 then begin
                    nitos(IndAgH);
                end;
            end
            Else begin { cub. agua }
                If mal[r,c]>=Uperma then begin
                    nitos(IndAgH);
                end;
            end;
        end;
    end; { c }
end; { r }
end; { veci }

```

```

procedure cob2(var IndAgH,IndAgHa: real);
{ evalua las coberturas vegetal y agua para el IA }
begin
    veci(IndAgH);
    If yerba=true then
        IndAgH:= 1 - (IndAgH / cue)
    Else
        IndAgHa:= 1 - (IndAgH / cue);
end; { cob2 }

```

```

procedure Pinta (var veces: integer;
                 var largo,eslar,ancho,esanch: real);
begin
  { ClearDevice;
  }
  str(veces,s);
  { OutTextXY(1,1,'XI'); }           { tipo de simulacion }
  {
  OutTextXY(10,30,'Iteracion: ');
  OutTextXY(120,30,s);
  }
  { If veces=(repe-1) then begin
    SetColor(black);
    str(largo:6:4,s);
    OutTextXY(10,40,'largo: ');
    OutTextXY(120,40,s);
    str(eslar:6:4,s);
    OutTextXY(10,50,'e.s.lar: ');
    OutTextXY(120,50,s);

    str(ancho:6:4,s);
    OutTextXY(200,30,'ancho: ');
    OutTextXY(280,30,s);
    str(esanch:6:4,s);
    OutTextXY(200,40,'e.s.ancho: ');
    OutTextXY(280,40,s);
  end;
  }

tot:= 0;
For contren:=1 to maxren Do begin
  For contcol:=1 to maxcol do begin
    mancha:= round(mcl[contren,contcol]);

    cobertura:= round(mal[contren,contcol]) ;

    If cobertura=0 then
      cob:= 15
    Else begin
      If cobertura=1 then
        cob:= 11 {14 }
      Else begin
        If cobertura= 2 then
          cob:= 11 {2}
        Else begin
          If cobertura=3 then
            cob:=11 {1}
          Else
            cob:= 1 {4} ;
        end;
      end;
    end;
  end;
end;

{ mancha representa a la cubierta vegetal
1 2 3
14= amarillio 1=azul 2=verde 4=rojo 15=blanco 8=gris
}

  If (mancha=0) then
    mancha:= 15
  Else begin

    If mancha=1 then

```

```

        mancha:= 14
    else begin
        If mancha= 2 then
            mancha:= 2
        Else begin
            If mancha=3 then
                mancha:= 1
            else begin
                If mancha=-2 then
                    mancha:=8 {celda con valor -2 }
                else
                    mancha:=4 {celda con meskit }
                end;
            end;
        end;
    end;

end;

end;

For amr:= ( contren+(contren-1) ) to (2*contren) Do begin
    For amc:= ( contcol+(contcol-1) ) to (2*contcol) Do begin
{
        PutPixel(amc+250,amr+80,cob);
    }
        PutPixel(amc+50,amr+80,mancha);

    end;

end;

{
    tot:= tot + mal[contren,contcol]; }
end;

{
    str(round(tot),s);
    OutTextXY(100,200,s); }
end;

{ Pinta }

procedure valoresbase(var UDiaIzq,UDiaDer,UVert: real;
    var UDiaIzqV,UDiaDerV,UVertV: real;
    var UeDiaIzq,UeDiaDer,UeVert: real;
    var UeDiaIzqV,UeDiaDerV,UeVertV: real);
begin
    UDiaIzq:= 010; UDiaDer:=010; UIzq:=1000; UDer:=1000; UVert:=10;
    UDiaIzqV:= 10; UDiaDerV:=10; UIzqV:=1000; UDerV:=1000; UVertV:=10;

    UeDiaIzq:= 10; UeDiaDer:= 10; UeIzq:=1000; UeDer:= 1000;
    UeVert:= 10;

    UeDiaIzqV:= 40; UeDiaDerV:= 40; UeIzqV:= 4000;
    UeDerV:= 4000.0; UeVertV:= 40;

end;

{ valoresbase }

procedure valorespert(var UDiaIzqP,UDiaDerP,UVertP: real;
    var UeDiaIzqP,UeDiaDerP,UeVertP: real);
begin
    UDiaIzqP:= 2000.0; UDiaDerP:=2000.0;
    UIzqP:=2000; UDerP:=2000;
    UVertP:=0.0;

    UeDiaIzqP:= 2000.0; UeDiaDerP:= 2000.0;
    UeIzqP:= 2000; UeDerP:= 2000;
    UeVertP:= 0.0;

```

```

end;                                { valorespert }

procedure valoresmesq(var UDiaIzq,UDiaDer,UVert: real;
                      var UDiaIzqV,UDiaDerV,UVertV: real;
                      var UeDiaIzq,UeDiaDer,UeVert: real;
                      var UeDiaIzqV,UeDiaDerV,UeVertV: real);
begin
  UDiaIzq:= 10.0; UDiaDer:=10.0; UIzq:=2000; UDer:=2000; UVert:=10.0;
  UDiaIzqV:= 40; UDiaDerV:=40; UIzqV:=2000; UDerV:=2000; UVertV:=40;

  UeDiaIzq:= 10.0; UeDiaDer:= 10.0; UeIzq:= 2000; UeDer:= 2000;
  UeVert:= 10.0;

  UeDiaIzqV:= 40; UeDiaDerV:= 40; UeIzqV:= 2000;
  UeDerV:= 2000; UeVertV:= 40;
end;                                { valoresmesq }

procedure adentro(var totingre:real);
begin
  For r:=vecsup to limsup Do begin
    For c:=vecizq to vecder Do begin
      If mcl[r,c]=-2 then begin
        ingrepert(mal,totingre);
      end
      Else begin
        If mcl[r,c]=0 then begin
          ingrevacio(mal,totingre);
        end
        Else begin
          If mcl[r,c]>=4 then begin
            { los valores umbrales se modifican con el mesquite }
            valoresmesq(UDiaIzq,UDiaDer,UVert,UDiaIzqV,
                        UDiaDerV,UVertV,UeDiaIzq,UeDiaDer,
                        UeVert,UeDiaIzqV,UeDiaDerV,UeVertV);
            ingremesq(mal,totingre);
            { los valores de los umbrales regresan a sus condiciones
              originales }
            valoresbase(UDiaIzq,UDiaDer,UVert,UDiaIzqV,
                        UDiaDerV,UVertV,UeDiaIzq,UeDiaDer,
                        UeVert,UeDiaIzqV,UeDiaDerV,UeVertV);
          end
          Else begin
            ingrepasto(mal,totingre);
          end;
        end;
      end;
    end;
  end;
end;

end;                                { adentro }

procedure afuera(var totegre,x: real);
begin
  For r:= liminf to vecinf Do begin
    For c:= vecizq to vecder Do begin
      If mcl[r,c]<>4 then

```

```

        CalcEgreso(totegre,x)
    Else begin
{ los valores umbrales se modifican con el mesquite
}

        valoresmesq(UDiaIzq,UDiaDer,UVert,UDiaIzqV,
                    UDiaDerV,UVertV,UeDiaIzq,UeDiaDer,
                    UeVert,UeDiaIzqV,UeDiaDerV,UeVertV);

        CalcEgreMesq(totegre,x);

{ los valores de los umbrales regresan a sus condiciones
  originales }

        valoresbase(UDiaIzq,UDiaDer,UVert,UDiaIzqV,
                    UDiaDerV,UVertV,UeDiaIzq,UeDiaDer,
                    UeVert,UeDiaIzqV,UeDiaDerV,UeVertV);

        end;
    end;
end;

        { afuera }

procedure subtalacha(var x,totegre: real);
begin
    x:= 0;

    If microvar='s' then begin

        varazar:= random(10) + 1;
        If varazar > 9 then
            valorespert(UDiaIzqP,UDiaDerP,UVertP,
                        UeDiaIzqP,UeDiaDerP,UeVertP);

        end;

        adentro(totingre);
        x:= totingre;

        totegre:= 0;
        afuera(totegre,x);

end;

        { subtalacha }

procedure talachacol(var ma2:triz; var parcial: real);
begin
    parcial:= 0;
    For col:= 1 to maxcol Do begin

        VecIng(vecsup,limsup);
        VecLat(vecizq,vecder);
        totingre:= 0;
        VecEgre(vecinf,liminf);

        subtalacha(x,totegre);

        If totegre>=x then begin
            y:=0
        end

        Else
            y:= x - totegre;

        ma2[ren,col]:= y+ma1[ren,col];
    end;
end;

```



```

        parcial:= parcial + ma2[ren,col];
    end;
        { maxcol }
end;
        { talachacol }

```

```

procedure hipertalacha(var ma2: triz);
begin
    For ren:= 1 to maxren Do begin
        talachacol(ma2,parcial);
    end;
        { maxren }

```

```

end;
        { hipertalacha }

```

```

procedure proporciones(var sumpro,propast: real);
Begin
    v0:= 0; v1:= 0; v2:=0; v3:= 0; v4:=0; v5:= 0; v6:= 0;
    For ren:=1 to maxren Do begin
        For col:=1 to maxcol Do begin
            If mc1[ren,col]=0 then
                v0:= v0+1;
            If mc1[ren,col]=1 then
                v1:= v1+1;
            If mc1[ren,col]=2 then
                v2:= v2+1;
            If mc1[ren,col]=3 then
                v3:= v3+1;
            If mc1[ren,col]=4 then
                v4:= v4+1;
            If mc1[ren,col]=5 then
                v5:= v5+1;
            If mc1[ren,col]=6 then
                v6:= v6+1;

            end;
        a:= maxren*maxcol;
        write(arch,(v0/a):5:3,' ',(v1/a):5:3,' ',(v2/a):5:3,' ');
        write(arch,(v3/a):5:3,' ',(v4/a):5:3,' ');
        write(arch,(v5/a):5:3,' ',(v6/a):5:3,' ');
        sumpro:= (v1/a)+(v2/a)+(v3/a)+(v4/a)+(v5/a)+(v6/a) ;
        propast:= (v1/a)+(v2/a)+(v3/a);

        write(arch,((v4/a)+(v5/a)+(v6/a)):5:3,' ');
        write(arch,(propast):5:3,' ');

end;
        { proporciones }

```

```

procedure propor2(var sumpro2: real);
Begin
    v0:= 0; v1:= 0; v2:=0; v3:= 0; v4:=0;
    For ren:=1 to maxren Do begin
        For col:=1 to maxcol Do begin
            If mc2[ren,col]=0 then
                v0:= v0+1;
            If mc2[ren,col]=1 then
                v1:= v1+1;

```

```

        If mc2[ren,col]=2 then
            v2:= v2+1;
        If mc2[ren,col]=3 then
            v3:= v3+1;
        If mc2[ren,col]>=4 then
            v4:= v4+1;
    end;
end;
a:= maxren*maxcol;
write(arch,(v0/a):5:3,' ',(v1/a):5:3,' ',(v2/a):5:3,' ');
write(arch,(v3/a):5:3,' ',(v4/a):5:3,' ');
writeln(arch);
sumpro2:= (v1/a)+(v2/a)+(v3/a)+(v4/a);
end;
                                { propor2 }

procedure trans;
begin
    Assign(arch2,'trans.txt');
    Rewrite(arch2);
    For ren:=1 to maxren Do begin
        For col:=1 to maxcol Do begin
            write(arch2,mc1[ren,col],' ');
        end;
        writeln(arch2);
    end;
    Close(arch2);
end;
                                { trans }

procedure iguala(var ma2: triz);
begin
{ debido a que bajo el mesquite se acumula mucha agua el balance se hace
sin mesquite
}
    id:= ma2[1,1];
    For ren:= 1 to maxren Do begin { esto halla el mas grande en ma2 }
        For col:= 1 to maxcol Do begin
            If (ma2[ren,col]>id) And (mc1[ren,col]<4) then
                id:= ma2[ren,col];
        end;
    end;

    For ren:= 1 to maxren Do begin { esto divide a ma2 / el mas grande }
        For col:= 1 to maxcol Do begin

            { si se pone un factor=171 las coberturas promedio son de 38%
para todas las simulaciones se uso factor=177 }

                If ma2[ren,col]>0 then
                    ma2[ren,col]:= round( (ma2[ren,col]/id) * 171 )
                Else
                    ma2[ren,col]:= 0;
        end;
    end;
end;
                                { iguala }

procedure iguaB(var ma2: triz);
begin
    For ren:= 1 to maxren Do begin
        For col:= 1 to maxcol Do begin
            If ma2[ren,col]>4*uperma then { por si se pasa }
                ma2[ren,col]:=4*uperma;
            If ma2[ren,col]<0 then { por si se MENOSpasa }

```

```

                ma2[ren,col]:=0;
            end;
        end;
    end;
    { iguaB }
end;

```

```

procedure agual(var sumagual: real);
begin
    sumagual:=0;
    For ren:= 1 to maxren Do begin
        For col:= 1 to maxcol Do begin
            sumagual:= ma1[ren,col] + sumagual;
        end;
    end;
    sumagual:= sumagual/(maxren*maxcol);
end;
    { agual }

```

```

procedure agua2(var sumagua2: real);
begin
    sumagua2:=0;
    For ren:= 1 to maxren Do begin
        For col:= 1 to maxcol Do begin
            sumagua2:= ma2[ren,col] + sumagua2;
        end;
    end;
    sumagua2:= sumagua2/(maxren*maxcol);
end;
    { agua2 }

```

```

procedure tragadat(var coberin,inimesq,cobtot: real;
                  var pormesq,porsiem,pastoreo, pluiefac,eficien: real;
                  var voisines, repe: integer;var microvar: char);
Begin
    writeln;
    { write('Cobertura inicial de pasto (de 0 a 1): ');
    }
    { readln(coberin); } { %cob inicial pasto va de 0 a 1 }

    writeln;
    { write('Cobertura inicial de mesquite (de 0 a 1): ');
    }
    { readln(inimesq); } { cobertura inicial de mesquite }

    writeln;
    cobtot:= coberin+inimesq; { cob. inicial total }

    { write('Tasa de crecimiento poblacional del mesquite (en %): ');
    }
    { readln(pormesq); } { tasa de crecimiento intrinseca del mesquite }

    { pormesq:= 0.0;
    }

    writeln;

    { write('% sup. de pasto que se resiembr en aºo buenos (de 0 a 1): ');
    }
    { readln(porsiem); } { %sup. que se resiembr en aºo buenos }

    porsiem:= 0;
    writeln;

    { write('Perturbacion (0 a 1): ');

```

```

}
{
  readln(pastoreo); } { perturbacion va de 0 a 1 }
  coberin:= 0.2;
  inimesq:= 0.0;
  pastoreo:= 0.0; [ % de perturbacion de la cubierta de pasto }
{ el valor pastoreo sirve para perturbaciones reversibles
  e irreversibles; si vale 0 es que no hay perturbacion
}
  fac2:=0.01;
{ NUEVO FACTOR: las perturbaciones irreversibles afectan por
  separado a la vegetacion y al suelo;
  pastoreo: es el % de perturbacion que remueve vegetacion;
  fac2: es el % de pastoreo que afecta ademas al suelo
  este es un factor que diluye el efecto irreversible
}
  cronico:= 1; { 1 = si 0 = no, oseease es perturbacion de pulso }
  reversible:= 1; { 1 = si 0 = no, oseease es pert. irreversible }
  eficien:= 0.80; { % de las perturbaciones que se ocupan por mesquite }
  inhib:= 1; { capacidad de inhibicion del vecindario de pasto }
{
  si el tamao maximo de un macollo es 3, el valor maximo que se puede
  alcanzar en el vecindario de 8 celdas es 24; el valor de inhib=1 implica
  que el efecto inhibitor de "una unidad de pasto" es 1/24, si se desea
  acotar todo a 1; inhib=2 duplica la capacidad de inhibicion del pasto,
  y asi para adelante
}
{ el valor de veces es la iteracion en la que ocurre el disturbio
  recordar actualizarlo en el programa principal
}
  writeln;
  write('Numero umbral de vecinos: ');
  readln(voisines); { efecto de vecindario }
  writeln;
  write('Factor para lluvia: ');
  readln(pluiefac); { factor para lluvia }
  writeln;
{ write('Que haya VARIACIONES DE PEQUEYA ESCALA en los flujos? s/n: ');
  readln(microvar);
  }
  { factor para variaciones en pequea escala }
  microvar:='n';
  writeln;
  write('Cuantas repeticiones?: ');
  readln(repe); { num ciclos que se repite el chou }
  writeln;
end; { cragadat }

```

```

Begin                               { Principal }

  randomize;
  {
  Assign(arch4,'mcl.txt');
  ReWrite(arch4);
  writeln(arch4,'mcl');
  }
  tragadat (coberin,inimesq,cobtot,pormesq,porsiem,pastoreo,pluiefac,
           eficien,voisines,repe,microvar);

  buenat:= 35;  { mm lluvia que indican aºo bueno }

  veces:= 0;

  Ucoloniza:= 35; Uperma:= 35;

  writeln('Nombre del archivo de salida (20 letras): ');
  readln(nombre);
  Assign(arch,nombre);
  ReWrite(arch);
  write(arch,'v=',voisines,' ','faclu: ',pluiefac:5:3,' ');
  writeln(arch,'Coberin: ',coberin:5:3,' ','Pastoreo: ',pastoreo:5:3);
  write(arch,'v0      ','v1      ','v2      ');
  writeln(arch,'v3      ','v4      ');

{ valores umbrales originales }

{
UDiaIzq:= 0.2;  UDiaDer:=0.2;  UVert:=0.2;  UIzq:=2000;  UDer:=2000;
UDiaIzqV:= 1.0;  UDiaDerV:=1.0;  UVertV:=1.0;  UIzqV:=2000;  UDerV:=2000;

UeDiaIzq:= 0.2;  UeDiaDer:= 0.2;  UeVert:= 0.20;
UeIzq:= 2000;  UeDer:= 2000;

UeDiaIzqV:= 1.0;  UeDiaDerV:= 1.0;  UeVertV:= 1.0;
UeIzqV:= 2000;  UeDerV:= 2000;

}

{ valores umbrales MODIFICADOS }

{ MAS valores umbrales MODIFICADOS }

arr[1,1]:=1;      arr[11,1]:=11;      arr[21,1]:=21;
arr[2,1]:=2;      arr[12,1]:=12;      arr[22,1]:=22;
arr[3,1]:=3;      arr[13,1]:=13;      arr[23,1]:=23;
arr[4,1]:=4;      arr[14,1]:=14;      arr[24,1]:=24;
arr[5,1]:=5;      arr[15,1]:=15;      arr[25,1]:=25;
arr[6,1]:=6;      arr[16,1]:=16;      arr[26,1]:=26;
arr[7,1]:=7;      arr[17,1]:=17;      arr[27,1]:=27;
arr[8,1]:=8;      arr[18,1]:=18;      arr[28,1]:=28;
arr[9,1]:=9;      arr[19,1]:=19;      arr[29,1]:=29;
arr[10,1]:=10;    arr[20,1]:=20;      arr[30,1]:=30;

arr[31,1]:=31;    arr[41,1]:=41;      arr[51,1]:=51;
arr[32,1]:=32;    arr[42,1]:=42;      arr[52,1]:=52;
arr[33,1]:=33;    arr[43,1]:=43;      arr[53,1]:=53;
arr[34,1]:=34;    arr[44,1]:=44;      arr[54,1]:=54;
arr[35,1]:=35;    arr[45,1]:=45;      arr[55,1]:=55;
arr[36,1]:=36;    arr[46,1]:=46;      arr[56,1]:=56;
arr[37,1]:=37;    arr[47,1]:=47;      arr[57,1]:=57;
arr[38,1]:=38;    arr[48,1]:=48;      arr[58,1]:=58;
arr[39,1]:=39;    arr[49,1]:=49;      arr[59,1]:=59;
arr[40,1]:=40;    arr[50,1]:=50;      arr[60,1]:=60;

```

```

arr[61,1]:=61;    arr[71,1]:=71;
arr[62,1]:=62;    arr[72,1]:=72;
arr[63,1]:=63;    arr[73,1]:=73;
arr[64,1]:=64;    arr[74,1]:=74;
arr[65,1]:=65;    arr[75,1]:=75;
arr[66,1]:=66;    arr[76,1]:=76;
arr[67,1]:=67;
arr[68,1]:=68;
arr[69,1]:=69;
arr[70,1]:=70;

arr[1,2]:=0;      arr[11,2]:=0.0155;  arr[21,2]:=0.2918;
arr[2,2]:=0;      arr[12,2]:=0.0251;  arr[22,2]:=0.3374;
arr[3,2]:=0;      arr[13,2]:=0.0383;  arr[23,2]:=0.384;
arr[4,2]:=0;      arr[14,2]:=0.0556;  arr[24,2]:=0.431;
arr[5,2]:=0.0001; arr[15,2]:=0.0772;  arr[25,2]:=0.4776;
arr[6,2]:=0.0003; arr[16,2]:=0.1033;  arr[26,2]:=0.5233;
arr[7,2]:=0.0009; arr[17,2]:=0.1337;  arr[27,2]:=0.5675;
arr[8,2]:=0.0022; arr[18,2]:=0.1683;  arr[28,2]:=0.6099;
arr[9,2]:=0.0047; arr[19,2]:=0.2066;  arr[29,2]:=0.6501;
arr[10,2]:=0.0089; arr[20,2]:=0.2479;  arr[30,2]:=0.6878;

arr[31,2]:=0.7228; arr[41,2]:=0.9342;  arr[51,2]:=0.989;
arr[32,2]:=0.7552; arr[42,2]:=0.9442;  arr[52,2]:=0.9909;
arr[33,2]:=0.7848; arr[43,2]:=0.9528;  arr[53,2]:=0.9925;
arr[34,2]:=0.8117; arr[44,2]:=0.9602;  arr[54,2]:=0.9939;
arr[35,2]:=0.836;  arr[45,2]:=0.9666;  arr[55,2]:=0.995;
arr[36,2]:=0.8577; arr[46,2]:=0.972;   arr[56,2]:=0.9959;
arr[37,2]:=0.8771; arr[47,2]:=0.9767;  arr[57,2]:=0.9967;
arr[38,2]:=0.8943; arr[48,2]:=0.9806;  arr[58,2]:=0.9973;
arr[39,2]:=0.9094; arr[49,2]:=0.9839;  arr[59,2]:=0.9978;
arr[40,2]:=0.9226; arr[50,2]:=0.9866;  arr[60,2]:=0.9982;

arr[61,2]:=0.9986; arr[71,2]:=0.9998;
arr[62,2]:=0.9988; arr[72,2]:=0.9999;
arr[63,2]:=0.9991; arr[73,2]:=0.9999;
arr[64,2]:=0.9992; arr[74,2]:=0.9999;
arr[65,2]:=0.9994; arr[75,2]:=0.9999;
arr[66,2]:=0.9995; arr[76,2]:=1;
arr[67,2]:=0.9996;
arr[68,2]:=0.9997;
arr[69,2]:=0.9998;
arr[70,2]:=0.9998;

valoresbase (UDiaIzq,UDiaDer,UVert,UDiaIzqV,UDiaDerV,UVertV,
             UeDiaIzq,UeDiaDer,UeVert,UeDiaIzqV,UeDiaDerV,UeVertV);

Iniciales(ma1,ma2,mc1,mc2,coberin,inimesq);

{
  coberin:= 0.0;
  inimesq:=0.0;
}

iguala(ma2);

Assign(arch5,'largomes.txt');
ReWrite(arch5);
writeln(arch5,'sera largo mesq?');

Assign(arch6,'anchomes.txt');
ReWrite(arch6);
writeln(arch6,'sera ancho mesq?');

Assign(arch7,'largo.txt');
ReWrite(arch7);
writeln(arch7,'sera largo?');

```

```

Assign(arch8, 'ancho.txt');
ReWrite(arch8);
writeln(arch8, 'sera ancho?');

proporciones(sumpro,propast);
writeln(arch);

{
Assign(arch5, 'ingreso.txt');
ReWrite(arch5);
writeln(arch3, 'ingreso');

Assign(arch6, 'egreso.txt');
ReWrite(arch6);
writeln(arch6, 'egreso');

Assign(arch7, 'ma2.txt');
ReWrite(arch7);
writeln(arch7, 'MA2');

Assign(arch8, 'lluvia.txt');
ReWrite(arch8);
writeln(arch8, 'lluvia');

}

grDriver:= Detect;
InitGraph(grDriver,grMode, '');
Errcode:= GraphResult;
If Errcode=grOK then begin
  SetBkColor(white);
  IA(IndAgH, IndAgHa, cobveg, cobagu);
}

Pinca(veces, IndAgH, IndAgHa, cobveg, cobagu);
readln(gu);

malos:= 0;
buenos:= 0;
racham:= false;
rachab:= false;
pasacu:=0;

umb:=round(repe*0.5);

{ umb es el numero de iteraciones previas antes de que entren en
juego las rutinas de disturbio; se trata de que los daños
empiecen con el sistema de AV completamente formados;

el factor muestra el % de iteraciones que ocurriran antes de que
entren en actividad las rutinas del distrbio
}

Repeat begin
  hipertalacha(ma2);

  iguala(ma2);

  cober(mc2);
{
  crecemesk3(mc2);
}

{ tasa de crecimiento poblacional por dispresion del
mesquite, con efecto inhibitor del vecindario con pasto }

  crecemesk4(mc2, inhib);

```

```

evapora (ma2);

Actualiza (mal,ma2,mc1,mc2);
{
  proporciones (sumpro,propast);
  writeln (arch);
}

lluvia3 (mal,propagua);
{
  lluviaunif (mal,propagua);
}

If propagua<buenat then begin
  malos:= malos + 1;
  buenos:= 0;
end
Else begin
  buenos:= buenos+1;
end;

If malos>=2 then begin
  racham:= true;
  malos:=0;
  matamesq (mc1);
end
Else
  racham:= false;

veces:= veces + 1;

If (pastoreo>0) AND (veces>=umb) then begin
  If cronico=1 then begin
    If reversible=1 then begin
      perturba2 (mc1,mc2,pastoreo,eficien);
    end
    Else begin
      proporciones (sumpro,propast);
      perturbacacum (mc1,pastoreo,propast,pasacu);
    end;
  end
  else begin { esto es perturbacion DE PULSO }
    If veces= umb then begin
      If reversible=1 then begin
        perturba2 (mc1,mc2,pastoreo,eficien);
        readln (gu);
      end
      Else begin
        proporciones (sumpro,propast);
      end
    end
  end
  perturbaca (mc1,pastoreo,propast);
  readln (gu);
}

```



```

        end;
    end;
end;
{ la perturbacion por vacas se conserva en la rutina cober
}
    end;    { pastoreo>0    }

    Pinta (veces, IndAgH, IndAgHa, cobveg, cobagu);
    proporciones (sumpro, propast);
    writeln (arch);

{
    If (veces=149) or (veces=160) then
        readln (gu);

    If (veces=170) or (veces=180) then
        readln (gu);

    If (veces=190) or (veces=199) then
        readln (gu);
}

end;

    Until (veces=repe);
    readln (gu);
    CloseGraph;
    end
    Else
        writeln ('Error grafico: ', GraphErrorMsg (Errcode));
}
    trans;    }

    Close (Arch);
    writeln;
{    writeln ('ancho promedio: ', ancho:7:3, ' e.s. : ', esanch:7:3);
    writeln ('largo promedio: ', largo:7:3, ' e.s. : ', eslar:7:3);
}
{
    close (arch3);
.    close (arch4);
}
    close (arch5);
    close (arch6);

    close (arch7);
    close (arch8);

    readln (gu);

End.

```

DISCUSIÓN GENERAL

Los sistemas ecológicos son jerárquicos, pues además de que cuentan con diversos niveles de complejidad, los niveles superiores afectan a los inferiores y viceversa (Wu y Loucks 1995). La delimitación de cada nivel de complejidad y sus interacciones puede ser difícil de lograr en algunos casos. Los sistemas de AV son muy apropiados para estudiar estos problemas, ya que es relativamente simple detectar las principales escalas que intervienen en su formación, al igual que lo es evaluar los procesos que ocurren en cada nivel de complejidad (Cornet *et al.* 1992).

En los sistemas de AV pueden coexistir varias especies (en especial en los AV del Desierto Chihuahuense). Aunque cada una de ellas influye en la dinámica de los arcos, algunas son especialmente importantes. Dicha relevancia puede evaluarse de dos formas principales muy interrelacionadas: a) por cobertura; b) por función, *i.e.* cómo su presencia afecta a las características de los AV (permeabilidad del suelo, contenido de materia orgánica, entre otras). La gramínea amacollada *Pleuraphis mutica* (antes *Hilaria mutica*) es una especie muy importante en la dinámica de los AV del Desierto Chihuahuense. Es la especie con más cobertura relativa; por lo tanto, es la planta que intercepta en mayor medida el agua de escorrentía de los eventos de lluvia. Por medio del estudio de esta planta se pueden conocer en detalle los procesos que ocurren tanto en escalas pequeñas como en grandes (comparativamente hablando), es decir, puede servir como un “hilo conductor” que sintetiza los procesos que ocurren en los AV.

Variabilidad en el comportamiento demográfico de pastos perennes

Este trabajo permitió evaluar simultáneamente el efecto de la variación espacial y temporal de los AV sobre la dinámica demográfica de *Pleuraphis mutica*. Esta gramínea amacollada mostró dos respuestas, al parecer complementarias, para afrontar las dos fuentes de variación mencionadas. La primera de ellas puede ser considerada como rápida u “oportunista”, ya que aprovecha los periodos breves de abundancia de recursos (*i.e.* agua) para incrementar la biomasa y la producción de semillas. En cambio, la repuesta de larga duración o “de resistencia” consiste en asignar los pocos recursos disponibles durante los

periodos secos fundamentalmente a la supervivencia, dejando en segundo término al crecimiento y a la reproducción sexual. Además, existe una segregación espacial de estas respuestas. Los individuos del frente del arco, al estar en la zona de intercepción del agua de escorrentía, pueden asignar más recursos al crecimiento y la reproducción sexual que las plantas del interior.

Las regiones áridas pueden ser descritas como un mosaico de ambientes contrastantes, compuesto tanto por parches con condiciones restrictivas, como por parches con condiciones ambientales comparativamente más benignas. El interior de los AV puede considerarse en esta última categoría. Las variaciones del relieve redistribuyen el agua pluvial, por lo que algunas zonas tienen mayores cantidades de este recurso que otras (p. ej. los bajos inundables y las áreas de interfluvios). En consecuencia, no es improbable que en los arcos las especies enfrenten presiones de selección diferentes en cada parche, que tiendan a optimizar la adecuación de distintos fenotipos en distintos ambientes.

Los modelos matriciales desarrollados en el capítulo 2 indican que la conjunción de estos dos respuestas (oportunista vs. de resistencia) permite la supervivencia de las poblaciones de *Pleuraphis* en ambas condiciones y, en consecuencia, favorece la continuidad en el tiempo de estos patrones de vegetación. Es posible que la manifestación de una u otra respuesta dependa de un valor umbral en la abundancia de recursos (agua), como ocurre con otras especies de zonas desérticas (Golubov *et al.* 1999, Ogle y Reynolds 2004). Estas respuestas contrastantes pueden deberse a plasticidad fenotípica o al desarrollo, en tiempos micorevolutivos, de estrategias adaptativas (Núñez-Farfán *et al.* 2003). Una línea de investigación aún no desarrollada podría explorar si las respuestas demográficas observadas se deben a que la plasticidad fenotípica han facilitado la selección de normas de reacción que han permitido a un mismo genotipo adaptarse a los dos ambientes.

La importancia relativa de la propagación por semilla en estas respuestas no se ha explorado suficientemente. A pesar de que *Pleuraphis* tiene una gran producción de semillas viables, durante el periodo estudiado no se logró detectar establecimiento de plántulas (por lo que este proceso tuvo que ser simulado numéricamente). Si se considera

además que la producción de semillas es mayor en el frente que en el centro de los AV y que las condiciones ambientales en estas regiones son contrastantes, entonces pareciera existir un sistema adecuado para determinar si las respuestas demográficas de *Pleuraphis* son debidas mayormente a plasticidad fenotípica. Tampoco se puede descartar *a priori* el posible efecto de la granivoría por hormigas, lo cual podría ocasionar la pérdida de un gran número de semillas. Ya se ha demostrado la relevancia de esta interacción en ambientes áridos (Crist y Wiens 1994, Samson *et al.* 1992). Aunado a ello, observaciones personales realizadas en la zona de AV durante la obtención de datos, de entradas de hormigueros completamente cubiertas de brácteas de semillas de *Pleuraphis*, sugieren que este proceso quizá deba ser estudiado con más cuidado.

El modelo de AC también indica que la dinámica demográfica (en especial la propagación clonal) tiene una gran relevancia en la formación de los AV, tanto o más que la “señal periódica” de la escorrentía laminar. La existencia de un valor de densidad mínima de macollos para que los AV se desarrollen también apoya la importancia de procesos demográficos densodependientes. Por otra parte, un proceso que falta por simular es el establecimiento de individuos “a distancia” por semillas transportadas por los flujos laminares superficiales de agua. Si bien se supuso que la propagación clonal y la dispersión de semillas a corta distancia eran iguales, en realidad no lo son, ya que las restricciones ambientales que afectan a cada proceso son diferentes.

Interacción de procesos en distintas escalas: dinámica de los AV

Además de los mencionados, en los AV ocurren una gran cantidad de procesos abióticos, como la infiltración de agua, el transporte de nutrimentos, la evaporación y la sedimentación, entre otros. Sin embargo, la mayoría de los ejercicios de simulación publicados sugieren que es la interacción de dos procesos diferentes (la propagación clonal y los patrones de lluvia) en condiciones ambientales específicas (superficies poco permeables con pendientes muy suaves), la que da lugar a los patrones bandeados y la que modula su comportamiento en el tiempo y el espacio.

Se debe agregar que las tasas a las que ocurren los procesos también son determinantes en la dinámica de los AV, ya que cada proceso involucra a su vez subprocesos con dinámicas “opuestas”. Por ejemplo, la cantidad de agua de escorrentía proviene del “balance” entre el agua que llega por lluvia y la que se evapora. Además, este agua fluye de modo laminar sólo si el terreno tiene una pendiente adecuada (valores diferentes causan el estancamiento o la formación de arroyos). Del mismo modo, la capacidad de colonización de una gramínea depende del balance entre la tasa de producción y de mortalidad de tallos.

Recientemente se ha sugerido que los siguientes procesos son muy importantes en los sistemas áridos (Schwinning *et al.* 2004): a) la dinámica de pulso-reserva de los nutrientes (Noy-Meir 1974); b) el modelo de partición de agua en dos capas (Walter 1971); c) los valores umbrales en una o varias condiciones ambientales que activan la dinámica de las poblaciones y de los nutrientes (Beatley 1974); d) la “memoria” de la dinámica de nutrientes, es decir, la activación de procesos en función de la ocurrencia de eventos en el pasado (Austin *et al.* 2004). Los trabajos experimentales, descriptivos y de modelación desarrollados con las poblaciones de los sistemas de AV apoyan la existencia de la dinámica de pulso-reserva y la validez del modelo bicapa. Ni los valores umbrales ni la “memoria” han sido estudiados de forma explícita; sin embargo, la capacidad de almacenamiento de agua de los AV puede ser un fundamento para la manifestación de estos procesos. Algunos modelos de simulación han indicado la posible existencia de valores umbrales en los flujos de agua para que se formen los AV (Klausmeier, 1999); si es el caso, el concepto de valores umbrales podría aplicarse a procesos que ocurren en escalas mayores a la ecofisiológica.

La respuesta a las restricciones ambientales de los diferentes componentes del AV también depende de la especie en la que se evalúe. Si bien el establecimiento de juveniles de una planta arbustiva como *Flourensia cernua* parece coincidir con los gradientes ambientales formados en el interior del AV (Mauchamp *et al.* 1993), el reclutamiento de especies con formas de vida arbóreas (*e.g.* *Prosopis glandulosa*) no responde tan claramente a dichos gradientes (Montaña *et al.* 1990; López-Portillo y Montaña 1999).

Si bien es innegable la relevancia de los procesos que ocurren en una escala ecofisiológica-individual, en la dinámica de los AV no se deben descartar fenómenos propios de escalas mayores, como las interacciones de facilitación entre especies descritas desde principios del siglo XX (Shreve 1931) y que en la actualidad se consideran como frecuentes en las zonas áridas (MacAuliffe 1984, 1986). Se estima que la riqueza específica de los AV del desierto chihuahuense se debe a una mayor disponibilidad de agua en el interior de los arcos, causada principalmente por la presencia de *Pleurapis* (Montaña, 1990; Cornet *et al.* 1992). A pesar de la evidencia que existe al respecto, aún no se han explorado con más cuidado los mecanismos ecológicos que intervienen en este proceso de facilitación en el que se benefician muchas especies a partir de una sola.

Interacción de procesos en distintas escalas: efecto de las perturbaciones en la dinámica de los arcos de vegetación

El sobrepastoreo es un disturbio muy común en las regiones áridas de todo el mundo. Sus principales efectos incluyen la pérdida de la cubierta vegetal y la alteración de la estructura superficial y propiedades hidráulicas del suelo (debido tanto al pisoteo como a la remoción misma de las plantas). Las respuestas de los sistemas de AV al pastoreo excesivo pueden ser complejas, ya que al existir mucha interdependencia entre los componentes bióticos y abióticos de los AV, la modificación de uno de ellos influye en los otros.

El efecto inmediato de la pérdida de cubierta vegetal es la fragmentación de los AV, con la consecuente reducción de su capacidad de intercepción y retención del agua del flujo laminar. Este proceso también puede reducir el tamaño de los arcos (Wu *et al.* 2001) e incluso alterar su forma (Aguilar y Sala 1999). El pastoreo frecuentemente lleva “asociados” otros tipos de disturbio, como la construcción de caminos, de obras de drenaje y presas, capaces también de modificar la dinámica hidráulica (Dunkerley y Brown, 1995). Los diversos modelos de simulación muestran dos respuestas principales de los AV ante este disturbio. En unas ocasiones los patrones bandeados se fragmentan (Klausmeier 1999, Hillerislambers *et al.* 2001), mientras que en otras mantienen su forma (Dunkerley 1997). Esto sugiere que las repercusiones del pastoreo dependen de su frecuencia e intensidad.

La información disponible sobre la dinámica de estos sistemas sugiere que los AV presentan un comportamiento semiestable, es decir, que los patrones bandeados se pueden recuperar sólo de algunos tipos de disturbio. Esto implica que los procesos que ocurren en los AV pueden clasificarse en dos grandes grupos, de acuerdo a sus respuestas cuando son perturbados. El grupo “irreversible” incluiría a aquellos procesos que al ser perturbados afectan irreversiblemente a todo el patrón espacial, ya sea porque ocurren en escalas globales o porque afectan componentes que tienen una muy baja capacidad de recuperación. En este grupo se incluyen, por ejemplo, los disturbios que afectan las propiedades de escorrentía e infiltración del suelo (y por consecuencia a la dinámica superficial del agua); las fluctuaciones de los patrones de precipitación también pertenecen a este grupo. En el grupo “reversible” estarían los procesos que se desarrollan en escalas pequeñas o que afectan componentes que se recuperan fácilmente de los disturbios, por lo que si se perturban no modifican notoriamente los patrones bandeados.

La pérdida de cubierta vegetal es un disturbio reversible, pero puede tener efectos contrastantes en el funcionamiento de los AV. Si la remoción modifica también a las propiedades edáficas, entonces los patrones bandeados pueden desaparecer. Pero si el disturbio ocurre en la vegetación únicamente, entonces los patrones bandeados se recuperan.

Conclusiones

Los AV son resultado de la interacción entre múltiples factores, tanto bióticos como abióticos. En este trabajo se evaluó la importancia relativa de la precipitación pluvial y su interacción con las tasas de propagación, la competencia interespecifica, la herbivoría y la dispersión en la formación y estabilidad de los AV. En términos generales, la formación de los AV depende de un balance entre las tasas de todos estos procesos. La variación de uno de ellos puede modificar mucho la estructura y la función de estos sistemas.

Un ejemplo de lo anterior es la coexistencia en el AV de especies con dinámicas poblacionales contrastantes, que está influenciada por los mecanismos de dispersión de

semillas y por la historia de disturbio por pastoreo en la región. La dispersión de las semillas de *Prosopis* se incrementa por el pastoreo de ganado vacuno y cuando éste proceso alcanza niveles altos, los mezquites se establecen fácilmente. En cambio, si la presión de pastoreo es baja y las semillas se dispersan principalmente por agua, entonces el establecimiento ocurre en las regiones frontales del arco. Es interesante el hecho de que la distribución de gramíneas y arbustos se controle simultáneamente tanto por interacciones interespecíficas como por factores abióticos. La evaluación de la importancia relativa de cada factor es otra línea de investigación que merece ser explorada, en la que es importante considerar las escalas espaciales y temporales en las que ocurren los procesos estudiados.

Los modelos matriciales son una herramienta de enorme aceptación, utilidad y versatilidad para entender procesos demográficos. Sin embargo, no es posible integrar en ellos la variable espacial de manera explícita. Si se considera que los procesos demográficos están asociados a una región del espacio, esta limitación puede ser importante. Los modelos metapoblacionales son una manera de incorporar la variación espacial en los procesos demográficos, aunque no siempre la incluyen de forma explícita. En cambio, la principal característica de los modelos de AC es que con ellos se representa el espacio de manera explícita muy fácilmente (aunque quizás de forma muy simplificada). Aunque este tipo de modelos se usan ampliamente en el estudio de fenómenos físicos, se han empleado poco para simular dinámicas poblacionales. Una posible línea de análisis demográfico podría basarse en esta estrategia de modelaje, para lograr darle una expresión espacial a las tasas de crecimiento, por ejemplo.

REFERENCIAS

- Aguiar, M.R. and O.E. Sala. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(7): 273- 277.
- Cornet, A.F. C. Montaña, J.P. Delhoume, and J. López-Portillo. 1992. Water flows and the dynamics of desert vegetation stripes. In: Hansen, A.J. and Di Castri, F. (eds). *Landscape Boundaries. Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*. Ecological Studies 92. Springer-Verlag.
- Crist, T.O. and J. Wiens. 1994. Scale effects of vegetation on forager movement and seed harvesting by ants. *Oikos*, 69: 37-46.
- Dunkerley, D.L. and K.J. Brown. 1995. Runoff and runoff areas in a patterned chenopod shrubland, arid western New South Wales, Australia: characteristics and origin. *Journal of Arid Environments* 30: 41-55.
- Dunkerley, D.L. 1997b. Banded vegetation: survival under drought and grazing pressure based on a simple cellular automaton model. *Journal of Arid Environments* 35: 419-428.
- Golubov, J., M.C. Mandujano, M. Franco, C. Montaña, L. Eguiarte and J. López-Portillo. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*, 87: 955-962.
- Hillerislambers, R., M. Rietkerk, F. Van den Bosch, H.H.T. Prins and H. de Kroon. 2001. Vegetation pattern formation in semi-arid grazing systems. *Ecology*, 82(1): 50-61.
- Klausmeier, C.A. 1999. Regular and irregular patterns in semiarid vegetation. *Science*, vol. 284: 1826-1828.
- López-Portillo, J., and C. Montaña. 1999. Spatial distribution of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* in vegetation stripes of the southern chihuahuan desert. *Acta Oecologica*, 20(3): 197-208.
- Mauchamp, A., C. Montaña, J. Lepart and S. Rambal. 1993. Ecotone dependent recruitment of a desert shrub, *Flourensia cernua*, in vegetation stripes. *Oikos* 68: 107-116.
- McAuliffe, R. 1984. Prey refugia and the distribution of two Sonoran Desert cacti. *Oecologia* (Berlin) 62: 82-85.
- McAuliffe, R. 1986. Herbivore-limited establishment of a Sonoran Desert tree, *Cercidium microphyllum*. *Ecology*, 67: 276-280.

- Montaña, C., J. López-Portillo and A. Mauchamp. 1990. The response of two woody species to the conditions created by a shifting ecotone in an arid ecosystem. *Journal of Ecology*, 78: 789-798.
- Montaña, C., J. Seghieri and A. Cornet. 2001. Vegetation dynamics: recruitment and regeneration en two-phase mosaics. In: D.J. tongway, C. Valentin, and J: Seghieri. 2001. Banded Vegetation Patterning in Arid and Semiarid Environment. Ecological Processes and Consequences for Management. Springer 132-145.
- Núñez-Farfán, J., S.A. Careaga, J. Fornoni, L. Ruiz-Montoya, P.L. Valverde. 2003. La evolución de la plasticidad fenotípica. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 6(1):16-24.
- Ogle, K. and J.F. Reynolds. 2004. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays. *Oecologia*, 141: 282-294.
- Samson, D.A., T.E. Philippi and D.W. Davidson. 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan Desert. *Oikos*, 65: 61-80
- Schwinning, S. and O.E. Sala. 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141: 211-220.
- Shreve, F. 1931. Physical conditions in sun and shade. *Ecology*, vol.XII, 96-104.
- Van Auken, O.W. 2000. Shrub invasions of north american semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 197-215.
- Wu, J. and O.L Loucks. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 70(4): 439-465.
- Wu, X.B., T.L. Thurow and S.G. Whisenant. 2000. Fragmentation and changes in hydrologic function of tiger bush landscapes, south-west Niger. *Journal of Ecology*, 88: 790-800.