

03058



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

CENTRO DE ECOLOGIA - UACyP / CCH

DINAMICA DE MOGOTES, DEMOGRAFIA DE MODULOS Y
BIOLOGIA FLORAL DEL MEZQUITE *Prosopis glandulosa*
var. torreyana EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA DE
MAPIMI, DURANGO.

JORGE ALEJANDRO LOPEZ-PORTILLO GUZMAN

T E S I S
PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN ECOLOGIA

MEXICO, D. F.

1993

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

RESUMEN

(1) Los mogotes de Mapimí, Durango, en el Desierto Chihuahuense, son una variante de arcos de vegetación constituidos por parches de hasta un 100% de cobertura vegetal, no segregados (sin zonación entre formas de vida vegetal) y rodeados por zonas prácticamente desnudas. Estos patrones de vegetación contraída han sido reportados principalmente en zonas áridas y semiáridas, en donde la pendiente es muy baja (0.2 a 2%), las lluvias son estacionales, y los chubascos contribuyen con un alto porcentaje a la precipitación total, y en donde el agua fluye laminarmente como consecuencia de la baja infiltrabilidad en los suelos desnudos y la carencia de un drenaje definido.

(2) Algunos investigadores sugieren que los arcos de vegetación migran en el sentido de la pendiente, como consecuencia de la colonización al frente del arco y la mortalidad de las plantas que se encuentran cuesta abajo. Hay reportes que indican que el agua de escorrentía se detiene en un bordo de escasa altura al frente del arco, y que al infiltrarse le proporciona un subsidio hídrico de 1.5 a 5 veces el agua de lluvia, pero que rara vez alcanza el margen cuesta abajo del arco. Por ese motivo, puede suponerse que la disponibilidad de agua sigue un gradiente, con un máximo en la zona central del mogote y mínimos en las zonas desnudas aledañas.

(3) En este trabajo se puso a prueba la hipótesis de migración de arcos y su hipótesis asociada, la del gradiente hídrico continuo bajo los arcos, analizando la abundancia y la distribución de *Flourensia cernua* y *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* en una localidad (Pico Teyra) y de ésta última especie en otra localidad (San Ignacio) a 15 km de distancia de la primera, ambas dentro del Bolsón de Mapimí. Los resultados obtenidos en San Ignacio se contrastaron con suposiciones a-priori sobre la dinámica de la migración de arcos. La hipótesis acerca del gradiente hídrico fue también probada indirectamente mediante el seguimiento, durante un ciclo anual, de brotes de mezquite en tres mogotes, en un diseño de exclusión selectiva de formas de vida que toma en cuenta 3 posiciones dentro de los mogotes, además de los dos peladeros asociados, en donde la baja cobertura vegetal no permitió ninguna manipulación.

(4) Los resultados obtenidos a partir del estudio de la abundancia y distribución de las plantas sugieren que en Pico Teyra los arcos migran cuesta arriba, y que en Cerro San Ignacio los arcos son estables. Los resultados de Cerro San Ignacio se complementan con los obtenidos a través de demografía modular en esa misma localidad, en donde no pudo demostrarse una relación entre el supuesto gradiente de agua dentro de los mogotes y la sobrevivencia y crecimiento de los brotes. Las diferencias entre mogotes y peladeros, y la relativa homogeneidad dentro de los mogotes, sugieren que la disponibilidad de agua es discontinua y mayor en los mogotes. Si esto es cierto y los arcos no migran, he sugerido que la mortalidad de la vegetación en el margen cuesta abajo de los mogotes se puede atribuir a cambios en la

disponibilidad de agua relacionados con el desarrollo de la vegetación, que hay un límite para el volumen de agua que puede infiltrarse, y que éste volumen se distribuye en todo el mogote.

(5) La exclusión de formas de vida, principalmente la dominada por la gramínea Hilaria mutica, más que mejorar el presupuesto hídrico del mezquite y con eso incrementar la sobrevivencia y el crecimiento de los brotes de mezquite, propició una disminución notable en los que se encuentran al alcance de liebres y roedores. Estos herbívoros pudieron depredar brotes que anteriormente crecían asociados a la barrera formada por el pasto, lo que sugiere que la cobertura de herbáceas es un refugio para los brotes bajos.

(6) Como en otros trabajos de demografía modular, hay un alto porcentaje de la varianza no explicado por los factores experimentales. Dicha variabilidad está asociada, por un lado, a la producción de rebrotes, de partes florales y a latencia en los brotes de la planta, y, por otro, a la fisiología del agua del mezquite, que probablemente posee un sistema de conducción sectorial en el xilema. Hay diferencias, tanto en longitud de los brotes como en los potenciales hídricos, que están relacionadas con las alturas de los brotes dentro de los árboles, la altura de los árboles, y la posición (mogotes o peladeros) que éstos ocupan. Por último, hay una estructura jerárquica aún entre brotes de una misma clase.

ABSTRACT

(1) Vegetation arcs or stripes are characterized by dense patches of up to 100% cover surrounded by bare areas where cover is around 5%; the "mogotes" of Mapimi, Durango, in the Chihuahuan Desert, are but one of the types of vegetation arcs, namely, indifferenciated arcs, where grasses and woody species do not segregate. All these patterns of "contracted vegetation" have been reported mainly in bajadas of arid and semiarid zones with gentle slopes (0.2%-2%), seasonal rainfall, and heavy showers which supply a high proportion of total annual rainfall, and cause sheet-flow due to the low infiltration rate in bare soils.

(2) Some authors suggest that vegetation arcs migrate upslope as a consequence of colonization at the upslope edge of the arc and plant mortality at the downslope edge. Some report that superficial flow is slowed down by differences in relief at the front of the vegetated band and that water infiltrates there, subsidizing the front and middle part by as much as 1.5 to 5 times the annual rainfall, but rarely reaching the downslope edge of the arc. Thus, it can be suggested that water availability below the arc follows a continuous gradient, with highest values at the middle and lowest at both up- and downslope bare areas.

(3) I tested the migration hypothesis and its associated hypothesis: that of a continuous gradient of water availability below the arcs. Both were tested through analysis of the distribution and abundance of Flourensia cernua and Prosopis glandulosa var. torreyana in one locality (Pico Teyra), and this last species at another locality 15 km apart (Cerro San Ignacio), both sites in the Bolsón de Mapimi. Results at San Ignacio were contrasted with a-priori suppositions under the moving-arc hypothesis. The gradient hypothesis was also indirectly tested through shoot demography (a modular approach) of honey mesquite in three arcs during a one-year cycle, in an experimental design where selective removal of life-forms was made in three positions within the arcs, and in the two adjoining bare areas, where no manipulation was possible due to low plant cover.

(4) Results concerning the abundance and distribution of plants show that while at Pico Teyra arcs may move upslope, in Cerro San Ignacio arcs are stable. This last result is complemented by those obtained in the demographic study, where no relation between the suggested hydric gradient and survival and growth of plant modules could be demonstrated. Differences between arcs and their bare areas, and the relative homogeneity within the arcs, suggest that water availability contrasts between arcs and bare areas, and is higher in the former. If arcs do not move, I suggest that plant death in the downslope zones may be due to contraction of the arc as a consequence of changes in water availability related to the development of vegetation, and to limited a supply of the infiltrated water that must be distributed in the body of the arc.

(5) The removal of life forms, mainly grasses, did not appear to ameliorate water availability, since there was no associated increment in shoot survival or growth, but a significant decrease was found only in shoots which could, due to grass removal, be reached by hares and rodents. Thus, grass cover may be considered as refugia of low shoots against herbivory.

(6) As in other reports on module demography of woody species, a high percentage of the variance cannot be explained by experimental factors. Such variability is associated, on one hand, with the phenology of the plant: new shoot and flower production, and the predominance of latent shoots, and on the other hand, on the water physiology of honey mesquite and its sectorial-type of water transport. Differences in shoot length as well as differences in water potentials are related to shoot height within trees, tree height, and whether trees are inside the arcs or in the bare areas. Hierarchy between shoots from the same class is also very common.

INDICE

	página
RESUMEN	i
ABSTRACT	iii
RECONOCIMIENTOS	vi
1. INTRODUCCION	1
2. ANTECEDENTES	5
3. Respuesta de dos especies de leñosas a las condiciones creadas por un ecotono móvil en un ecosistema árido	19
4. Distribución y abundancia de <i>Prosopis glandulosa</i> var. <i>torreyana</i> en tres mogotes: alternativas a la hipótesis del movimiento de arcos de vegetación	30
5. Efectos de un gradiente hidrico en el crecimiento y la sobrevivencia de brotes de mezquite. I. Experimentos de exclusión de formas de vida	54
6. Efectos de un gradiente hidrico en el crecimiento y la sobrevivencia de brotes de mezquite. II. Variabilidad residual en los modelos demográficos	81
7. DISCUSION FINAL	99
APENDICE. Mezquites melíferos sin néctar	104
LITERATURA CITADA	145

CAPITULO 1

INTRODUCCION

En zonas áridas y semiáridas se desarrolla un mosaico de manchones de alta cobertura vegetal generalmente perpendiculares a la pendiente e intercalados con áreas de muy baja cobertura. El patrón es tan peculiar que se le ha denominado matorral atigrado (brousse tigrée, Clos-Arceuduc 1956). Otras formaciones relacionadas son arcos de vegetación (vegetation arcs, Boaler y Hodge 1964, Hemming 1965), bandas de vegetación (vegetation stripes, Boaler y Hodge 1962, White 1971), ondas de desierto (desert ripples, Ives 1946) y mogotes (Cornet et al. 1987). Un patrón de franjas de brezal (Calluna vulgaris) ha sido reportado en latitudes mayores: en zonas montañosas y tundras de Escocia (Bayfield 1984). En adelante, el término genérico escogido arbitrariamente será el de arcos de vegetación.

En los sitios ocupados por arcos de vegetación el relieve general es poco pronunciado (0.2% a 2%, Boaler y Hodge 1964, Ambouta 1984, Mabbutt y Fanning 1987, Tongway y Ludwig 1990) y las escasas lluvias son torrenciales y fuertemente estacionales (White 1971). En las zonas prácticamente desnudas, el efecto mecánico de las gotas de lluvia y la existencia de una estación seca y con altas temperaturas, contribuyen a la formación superficial de una capa de textura fina e impermeable. En consecuencia, el agua de lluvia recibida tiende a fluir laminarmente hasta encontrar áreas de acumulación (playas), vías definidas de drenaje (arroyos) o arcos de vegetación, bordos de alrededor de 5 cm de altura (White 1969, Ambouta 1984) que oponen resistencia al flujo de agua. En estos últimos, el desarrollo de la vegetación aumenta la porosidad del suelo, y el agua estancada al frente se infiltra a mayor profundidad que en la zonas desnudas. Como resultado, hay una redistribución del agua de escorrentía y los arcos pueden recibir un subsidio hídrico que puede ser de 1.5 a 5.3 veces la precipitación anual, posibilitando el mantenimiento de hasta un 100% de cobertura vegetal (Hemming 1965, Cornet et al. 1992).

Tomando en cuenta que el flujo laminar puede llevar sedimentos y semillas y depositarlos en el frente de los arcos de vegetación, se ha propuesto que éstos migran cuesta arriba como resultado de la colonización de plantas perennes en el frente. Esta colonización, y el consecuente aumento en la demanda hídrica, disminuye la oferta de agua en la porción trasera de los arcos, causando eventualmente la mortalidad de plantas en esa posición (White 1971, Greig-Smith 1979). De ser éste el caso, los efectos de un gradiente hídrico deberían detectarse, (a) en el corto plazo, en el crecimiento diferencial de las plantas de acuerdo a su posición en los arcos, y (b) en el largo plazo, en una distribución de edades y de tamaños ligada a las posiciones dentro de los arcos. En este trabajo se exploran estas dos formas de detectar si hay migración en los mogotes de Mapimi. El enfoque del trabajo se centra fundamentalmente en la biología de una especie leñosa, el mezquite Prosopis glandulosa var. torreyana. A continuación detallo la forma general en la que los resultados serán expuestos.

En el Capítulo 2 expongo (1) qué son los arcos de vegetación, qué variantes se pueden distinguir, y cuáles son las hipótesis acerca de su origen y dinámica; (2) las características de las zonas de estudio seleccionadas; (3) las especies objeto del estudio, y los atributos que las hacen idóneas para el estudio de la dinámica de mogotes; y (4) los objetivos de la tesis.

Las consecuencias a largo plazo de la dinámica de mogotes sobre la abundancia y distribución de leñosas se analizan en los Capítulos 3 y 4. En el Capítulo 3 se compara la distribución de dos especies de leñosas, el mezquite Prosopis glandulosa var. torreyana y el hojásén Flourensia cernua, en 4 mogotes en la localidad de Pico Teyra. En el Capítulo 4 se analiza la cobertura, la densidad, y la distribución del mezquite en tres mogotes de Cerro San Ignacio, una localidad a 15 km al NW de Pico Teyra.

En el Capítulo 5 estudio la reacción (sensu Greig-Smith 1979) a corto plazo del mezquite a las diferencias asociadas a diferentes posiciones dentro y fuera de tres mogotes. Esta especie fue seleccionada sobre otras debido a que es común tanto dentro como fuera de los mogotes, y porque parece ser la especie leñosa más longeva. Las especies de este género son consideradas como freatofitas (MacMahon y Schimpf 1981), y sus raíces exploran y pueden tomar agua de horizontes superficiales y profundos (Heitschmidt et al. 1988, Ansley et al. 1990). Son también sensibles a cambios en la disponibilidad de agua, como lo indican los diferentes reportes sobre su potencial hídrico tanto a lo largo del día (Hanson y Dye 1980, Brown y Archer 1989, 1990) como entre periodos anuales (Mooney et al. 1977); por otro lado, responden también a experimentos de riego artificial (Ansley et al. 1988).

Hay evidencias de que la disponibilidad de agua cambia dentro del mogote y es mucho menor fuera de él. Por ejemplo, Cornet et al. (1992) señalan que la columna de agua acumulada durante 5 eventos de lluvia represento de 10 a 48% de la precipitación en las zonas desnudas, en tanto que el ámbito de valores fue de 170-530% en el frente del mogote y de 160-210% en la parte trasera del mismo. Si, como en otras zonas desérticas, la disponibilidad de agua condiciona el crecimiento vegetal (p. ej. Walter y Stadelmann 1974) y si dicha disponibilidad sigue la tendencia reportada por Cornet et al. (1992), puede suponerse que las plantas de mezquite crecerán más al frente del mogote que en su parte trasera. Para probar esta suposición se midió el crecimiento de las plantas por medio del seguimiento de una cohorte de módulos (Maillette 1987, Jones y Harper 1987 a,b). El nivel modular utilizado fue el brote, que consiste en un conjunto de nudos cada uno con hasta seis meristemas que pueden producir hojas, espinas, inflorescencias, o rebrotes (Mooney et al. 1977).

La productividad en desiertos está altamente correlacionada con la precipitación, y es también influida por la redistribución del agua por escorrentia (citas en Noy-Meir 1985). Por otro lado,

se ha observado que en los desiertos de Norteamérica, después de dos o más años de lluvia por arriba de la media, el nitrógeno es el factor limitante en los desiertos de Norteamérica (Noy-Meir 1985). Tomando en cuenta que el mezquite es una leguminosa que puede fijar nitrógeno de la atmósfera a través de nódulos radiculares (Johnson y Mayeux 1991), el agua debe ser entonces el principal factor limitante. Si esto es cierto y los sistemas radiculares de diferentes especies vegetales se superponen en el espacio (Cody 1986) y forman zonas de empobrecimiento de este recurso (Harper 1985), la extracción selectiva de formas de vida alrededor de la planta de interés puede mejorar su estado hídrico e incrementar su crecimiento (Fonteyn y Mahall 1978, 1981, Eissenstat y Caldwell 1988). El estudio del crecimiento de mezquites bajo posibles gradientes hídricos y el del efecto de la competencia interespecifica se combinaron dentro de tres mogotes, planteando un diseño que contempla la posibilidad de excluir formas de vida vegetal. Los resultados de este trabajo se reportan también en el Capítulo 5.

El crecimiento puede también estar relacionado con la forma de conducción de agua en el xilema y con su disponibilidad dentro de la planta. Esto se analiza en el Capítulo 6. Hay dos formas de conducción fundamentales: espiral y sectorial, y la segunda es más frecuente en zonas áridas (Waisel *et al.* 1972). La posible consecuencia de esta forma de conducción, en donde el agua tomada por una porción del sistema radicular del individuo sólo abastece una parte de la copa, es que algunas ramas estarán sujetas a mayores déficits hídricos y, si no mueren, crecerán menos que otras ramas que se encuentren bajo mejores condiciones hídricas; además, un sistema sectorial puede también limitar el paso de patógenos y evitar que el efecto de embolias se propague a otras partes de la planta (Sprugel *et al.* 1991). Para comprobar que el mezquite es sensible a cambios en la humedad del suelo, consideramos de interés conocer la variabilidad en los potenciales hídricos entre ramas de un mismo individuo, entre individuos de alturas contrastantes y entre individuos en los mogotes y en las zonas desnudas o peladeros. Estos resultados se comparan con datos tomados del estudio de demografía de módulos reportado en el Capítulo 5.

En el Capítulo 7 se discuten las conclusiones de los capítulos anteriores y se analizan las evidencias en pro y en contra de la hipótesis de la migración de mogotes.

Si la disponibilidad de agua en mogotes y peladeros puede afectar el crecimiento y la distribución de las plantas, también puede afectar su adecuación. En el Apéndice se presenta un estudio sobre las consecuencias de distribución de individuos de mezquite en los patrones de visita de polinizadores y en la producción resultante de vainas y semillas. Este trabajo fue realizado en el bordo de un presón, que es, de hecho, un mogote antropógeno.

CAPITULO 2

ANTECEDENTES

Arcos de vegetación.....	6
Sitios de estudio.....	8
Especies estudiadas.....	10
Objetivos	11
Figuras	13

ARCOS DE VEGETACION

Arcos de vegetación y formas de vida que los componen. En general, pueden distinguirse tres variantes principales de arcos de vegetación: (1) compuestos fundamentalmente por pastos, (2) con herbáceas al frente y leñosas cuesta abajo y (3) compuestos por la mezcla indiferenciada de ambas formas de vida. Todas estas son variantes de lo que Monod (1954) llamó vegetación contraída (végétation contractée), en donde la cobertura vegetal es mayor a la que podría esperarse si se considerara solamente la precipitación local, lo que implica un subsidio hídrico de agua que fluye por escorrentía. Las variantes descritas de arcos de vegetación son: arcos compuestos por pastos perennes (Boaler y Hodge 1964), por pastos y leñosas (Worrall 1959, 1960, Cornet et al. 1987), por una franja de pastos pendiente arriba, una de árboles y otra de pastos (Slayter 1961, Mabbutt y Fanning 1987, Tongway y Ludwig 1990), y por arbustos de quenopodiáceas asociados con pastos y hierbas halófilas (White 1969). El patrón de matorral atigrado (brousse tigrée) reportado por White (1970), Clos-Arceduc (1956), y Wickens y Collier (1971) consiste de líneas alternantes de árboles y franjas desnudas. Wickens y Collier (1971) también mencionan "bandas" compuestas por especies arbóreas y "estrias", que tienen especies arbóreas en las concavidades (hollows) y pastos en las convexidades (ridges). Al menos una de estas variantes se ha reportado en Mauritania, Nigeria, Sudán y Somalia, Arabia Saudita, Jordania, Australia Occidental y en México, todas situadas en áreas con clima semiárido.

Origen de los arcos de vegetación. Según Greig-Smith (1979), los arcos de vegetación pueden formarse de dos maneras alternativas: (1) en zonas ocupadas por una cobertura vegetal homogénea, la formación al azar de parches desnudos ocasiona la redistribución del agua disponible, y la vegetación tenderá a crecer en una franja estrecha cuesta abajo del parche desnudo, y a extenderse lateralmente hasta unirse con otros parches hasta formar los arcos (Fig. 2.1a); y (2) en zonas sin cobertura vegetal, la colonización por plantas de pequeños bordos que obstaculizan el flujo laminar promueve la expansión lateral de la zona de infiltración de agua; la unión de parches formados de esta manera también dará lugar a bandas de vegetación (Fig. 2.1b). En ambos casos, Greig-Smith (1979) supone que las bandas de vegetación migran cuesta arriba, y que existe una región con mayor infiltración de agua y crecimiento vegetal al frente de la banda, y una región de retracción cuesta abajo.

Se han discutido varias hipótesis en torno al origen de los arcos de vegetación. Bagnold (1941) se lo atribuyó a depósitos de sedimentos acarreados por tormentas de arena que se orientan perpendicularmente a la dirección de los vientos dominantes. Boaler y Hodge (1962) sugirieron que en Somalia, el patrón de las bandas de vegetación puede deberse a la separación de diferentes tamaños de partículas ocasionada por la interacción de los vientos con el agua de lluvia. Clos-Arceduc (1956) propuso que el matorral atigrado en Nigeria se forma por la extinción local de

los termiteros durante sequías prolongadas: al dispersarse los sedimentos acumulados en los termiteros, la vegetación aledaña a éstos es "sofocada" (smothered) en tanto que la vegetación alejada se beneficia por la escorrentía adicional no capturada en los montículos. Para White (1970) es suficiente el desperdicio producido en los termiteros activos que, al acumularse, forman bordos en donde se inicia la formación de los arcos de vegetación y las zonas desnudas que las rodean; una vez diferenciadas las dos zonas, la severidad del ambiente, la superficie compacta en las zonas desnudas y las lluvias poco frecuentes y torrenciales previenen el establecimiento de plántulas, por lo que el patrón observado se estabiliza.

Cornet et al. (1987) explican la formación de los mogotes a partir de la evolución geomorfológica del relieve (Fig. 2.2). La erosión progresiva de los cerros dentro del desierto del Bolsón de Mapimi ha ocasionado que éstos "literalmente se entierren en sus propios sedimentos" (Bloom 1978). En el piedemonte, el relieve es pronunciado y ahí se forman sistemas de drenaje organizados. Estos sistemas de drenaje desaparecen progresivamente a medida que la pendiente disminuye, dando lugar a una zona con flujo laminar de agua (la bajada inferior), en donde se encuentran los mogotes, y después a un arroyo o a una playa. El matorral de piedemonte y la bajada superior, caracterizados por especies de Fouquieria, Agave, Opuntia y Larrea, es reemplazado en la bajada inferior por especies de Prosopis, Flourensia e Hilaria. Según Cornet et al. (1987), la modificación por las plantas del microrrelieve y de los horizontes edáficos superficiales favorecen la infiltración y la expansión lateral de los mogotes, constituyéndose éstos en un obstáculo para que llegue suficiente agua a las plantas que se encuentran inmediatamente abajo, lo que finalmente causa la diferenciación entre mogotes y peladeros.

Dinámica de los arcos. Se han propuesto dos hipótesis alternativas: (a) los arcos migran cuesta arriba y (b) los arcos son estacionarios. Para el primer caso, Worral (1959) demostró que sus arcos avanzaban a razón de un metro anual; Boaler y Hodge (1964) estimaron un avance de 30 cm, y Hemming (1965) de 15-30 cm. Montaña (1992) estima que el frente de colonización se expandió 4 m al frente de un mogote en el Bolsón de Mapimi, Durango en un periodo de 5 años, una cifra cuyo valor puede depender de la secuencia de años lluviosos y años secos. Hemming (1965) supone una zona de colonización cuesta arriba al frente de un arco. La zona de colonización en un mogote en Mapimi ha sido también descrita por Cornet et al. (1988, 1992).

Para el segundo caso, están las evidencias proporcionadas por el análisis de las fotografías aéreas tomadas en Somalia con dos décadas de diferencia, que indican que los arcos no se movieron (Greenwood 1957); White (1969) señala que los arcos en Jordania no se han movido en 15 años, aunque la presencia de restos radiculares en la parte desnuda cuesta abajo le sugirió que los arcos pudieron migrar en el pasado. Para Boaler y Hodge (1964) el patrón en arcos resulta en condiciones de humedad

óptimas para los sistemas radiculares de las plantas que forman los arcos y son por lo tanto estables una vez que se forman, ya que el avance relativo de un arco disminuiría su área desnuda de captación de agua y con ello la oferta hídrica para las plantas. Otro argumento en contra de la migración de arcos es el de la existencia de una capa dura cementada con silicatos reportada solamente en Australia Occidental, lo que sugiere la persistencia de los arcos de vegetación en un mismo sitio por un largo período de tiempo (Litchfield y Mabbutt 1962, Mabbutt y Fanning 1987).

Distribución y mortalidad de individuos en arcos de vegetación. Son pocos los trabajos que detallan la distribución de individuos en los arcos de vegetación. Boaler y Hodge (1964) mencionan que los individuos muertos son frecuentes en el margen cuesta abajo del arco de vegetación, un argumento que podría estar a favor de la migración de arcos. Una zona cuesta abajo de mayor mortalidad también ha sido mencionada por Hemming (1965), para dos especies que aparecen en el arco, Dalbergia commiphoroides y Boscia minifolia. Hay, sin embargo, grandes lagunas respecto a lo que ocurre en la parte central de los arcos de vegetación. En el mapa publicado por Hemming (1965) se observa que los árboles al frente son similares en altura a los del medio y atrás, esto es, no puede detectarse, con base en el aspecto de los individuos, una zona en donde la disponibilidad hídrica sea mayor. Boaler y Hodge (1964) indican que los árboles y las plántulas de Euphorbia robeckii y Acacia tortilis en arcos de la gramínea Andropogon kelleri son comúnmente más numerosos dentro y detrás de los arcos, esto es, no hay una distribución preferente de plantas jóvenes al frente del arco, en donde debería esperarse una zona de colonización. Cornet et al. (1992) indican que los árboles de Prosopis glandulosa tienen alturas mayores (2.5 m) en la parte central del mogote (en donde la humedad del suelo también fue mayor) y que éstas disminuyen en la parte frontal y trasera del mogote, alcanzando alturas de alrededor de 1.5 m, lo que sugeriría que hay menor déficit hídrico en la parte central del mogote. Los diferentes resultados indican que la distribución de tamaños de individuos en los diferentes tipos de arcos de vegetación no permiten excluir las posibilidades de que los arcos migren o no en períodos observables de tiempo.

SITIOS DE ESTUDIO

La zona general en donde se encuentran los sitios de estudio está dentro del Bolsón de Mapimi, que forma parte del Desierto Chihuahuense, y que se localiza en la intersección de los Estados de Chihuahua, Coahuila y Durango (Fig 2.3). Se seleccionaron dos localidades para su estudio: la primera en Cerro San Ignacio y la segunda en Pico Teyra. A continuación se describe cada localidad.

Cerro San Ignacio. El primer sitio de estudio se encuentra en la bajada inferior del Cerro San Ignacio (103°44' O, 26°40' N), el más alto de la zona cubierta en la Fig. 2.3 (1480 m.s.n.m.). El sitio está sobre depósitos aluviales jóvenes del Cuaternario (Bartolino 1988). En San Ignacio, estos sedimentos están formados de clastos volcánicos en una matriz de lodo que llegan hasta los

arroyos circundantes; el grosor mínimo de los depósitos recientes es del orden de 2 a 3 m (Cornet et al. 1987). Breimer (1988) identifica los suelos de esta bajada como "suelos moderadamente profundos a profundos, pardos, franco-arenosos a franco-arcillo arenosos, gravosos, frecuentemente con horizonte cálcico". Los tres mogotes estudiados se localizan en la vertiente oeste del Cerro San Ignacio (Fig. 2.4) a una altitud de 1155 m.s.n.m.; el eje más largo de los mogotes es perpendicular a la línea de mayor pendiente, que corre de este a oeste. La orientación de los mogotes sugiere que reciben el flujo de agua y sedimentos del Cerro San Ignacio, que en términos generales se dirigen al arroyo La Vega, a 7 km de este cerro.

Pico Teyra. El segundo sitio de estudio (103°49' O, 26°33' N) se encuentra también en una bajada inferior cuyo sedimento entierra las faldas de Pico Teyra (Fig. 2.3) y que está sobre un aluvión de piedemonte. Este sedimento proviene principalmente de la erosión de la facie de rocas de aluvión de la Formación Quiotentas, y ha sido transportado por flujo laminar y de arroyo (rill wash). El aluvión se compone de arenas no consolidadas, limos y arcillas, y se encuentra entre los depósitos más recientes descritos por Bartolino (1988). Breimer (1988) identifica los suelos de esta zona como "suelos profundos, pardos, franco-arcillosos, frecuentemente ligera a moderadamente salinos y sódicos en profundidad". En comparación con los suelos de la localidad de Cerro San Ignacio, los suelos de Pico Teyra tienen una mayor proporción de arenas. Los mogotes estudiados en Pico Teyra (Fig. 2.5) se encuentran a una altitud de 1186 m.s.n.m. y rodean al cono volcánico. La orientación de los mogotes en su eje más largo (A-A', Fig. 2.5) es perpendicular a la dirección de transporte de los sedimentos, que corren de norte a sur hacia el arroyo Picotería, a 1.5 km de distancia.

Clima. El Bolsón de Mapimi, en donde se encuentran las dos localidades estudiadas, tiene un clima BWhw(e): muy árido, semicálido, con lluvias en verano y de amplitud térmica extrema (García 1973). Este clima, continental y de altura, se atribuye a la posición del sitio con respecto a la zona subtropical de altas presiones y a que se encuentra entre dos grandes sistemas montañosos. La precipitación promedio anual de la estación más cercana a las zonas de estudio (Laboratorio del Desierto) es de 264 mm. Con base en el análisis de varias estaciones alrededor de la Reserva de la Biosfera de Mapimi, Cornet (1988) concluye que 71% de la precipitación anual se concentra en verano (62% a fines de esta estación) y que las lluvias de invierno contribuyen con 9% de la precipitación anual. En general, las lluvias son intensas, localizadas (lo que contribuye a la variación entre sitios) y de corta duración; sin embargo, las lluvias de poca cantidad son más frecuentes: en la estación de Ceballos, que se encuentra a 60 km de la Reserva de la Biosfera de Mapimi, 62% de las lluvias diarias son inferiores a 5 mm; esta proporción aumenta a 75% en los años más secos y disminuye a 57% en años húmedos. El rango de precipitación promedio anual registrado en Ceballos a lo largo de 25 años (1956-1981) es de 80.8 a 512.5 mm.

Vegetación. Corresponde al matorral xerófilo descrito por Rzedowski (1978) y al matorral desértico Chihuahuense de Brown (1982). La nomenclatura de las especies que se enlistan a continuación fue tomada de Ruiz de Esparza (1988). En los mogotes predomina el pasto perenne Hilaria mutica (Buckl.) Benth., el mezquite Prosopis glandulosa var. torreyana (L. Benson) M.C. Johnst., y son menos comunes el hojásen Flourensia cernua DC., la cuervilla Ziziphus obtusifolia (T. et G.) Gray, Castela texana (T. et G.) Rose, Koerberlinia spinosa Zucc., y dos nopales: Opuntia violacea Engelman y O. rastrera Weber. éste último frecuente en las zonas desnudas entre mogotes. Otras especies presentes de menor abundancia son: Tridens pulchellus (H.B.K.) Hitchc., Trichloris crinita (Lag.) Parodi, Bouteloua barbata Lag., Hoffmanseggia densiflora Gray, Haplopappus heterophyllus (Gray) Blake, Parthenium incanum H.B.K., Jatropha dioica Cerv., y Hamatacactus hamatacanthus (Mhl.) Borg.

Suelos. Los únicos datos de suelos han sido reportados por Cornet et al. (1987) en un mogote localizado en el Cerro San Ignacio, quienes afirman que las diferencias del mogote estudiado en relación con sus zonas desnudas se observan solamente en la superficie, y clasifican ambos tipos de suelos como Yermosoles háplicos.

ESPECIES ESTUDIADAS

Las especies estudiadas son la leguminosa Prosopis glandulosa var. torreyana y la compuesta Flourensia cernua. Para F. cernua basta decir que es un arbusto perenne exclusivo del Desierto Chihuahuense, que puede ser abundante, pero rara vez dominante en el paisaje (cf. Mauchamp 1992). Prosopis glandulosa var. torreyana, es también una leñosa perenne que puede encontrarse como árbol, pero que frecuentemente tiene las dimensiones de un arbusto. Esta variedad se distribuye en los desiertos Sonorense y Chihuahuense (Rzedowski 1988), y es la más intensamente combatida por agricultores y ganaderos, ya que es una invasora cuyas vainas son consumidas y dispersadas por el ganado en pastizales donde la cobertura de leñosas era muy baja antes de la introducción de la ganadería (Fisher 1977, Brown y Archer 1989).

Como todas las otras especies de su género, P. glandulosa produce hojas doblemente compuestas. La mayoría de las especies tienen dos raquis secundarios, pero pueden haber dos o tres pares adicionales. Los márgenes de las hojas son enteros y la superficie foliar es glabra. Las hojas son anfiestomáticas (Meyer et al. 1971), pero la cantidad de estomas en el haz es alrededor del doble de la del envés. La madera se compone de fibras, tejidos parenquimatosos, y vasos. Es anular-porosa (ring porous) con los vasos esparcidos en conjuntos de 2 a 7. El diámetro de los vasos es comparativamente grande (Meyer et al. 1971). Las características de la madera y de las hojas indican que esta especie es mesofítica (Mooney et al. 1977), lo que concuerda con su hábito freatófito, pues produce raíces laterales y profundas que le proporcionan la posibilidad de extraer agua en una amplio

rango de profundidades del suelo (Simpson y Solbrig 1977, Heitschmidt et al. 1988, Ansley et al. 1990).

Después del primer año de crecimiento, las meristemos apicales producen hojas, ramas, espinas e inflorescencias. Cada brote produce una serie de nudos y entrenudos, y cada nudo produce una hoja y dos o tres meristemos apicales con todas la hojas arregladas en filotaxia alternada de dos tercios en espiral (Fig. 2.6). Después que el crecimiento anual se interrumpe, la yema terminal aborta. Al siguiente año, la yema de uno de los tres primeros entrenudos se convierte en la yema pseudoterminal y produce el crecimiento para ese período. Este patrón le da a las ramas una ligera apariencia en zig-zag (Mooney et al. 1977). Arriba de cada hoja hay yemas que producen espinas, por lo que las espinas de las especies de Prosopis sección Algarobia, que es en donde Prosopis glandulosa var. torreyana se sitúa, son brotes (stems) modificados. La producción de hojas y brotes es simultanea o antecede por pocos días a la floración (Nilsen et al. 1987), y en Mapimi ambas se llevan a cabo durante el mes de marzo (obs. pers.). Un segundo periodo de crecimiento de rebrotes tiene lugar a finales de abril (obs. pers.). Este mezquite pierde sus hojas totalmente en enero. Cabe mencionar que la refoliación y la producción de nuevos brotes sucede cuando aún no se inicia la temporada de mayor probabilidad de lluvias, que en Mapimi se concentra en el verano (Cornet 1988). Por este motivo, Montaña y Cornet (com. pers.) sugieren que la producción de nuevo tejido fotosintético se realiza a expensas del agua acumulada en el sustrato, que proviene del año anterior. Desde este punto de vista, la producción de brotes de mezquite en 1988 respondió a la precipitación de 1987, que fue de 324 mm, 1.6 veces mayor que la de 1988 y casi el doble de la reportada en 1989.

Los brotes producidos en el periodo de crecimiento son fácilmente distinguibles de los brotes anteriores, pues los entrenudos poseen tejido fotosintético y las espinas son flexibles. Para el estudio de demografía de módulos (Capítulo 5), esta característica es esencial, pues permite distinguir una cohorte de brotes y seguir su desarrollo en el tiempo. El tejido fotosintético de los brotes y la flexibilidad de las espinas se pierden con el crecimiento secundario en los primeros meses después de la expansión de los brotes.

OBJETIVOS

Poner a prueba la hipótesis de la migración de mogotes utilizando especies vegetales perennes, cuya abundancia y distribución de tamaños permita utilizarlas (1) como "registro" de la dinámica de colonización cuesta arriba y la mortalidad cuesta abajo que implica el proceso de migración, y (2) para el estudio del crecimiento vegetal y su relación con la disponibilidad de agua dentro y fuera de los mogotes.

Para cumplir con el punto (1) se seleccionaron dos localidades distantes por 15 km: Pico Teyra y Cerro San Ignacio. En Pico Teyra se estudiaron dos especies: el mezquite, Prosopis glandulosa var. torreyana y el hojascn, Flourensia cernua, a lo largo de un transecto de 600 m de longitud que atravesó 5 mogotes. En Cerro San Ignacio solamente se censaron los mezquites de tres mogotes y sus peladeros asociados, ya que en estos mogotes el hojascn es poco frecuente. Las preguntas a responderse fueron: (a) ¿en donde se localizan las plantas de menor y mayor diámetro basal de las especies leñosas seleccionadas? y (b) ¿cómo varía la cobertura o el volumen de las especies seleccionadas dentro de los mogotes y sus peladeros? Las predicciones son, suponiendo migración de los mogotes: (i) las plantas de menor diámetro basal predominan en la franja cuesta arriba, (ii) las plantas de mayor diámetro basal predominan en la franja cuesta abajo, y (iii) la cobertura o el volumen individual es mayor en la parte media del mogote, en donde la disponibilidad de agua es también mayor.

Para cumplir con el punto (2) se optó por seguir el destino de una cohorte de módulos de mezquite, tanto en diferentes posiciones dentro de los mogotes como en los peladeros. Las preguntas planteadas son: (a) ¿hay relación entre el crecimiento de los árboles y la posición en la que se encuentran?, (b) ¿influye la extracción selectiva de formas de vida vegetal en el crecimiento de los árboles?, (c) ¿cuáles son los factores de mortalidad más importantes en el crecimiento de los árboles?, (d) ¿cómo influye la producción de estructuras reproductivas en el crecimiento de las plantas?. Las predicciones son, suponiendo que existe un gradiente hídrico y que puede haber competencia por agua (i) los brotes de los árboles crecerán más en la parte frontal y media de los mogotes, que es en donde hay mayor disponibilidad de agua, (ii) la extracción de formas de vida mejorará el estado hídrico de los mezquites y por lo tanto sus brotes crecerán más, y (iii) la mortalidad de brotes será mayor en la parte trasera de los mogotes y en los peladeros asociados.

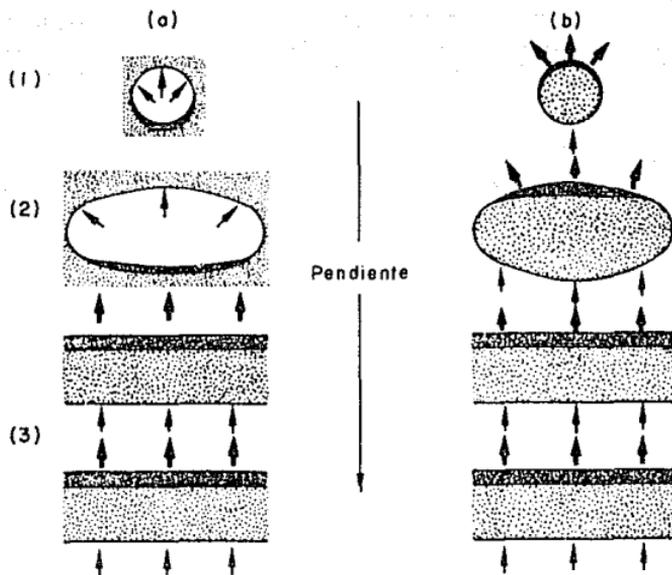


Fig. 2.1. Origen alternativo de bandas de vegetación (a) a partir de parches desnudos en donde la cobertura vegetal es relativamente homogénea, y (b) a partir de colonizadores iniciales o de otros obstáculos físicos al flujo laminar de agua que son colonizados posteriormente. La banda más oscura indica la zona de mayor infiltración. Las flechas gruesas indican la dirección del avance de la banda; las delgadas, el límite de la retracción. Tomado de Greig-Smith (1979).

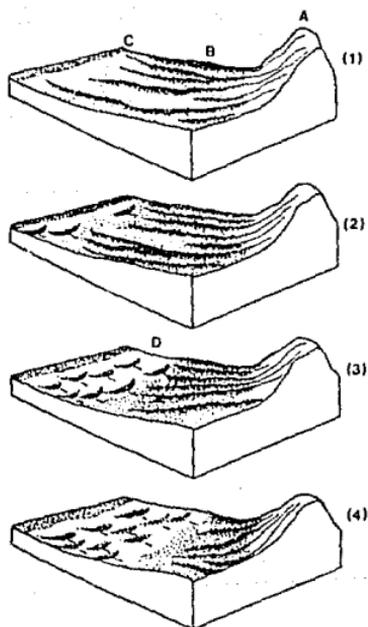


Fig. 2.2. Formación de mogotes a partir de la evolución geomorfológica del relieve: (1) la pendiente es relativamente elevada y hay un drenaje definido hasta llegar al fondo de valle; (2) los sedimentos erosionados cuesta arriba se depositan en el límite del fondo de valle, disminuyendo la pendiente y dando lugar a una bajada inferior con mogotes; (3) y (4) el proceso de erosión y acarreo de sedimentos continúa, ampliando la zona ocupada por los mogotes. (A) Vegetación de afloramientos; (B) matorral micrófilo; (C) pastizal de *Hilaria mutica*; (D) mogotes. Modificado de Cornet et al. (1992).



Fig. 2.4. Localización de los tres mogotes estudiados en Cerro San Ignacio. (A) Afloramientos rocosos; (B) piedemonte; (C) bajada superior; (D) bajada inferior; (E) fondo de valle.



Fig. 2.5. Localización del transecto (A-A') que abarca los mogotes estudiados en la localidad de Pico Teyra. (P) Cono volcánico de Pico Teyra; (B) bajada inferior; (V) fondo de valle. Los sedimentos en éstas zonas provienen probablemente de las sierras calcáreas al NE de Pico Teyra.

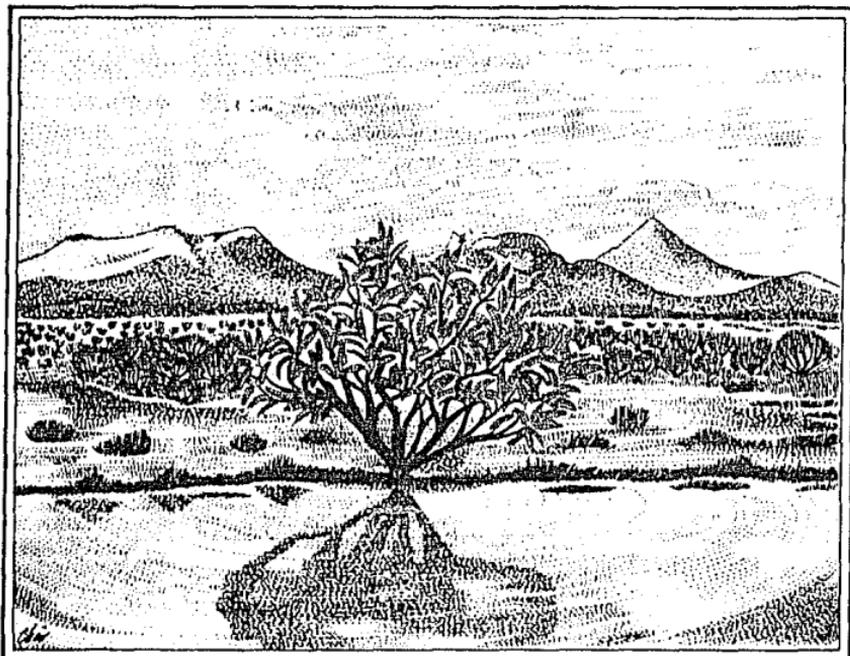


Fig. 2.6. Rama del mezquite *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* como puede observarse durante el mes de marzo. La rama de tono más claro es un brote reciente.

CAPITULO 3

Respuesta de dos especies de leñosas a las condiciones creadas por un ecotono móvil en un ecosistema árido

Resúmen	20
Introducción	20
Métodos	21
Resultados	22
Discusión	26
Reconocimientos	29
Literatura citada	29



THE RESPONSE OF TWO WOODY SPECIES TO THE CONDITIONS CREATED BY A SHIFTING ECOTONE IN AN ARID ECOSYSTEM

C. MONTAÑA, J. LOPEZ-PORTILLO AND A. MAUCHAMP

Instituto de Ecología, Apdo. Postal 63, 91000 Xalapa, Veracruz, Mexico

SUMMARY

(1) Vegetation stripes alternating with bare areas appear in some arid lands as a consequence of the redistribution of rainwater by sheet flow. The borders between stripes and bare areas are ecotones (one up-slope and one down-slope of each arc) between a very open scrub and a densely vegetated patch.

(2) The up-slope migration of stripes has been observed or inferred in most of the cases quoted in the literature, but there is no information on the dynamics of the woody vegetation. Here the hypothesis of arc migration is tested by investigating the distribution of seedlings and adults of woody species and their cover within the arcs.

(3) The species studied were *Prosopis glandulosa* and *Flourensia cernua*. The distribution of seedlings and adults was recorded in a 600-m × 2-m transect belt perpendicular to the stripes. Cover variation inside the arcs was measured by intercept lines arranged in a design including three arcs, two zones (up-slope and down-slope) inside the arcs and two species.

(4) The results show a clear difference in the functioning of the up-slope and down-slope ecotones of the arcs. Seedlings of both species establish in the up-slope ecotone, *F. cernua* almost exclusively and *P. glandulosa* with a marked preference. No seedlings of *F. cernua* were recorded more than 5 m away from the nearest adult whereas seedlings of *P. glandulosa* were recorded more than 30 m away from the nearest adult. *Prosopis glandulosa* was present in all the arcs and in the bare areas between arcs, whereas *F. cernua* was absent in the bare areas and in some of the arcs. Differences in cover values were found between zones and species but not between arcs.

(5) There is no evidence upon which to reject the hypothesis of arc-migration, and some hypotheses about the temporal and spatial variability of this process are considered. In the process of migration a central role is played by the up-slope ecotone which functions as the main colonizing area for the woody species.

INTRODUCTION

Dense vegetation stripes (with the main axis parallel to contour lines) alternating with relatively barren spaces have been described for a number of arid zones in the world. White (1971), Greig-Smith (1979) and Walter & Breckle (1985) reviewed some of the characteristics of vegetation stripes (also called vegetation arcs) in Africa and the Middle East. There was no evidence that these vegetation patterns were due to soil differences. On the contrary, only slight differences were found in the upper horizons as a consequence of plant activity (e.g. greater organic matter content and improved permeability).

Such patterns seemed to be produced as a consequence of the differential distribution of rainwater when there is a combination of the following factors: (i) a rainfall regime with showers of high intensity in a brief period of time which favours runoff against infiltration, and (ii) slopes of less than 0.6° which favour sheet flow and prevent gully formation. Although not always mentioned in studies of arc formation, a third factor may be the presence of an impervious layer in the soil surface which results in large differences in soil water supply in the arc and inter-arc areas, if the ground does not slope sufficiently

to cause underground lateral drainage but runoff concentrates water from the barren inter-arc areas onto the vegetation arcs.

Barren areas thus act as catchments for the water that will be evapotranspired in the arcs. Hemming (1965) estimated that infiltration of water in the arc he studied in Somalia exceeded twice the local rainfall and Cornet, Delhoume & Montaña (1988) estimated a similar relationship of 1.5-2.5 times the rainfall in a site about 15 km from the site investigated in this paper and with similar vegetation. The abrupt change in the relationship between water flow and infiltration within the up-slope part of the vegetation arcs tends to perpetuate the ecotone conditions between an open scrub community with vegetation cover generally less than 5% and a dense, mixed herb-scrub community with a cover frequently around 100%.

It has been suggested (White 1971) that vegetation arcs migrate as a result of the colonization of the up-slope parts by the establishment of perennials, and of the death of plants in the down-slope parts as more water is evapotranspired in the up-slope part of the arc. If the system works in such a way, its effects on the establishment and development of perennials should be portrayed in the spatial distribution of individuals of perennial species.

The aim of this paper is to test this general hypothesis of arc migration by answering the following questions: (i) what is the spatial distribution of the seedlings of the woody perennials, (ii) what is the spatial distribution of the adults, and (iii) how does species cover vary inside the vegetation arcs?

METHODS

The study area

The study area is located in the Bolson de Mapimi, within the Chihuahuan Desert (26° N, 103° W, 1100 m a.s.l.). Rainfall, with a yearly average of 264 mm, is concentrated in summer (72% of the total falls between June and September). The mean temperature is 20.8 °C with a seasonal variation of 16.2 °C and a mean daily range of 20 °C (Cornet 1988). Vegetation corresponds to the 'xerophytic scrub' described by Rzedowski (1978) and to Brown's (1982) 'Chihuahuan Desert scrub'.

Arc-vegetation patterns occupy 32% of the 172 000 ha mapped by Montaña (1988), and its structure and floristic composition vary in accordance with the landscape units. The most frequent herbaceous perennial in the arcs is *Hilaria mutica*. The most common woody species are *Prosopis glandulosa* (Leguminosae) and *Flourensia cernua* (Compositae), two species which have expanded their ranges in the Chihuahuan Desert in historical times (Parker & Martin 1952, Buffington & Herbel 1965, Fisher 1977). Species nomenclature and taxonomic authorities follow Correll & Johnston (1979).

Sampling

The species studied were *Prosopis glandulosa* and *Flourensia cernua*, which are the most abundant in the sampled area. Each of them showed marked branching at the base. The distribution of seedlings and adults was ascertained along a transect 600 m long and 2 m wide, perpendicular to the contour lines. Height, total basal circumference, and basal circumference of the thickest live and dead branches of each individual in the sampled

area were measured. The individuals defined as seedlings were, in *F. cernua*, those less than 50 cm tall, and in *P. glandulosa* less than 1 m. All had basal circumference of less than 5 cm. The presence of all species was recorded on an interception line through the middle of the transect, and changes in topography along this line were also measured with a surveyor's level.

Seedling distribution with respect to adult distribution was determined in two arcs by measuring the distance between the seedling and the nearest adult of its own species. A total of 100 measurements was made, fifty in each arc.

To evaluate the possibilities of seed dispersal between arcs by granivorous animals, seeds of *P. glandulosa*, *F. cernua* and *Hilaria mutica* were set out (15, 25 and 25 seeds dish⁻¹, respectively) on 5-cm-diameter aluminium dishes. Remaining seeds were counted at 12-h intervals during a 48-h period. For each species, thirty dishes were placed at random in the middle of the arc. To prevent seeds being blown away by the wind each dish was placed in a plastic litter bag (20 cm × 20 cm; mesh size = 2 mm). One side of the bag was held open by a 10-cm-high wooden stick, allowing the free movement of insects and small vertebrates.

The variation in cover of *P. glandulosa* and *F. cernua* was measured in three adjacent arcs along the transect. Along each of the up-slope and down-slope zones of each arc two parallel lines, 128 m long, perpendicular to the transect were used to measure foliage cover by the line intercept method (Canfield 1941). An analysis of variance was applied to the data, including three arcs, two zones (up-slope and down-slope) inside each arc and two replicates per zone.

RESULTS

Characteristics of vegetation arcs

Figure 1 shows the microtopographical profile and the distribution of *P. glandulosa*, *F. cernua* and *H. mutica* along the transect. The presence of *H. mutica* indicates the existence of a vegetation arc. The slope along the transect was 0.2°. Topography has a step-like profile and a reduction in the steepness of slope creates the conditions for the presence of a vegetation arc. A linear regression between soil relief and distance along the transect was calculated and the residuals ($y - \bar{y}$) of the regression calculated (Fig. 2). Vegetation arcs are associated with positive residuals and bare areas with negative residuals. The difference between means of residuals of points, with and without *H. mutica*, are significantly different (*t*-test, $P = 0.0003$).

Cover of *Hilaria mutica* was 36% along the transect, and of *P. glandulosa* and *F. cernua* 11% and 6%, respectively. Figure 1 (c) and (d) show that *F. cernua* was absent from the first three arcs.

Spatial relationships between seedlings and adults

Forty-seven of the fifty seedlings of *F. cernua* (Fig. 1d) were at a distance of less than 4 m up-slope and 2 m down-slope from the upper limit of the arcs, or were within the patches of *H. mutica* which indicate the beginning of an arc (i.e. 536–560 m on the transect). The three remaining individuals were inside the arcs. Fourteen out of nineteen *P. glandulosa* seedlings were found in the up-slope part, while the remaining five were found inside the arcs.

The seedlings of *F. cernua* were always close to adult plants, but in *P. glandulosa* this relationship was not so clear (Fig. 1). Fig. 3 shows the number of seedlings of both species

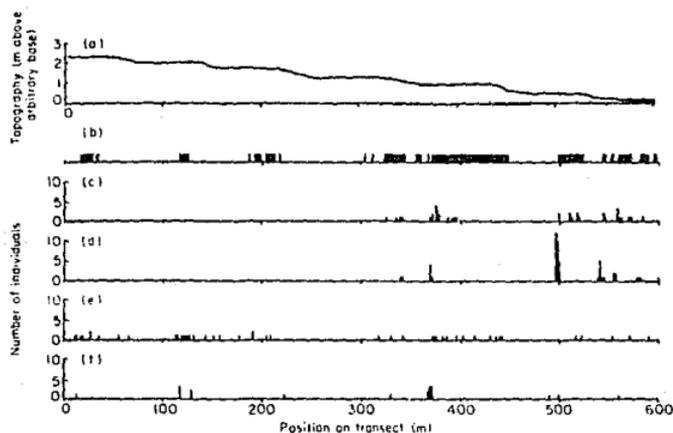


FIG. 1. Microtopographic profile and distribution of *Hilaria mutica*, *Flourensia cernua* and *Prosopis glandulosa* along a 600-m transect perpendicular to vegetation arcs in desert scrub vegetation in the Chihuahuan Desert. (a) Microtopographical profile; (b) presence of *H. mutica*; (c) number of *F. cernua* adult plants; (d) number of *F. cernua* seedlings; (e) number of *P. glandulosa* adult plants; and (f) number of *P. glandulosa* seedlings. (a) was measured at 5-m intervals; (b)–(f) were measured at 2-m intervals.

as a function of distance from the nearest adult. Most of the *F. cernua* seedlings were less than 3 m from an adult plant, and the most distant one was between 4 m and 5 m away (Fig. 3a). The distribution of *P. glandulosa* seedlings, on the contrary, was more uniform, and distances of up to 30 m were recorded.

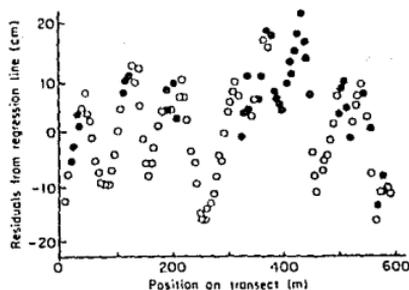


FIG. 2. Microtopography and grass cover of a 600-m transect perpendicular to vegetation arcs and barren areas in desert scrub vegetation in the Chihuahuan desert. Topographical variation is represented as residual differences, measured from the regression of slope against transect position, at intervals of 5 m. Closed circles indicate the presence of the grass *Hilaria mutica*, and consequently the existence of a vegetation arc.

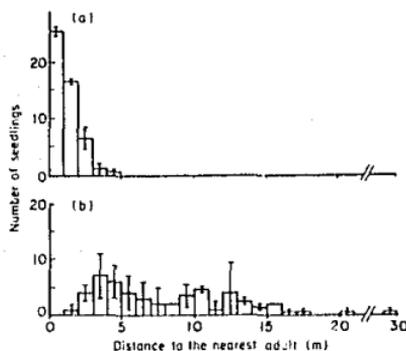


FIG. 3. Number of seedlings (mean \pm 1 S.D.) of (a) *Flourensia cernua* and (b) *Prosopis glandulosa* as a function of distance to the nearest adult within two vegetation arcs in the Chihuahuan Desert. For each species, the distance between fifty randomly selected seedlings and the nearest adult of its own species was measured in each arc.

Table 1 shows the results of the granivory experiment. The *F. cernua* data were not included, as it was found that some of the remaining achenes had no seeds, and that ants (which collected these seeds during the day) could extract the seeds and leave the empty achenes in the dishes. As this was not realized until the end of the experiment, granivory was underestimated. The activity of nocturnal rodents was clearly marked, all the *P. glandulosa* seeds having disappeared the first night and traces of rodent activity being found around all the empty dishes. Ants collected *H. mutica* seeds more continuously, by day as well as by night.

Adult morphology as a function of spatial position

The number of *P. glandulosa* and *F. cernua* adult plants found along the transect were cross-classified according to two criteria: living or dead (rows) and standing inside vegetation arcs or in the barren areas between arcs (columns) (Table 2). Any inferences from the dead individuals must be made with caution as the number may have been underestimated because of firewood gathering by local people, or the rate of decomposi-

TABLE 1. Time-course of removal of seeds by granivorous animals. Fifteen seeds of *Prosopis glandulosa* and twenty-five seeds of *Hilaria mutica* were exposed in thirty dishes randomized within a vegetation arc. Figures are mean number of seeds remaining in a dish \pm 1 S.D.

Time*	<i>Prosopis glandulosa</i>	<i>Hilaria mutica</i>
0	15.00 \pm 0.0	25.00 \pm 0.0
12	13.56 \pm 3.75	10.07 \pm 9.87
24	1.01 \pm 2.37	5.56 \pm 7.85
36	0.74 \pm 2.55	2.81 \pm 6.21
48	0.00 \pm 0.0	1.52 \pm 4.96

* Hours elapsed since 09.00 h of the first day.

TABLE 2. Numbers of adult plants of *Prosopis glandulosa* and *Flourensia cernua* found along a transect, 600 m long and 2 m wide, perpendicular to the main axes of the vegetation arcs. Rows indicate the condition of the plants (alive or dead); columns indicate position of individuals, either inside vegetation arcs or in barren areas between arcs.

<i>Prosopis glandulosa</i>	Barren		Total
	Arc	area	
Alive	36	9	45
Dead	1	19	20
Total	37	28	65
<i>Flourensia cernua</i>			
Alive	36	0	36
Dead	1	6	7
Total	37	6	43

tion of dead wood may be different. Personal observations suggest that the dead material of *F. cernua* disappears faster than that of *P. glandulosa*.

Figure 4 shows the relationship between the total basal circumference and the basal circumference of the thickest live and dead stems of the living adults found in the arcs. Linear regressions were significant ($P < 0.05$), except for the dead stems of *F. cernua* (Fig. 4d). The coefficient of determination (r^2) of the significant regression in *F. cernua* is twice those of *P. glandulosa* (0.35 against 0.19 and 0.17).

The relationship between total basal circumference and height for both species is only significant in *F. cernua* ($P < 0.05$) (Fig. 5). All but one of the individuals of *P. glandulosa* measured in the barren areas had basal circumferences greater than 80 cm, but heights less

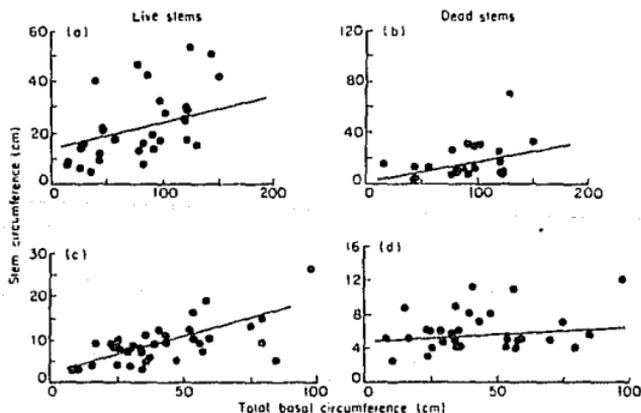


FIG. 4. Relationships between the total basal circumference and (a) basal circumference of the thickest live stem in *Prosopis glandulosa* individuals; (b) basal circumference of the thickest dead stem *P. glandulosa*; (c) and (d) show the same relationships for *F. cernua*. In all cases the fitted regression lines are also shown. Measurements were taken from living individuals found within vegetation arcs along a transect of 600 long and 2 m wide, perpendicular to the vegetation arcs in desert scrub vegetation in the Chihuahuan Desert.

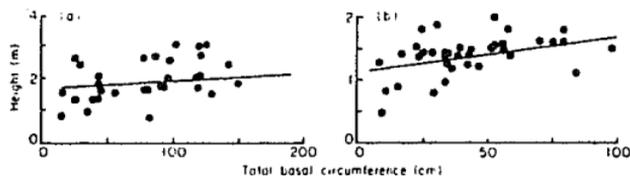


FIG. 5. Relationships between basal circumference and plant height of the living adult plants of (a) *Prosopis glandulosa* and (b) *Flourensia cernua* found within vegetation arcs along a transect of 600 m long and 2 m wide, perpendicular to the vegetation arcs in desert scrub vegetation in the Chihuahuan Desert. In both cases the fitted regression lines are also shown.

TABLE 3. Numbers of plants (adults and seedlings) of *Prosopis glandulosa* and *Flourensia cernua* inside vegetation arcs. Data were recorded along a transect, 600 m long and 2 m wide, perpendicular to the main axes of the vegetation arcs. Columns separate the individuals found in the up-slope halves of the arcs from those found in the down-slope halves of the arcs.

	Up-slope	Down-slope	Total
<i>Prosopis glandulosa</i>	32	23	55
<i>Flourensia cernua</i>	71	15	86
Total	103	38	141

than 2 m. In contrast, only 42% of the individuals inside the arcs were less than 2 m high, and half of them had a basal circumference of less than 50 cm, indicating a young plant. These data suggest that within barren areas only old trees of low height are present.

Numbers of species within different parts of the arcs

Table 3 shows the number of individuals (adults and seedlings) of *P. glandulosa* and *F. cernua* which were found in the up-slope and down-slope halves of all the arcs recorded in the 600-m transect ($P < 0.005$, G -test of independence, Sokal & Rohlf 1981). Up-slope, *F. cernua* is more numerous than *P. glandulosa*, whereas down-slope the reverse is true.

An analysis of variance of the cover of both species as measured by interception lines shows that there are no differences between arcs, while there are significant differences between zones and between species ($P < 0.05$). The significant interaction between zones and species (Fig. 6) indicates that the direction of change in the two species is different and opposite.

DISCUSSION

Results show that the seedlings of *Prosopis glandulosa* (with marked preference) and of *Flourensia cernua* (almost exclusively) establish in the up-slope ecotone. While *P. glandulosa* is found in all the arcs as well as in the barren zones, *F. cernua* is present only inside some of the arcs. This distribution can probably be explained by the different ways in which seeds are dispersed. *F. cernua* seedlings are always near adults, and the seeds, transported by ants, are carried relatively short distances away from parents. Consequently, the probability of seed interchange between arcs is relatively low. Although exposure of seeds on dishes may have attracted more granivore activity than exposure on

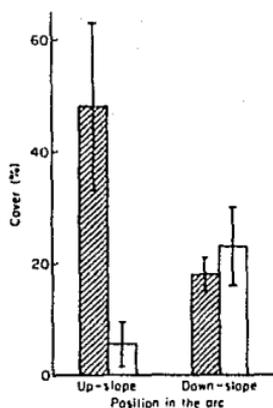


FIG. 6. Cover variation of species within vegetation arcs in scrub vegetation in the Chihuahuan Desert. Cover was measured in twelve interception lines laid out parallel to the vegetation arcs. Two 128-m lines were recorded in each of the up-slope and down-slope zones of three vegetation arcs. Mean values (± 1 S.D.) for each species on each of the six lines recorded in each zone are shown. Hatched bars, *Flourensia cernua*; empty bars, *Prosopis glandulosa*.

the soil surface, no seed predator capable of transporting *F. cernua* seeds between arcs was detected.

Prosopis glandulosa seedlings, on the contrary, are often found at some distance from the adults. It has been reported that transport of these seeds depends on vertebrates and that this may increase the probability of seed survival (Kingsolver *et al.* 1977, Mares *et al.* 1977). Field observations during this work confirm that accumulation of seeds near parent trees results in a high mortality due to infestation by insect larvae (mostly bruchids). Considering the size of the elements of the mosaic comprising stripes and barren areas, dispersal by wild and domestic vertebrates allows a high seed interchange between arcs, a very different position from that of *F. cernua*.

In *F. cernua*, plant height and the circumference of the thickest live (but not dead) stems are correlated with total basal circumference. In *P. glandulosa* the circumference of the thickest dead and live stems, but not necessarily plant height, are correlated with the total basal circumference. This suggests a different response of the two species to environmental change. In *F. cernua*, all the main stems of the genet may die simultaneously as environmental conditions worsen. The dead stems measured in living individuals would be, in any case, secondary ramifications. In *P. glandulosa*, a species with a longer life-span, some of the main stems may die as unfavourable conditions progress, while others may remain alive. The greater diversity of forms of *P. glandulosa* seems to support this assumption.

Differences in cover suggest that *F. cernua* has a competitive advantage over *P. glandulosa* in the up-slope area of the arcs dependent on high water availability, but this advantage diminishes (there being a significant decrease in cover as well as in the number of individuals) in the down-slope area, where less water is available. *Prosopis glandulosa*

cover in the down-slope area of the arc is significantly higher than in the up-slope, which suggests that it increases as the density of *F. cernua* decreases. However, as the cover of both species in the down-slope of the arc is similar, no competitive advantage in this position can be inferred for *P. glandulosa*.

The fate of the populations of *F. cernua* is strongly affected as the arc moves; they increase contagiously up-slope where water accumulates, but decrease down-slope where water is less abundant. However, some individuals of *P. glandulosa* survive even in the barren conditions down-slope, and its mortality as water availability decreases is lower than that of *F. cernua*.

The measurements of total basal perimeter and height of *P. glandulosa* in the barren areas suggest that here the observed populations were established under different conditions, as all circumference measurements were high (i.e. no young individuals were found), and that conditions in this area restrict the height of individuals, which is less than inside the arcs. In the case of the moving-arc hypothesis, it can be inferred that these individuals established in the arcs and survived the migration. The decrease in height of plants in the barren areas could then be the result of an adjustment to low water availability, through the mortality of higher branches and the maintenance (coupled with new production) of the lower ones. Two alternative hypotheses can be mentioned: (i) there was originally a homogeneous cover with communities similar to those inside the arcs, and the barren areas were formed later as a result of local perturbation, and (ii) some individuals manage to establish, sporadically, in the barren areas. Both hypotheses are difficult to accept because (i) continuous cover would require at least twice the present amount of rainfall in historic times, and (ii) neither seedlings nor young individuals are found in the barren areas. Additionally, if the arc does not move, the seedlings in the up-slope of the (stationary) arc would never develop to adults, and the populations inside the arcs would be kept at their present density by the recruitment of the few seedlings found inside the arcs, a less likely situation.

The most likely explanation is that arcs move as colonization progresses up-slope causing, in what was formerly the invading region, an increase in the mortality of plant modules or whole genets, depending on the species' response to the environmental change.

It is to be expected that this process will be very variable in time and in space. In time, it would be a discontinuous phenomenon. A succession of years of high rainfall would increase the area covered by the arcs through the colonization of barren areas up-slope and, on the other hand, a succession of years of low rainfall would cause a decrease in vegetation due to plant mortality mostly in the down-slope part of the arcs. The final result would be a slow migration of the arc.

Spatially, high variability between arcs would be expected as a function of (i) the volume of the intercepted water, which is related to the dimensions of the arc and the barren collecting area associated to it, (ii) the availability of potential colonizers (in the form of seeds), and (iii) the effects of granivory and herbivory on young individuals. Short-term variations in the rate of colonization along the up-slope of the arc can be expected as a function of these same factors.

Both kinds of spatial variability can be seen in the field. That is, the dimension of pioneer zones varies between arcs, and the up-slope limit of the pioneer zone within an arc is not, in general, a straight line, but presents convexities in pockets which are being colonized at a higher rate than the concavities. Their coalescence in the long run would result in a generalized advance of the up-slope zone of the arc.

Finally, the down-slope part of the arc has a more passive role in the functioning of the system. In fact, it represents the dynamics of the vegetation in a situation where competition for water and mortality may play a major role. No observations were made on their eventual role in the recruitment of species to the barren areas.

Experimental investigations of the response of plants to water shortage in relation to establishment and survival in up-slope and down-slope positions of the arcs would be a very useful addition to knowledge of the functioning of these systems.

ACKNOWLEDGMENTS

Thanks are due to R. Dirzo, E. Ezcurra and M. Franco for comments on a first draft of the paper, and to J. R. Etherington, P. Greig-Smith and an anonymous referee for help in improving the manuscript. Field work was partially funded by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México, the Instituto de Ecología, and the Regional Program for Scientific and Technological Development of the Organization of American States. The participation of J.L.P. was in partial fulfilment of a Ph.D. degree at the Centro de Ecología/CCH, UNAM, and that of A.M. was financially supported by the CNRS/CEPE L. Emberger, Montpellier, France.

REFERENCES

- Bullington, L. C. & Herbel, C. H. (1965). Vegetational changes on a semidesert grassland range from 1858 to 1963. *Ecological Monographs*, **35**, 139-164.
- Brown, D. E. (1982). Biotic communities of the American Southwest United States and Mexico. Chihuahuan Desertscrub. *Desert Plants*, **4**, 169-179.
- Canfield, R. (1941). Application of line interception in sampling range vegetation. *Journal of Forestry*, **39**, 388-394.
- Cornet, A. (1988). Principales Características Climáticas. *Estudio Integrado de los Recursos Vegetación. Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano* (Ed by C. Montaña), pp. 45-76. Publicaciones Instituto de Ecología, México.
- Cornet, A., Delhoume, J. P. & Montaña, C. (1988). Dynamics of striped vegetation patterns and water balance in the Chihuahuan Desert. *Diversity and Pattern in Plant Communities* (Ed by H. J. During, M. A. Werger & H. J. Willems), pp. 221-231. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Correll, D. S. & Johnston, M. C. (1979). *Manual of the Vascular Plants of Texas*. University of Texas, Dallas, TX.
- Fisher, C. E. (1977). Mesquite and modern man in Southwestern North America. *Mesquite. Its Biology in two Desert Scrub Ecosystems* (Ed by B. B. Simpson), pp. 177-188. Dowden, Hutchinson & Ross.
- Greig-Smith, P. (1979). Pattern in vegetation. *Journal of Ecology*, **67**, 755-779.
- Hemming, C. F. (1965). Vegetation arcs in Somaliland. *Journal of Ecology*, **53**, 57-67.
- Kingsolver, J. M., Johnson, C. D., Swier, S. R. & Terán, A. (1977). *Prosopis* fruits as a resource for invertebrates. *Mesquite. Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems* (Ed by B. B. Simpson), pp. 108-122. Dowden, Hutchinson & Ross.
- Mares, M. A., Enders, F. A., Kingsolver, J. M., Neff, J. L. & Simpson, B. B. (1977). *Prosopis* as a niche component. *Mesquite. Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems* (Ed by B. B. Simpson), pp. 123-149. Dowden, Hutchinson & Ross.
- Montaña, C. (1988). Las formaciones vegetales. *Estudio Integrado de los Recursos Vegetación. Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano* (Ed by C. Montaña), pp. 167-197. Publicaciones Instituto de Ecología, México.
- Parker, K. W. & Martin, S. C. (1952). *The Mesquite Problem on Southern Arizona Ranges*. United States Department of Agriculture Circular, 908. United States Department of Agriculture, Washington, DC.
- Rzedonski, J. (1978). *Vegetación de México*. Editorial Limusa, Mexico City.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1981). *Biometry*. Freeman, San Francisco.
- Walter, H. & Breckle, S. W. (1985). *Ecological Systems of the Geobiosphere. 1. Ecological Principles in Global Perspective*. Springer Verlag, Berlin.
- White, L. P. (1971). Vegetation stripes on sheet wash surfaces. *Journal of Ecology*, **59**, 615-622.

(Received 22 June 1989; revision received 8 March 1990)

CAPITULO 4

Distribución y abundancia de Prosopis glandulosa var. torreyana en tres mogotes: alternativas a la hipótesis del movimiento de arcos de vegetación

Introducción	31
Materiales y métodos.....	33
Resultados	37
Discusión	40
Figuras	44

INTRODUCCION

De acuerdo con Greig-Smith (1979), la formación de los arcos de vegetación se puede iniciar a partir de parches que se unen, o se fragmentan, en tiempos sucesivos (Fig. 2.1). Una vez formados los arcos, existen dos posibilidades: que migren cuesta arriba o que sean estacionarios. Los investigadores que apoyan la hipótesis de migración de arcos indican que el frente de los arcos puede avanzar entre 15 y 30 cm por año (Worrall 1959, Boaler y Hodge 1964). Montaña (1992) reporta una expansión de 4 m en 5 años húmedos (210-412 mm de precipitación anual) en el frente de un mogote en Mapimi (esto es, 80 cm anuales), pero que la expansión fue nula en los dos años secos siguientes (168 y 199 mm de precipitación anual). Tomando en cuenta las variaciones interanuales en precipitación reportadas por Cornet (1988) y suponiendo que el mínimo de precipitación para que el arco avance es de 200 mm, un arco en Mapimi avanzaría a razón de 50 cm anuales en promedio. Aun suponiendo que el avance se reduce a 30 cm (la cifra máxima reportada por Boaler y Hodge 1964), un arco o mogote de 30 m de ancho (paralelo a la pendiente) avanzaría su misma dimensión en 100 años. Por ejemplo, se ha afirmado que los árboles adultos muertos que se encuentran en el margen cuesta abajo de arcos de vegetación (Boaler y Hodge 1964, Hemming 1965), indica que los arcos han migrado. Por este motivo, se puede hipotetizar que:

(1) Si los arcos de vegetación avanzan a razón de tasas medibles en términos de años, en el frente de ellos habrán árboles más jóvenes, y los más viejos se encontrarán en la parte trasera y su peladero asociado.

Por otra parte, se ha postulado una asociación entre la dinámica de avance y un gradiente de disponibilidad de agua que decrece en el sentido de la pendiente (Greig-Smith 1979). El agua que llega a los arcos de vegetación proviene de dos fuentes: la lluvia directa y el agua del flujo laminar que se forma durante períodos de lluvia intensa. Parte de ésta corre superficialmente, recorriendo una distancia relacionada con el volumen de escorrentía; otra parte se estanca e infiltra en el frente del arco. Como la probabilidad de lluvias que aportan un gran volumen es baja (Cornet 1988), el agua de escorrentía irrigará con mayor frecuencia las partes más frontales de los arcos. Aunque los datos publicados por Cornet et al. (1992) sugieren que parte del agua que se infiltra fluye de manera subsuperficial, puede suponerse que la existencia de una zona preferencial de infiltración en el frente condicionará la existencia de un gradiente hídrico tanto en la superficie como en horizontes más profundos bajo los arcos.

Un árbol que se establece en la parte frontal de un arco móvil que tiene, por ejemplo, 30 m de anchura, tendrá (si la tasa de colonización es de 30 cm anuales) 50 años de edad al localizarse en la parte intermedia del arco, y 100 años al ocupar la parte trasera del mismo. Conforme avanza el arco, cambia la disponibilidad de agua para ese árbol, de ser relativamente alta en las partes frontal y media, a ser relativamente baja en la

parte trasera. Como consecuencia del cambio en la disponibilidad de agua, la planta puede perder parte de su biomasa pero el diámetro basal quedará como un registro del tamaño alcanzado bajo condiciones óptimas de humedad. Si ésta dinámica ocurre, se puede hipotetizar que:

(2) El diámetro basal será menor en la parte frontal de los arcos, mientras que la cobertura y la altura de los individuos adultos, pero no el diámetro basal, tenderá a disminuir hacia la parte trasera.

No todos los trabajos reportados sugieren que los arcos de vegetación migran. Por el contrario, otros autores han concluido que los arcos son estables, basándose en su constancia de forma y de localización en fotografías aéreas tomadas con una diferencia de 15 a 20 años (Greenwood 1957, White 1969), o en la existencia bajo los arcos de una capa cóncava cementada con silicatos, cuya formación, que requiere de largos periodos, precisa de la persistencia de los arcos en un mismo lugar (Litchfield y Mabbutt 1962, Mabbutt y Fanning 1987). Boaler y Hodge (1964), y Mabbutt y Fanning (1987), sugieren que la migración disminuiría el área de las zonas desnudas en donde se acumula el agua y en consecuencia modificaría el volumen infiltrado en el arco. Si los arcos son estacionarios, puede hipotetizarse que:

(1') No habrá zona de colonización preferencial y la distribución de edades o tamaños no estará relacionada con las posiciones dentro de los arcos.

Aún si los arcos son estacionarios puede haber un gradiente subterráneo de disponibilidad hídrica, por las razones antes mencionadas. Este gradiente se reflejaría en cambios en la cobertura, altura y diámetro basal de los individuos, por lo que la hipótesis (2) podría modificarse de la siguiente manera:

(2') La cobertura, la altura y el diámetro basal de los individuos tenderán a disminuir de la parte frontal hacia la parte posterior de los arcos.

La cobertura se puede analizar de dos maneras: como la proporción del área que ocupa el dosel de las plantas (cobertura relativa), o como cobertura individual. Es necesario considerar que la cobertura relativa depende no sólo de la cobertura individual, sino también de la densidad de los individuos. No se han propuesto hipótesis que relacionen la densidad de los individuos con la dinámica de los arcos, pero Bush y Van Auken (1991) sugieren que en las sabanas de Texas la mayor mortalidad sucede durante la transición de plántulas a juveniles, y que una vez establecidos, los individuos tienen una alta probabilidad de sobrevivencia. Por éste motivo, debería esperarse una densidad similar en las plantas de mayor edad y una mayor densidad en la plantas más pequeñas, éstas concentradas en la parte frontal de los arcos.

El objetivo de este trabajo es utilizar la distribución espacial del diámetro basal (considerándolo como un indicador de la edad), la altura, la cobertura y la densidad de los individuos del mezquite Prosopis glandulosa var. torreyana para poner a prueba las hipótesis arriba enumeradas en tres mogotes de la localidad del Cerro San Ignacio. Adicionalmente, se explicitan las condiciones bajo las que se desarrolla el proceso de migración de arcos y el gradiente de disponibilidad hídrica y, con base en los datos de campo, se elabora el modelo de un mogote que cumpla idealmente con dichas condiciones, para compararlo con los mogotes bajo estudio.

MATERIALES Y METODOS

Censo de individuos. El trabajo se llevó a cabo en tres mogotes que se encuentran en la bajada superior del Cerro San Ignacio (Fig. 2.4). En cada mogote y sus peladeros asociados se trazaron franjas de 50 m x 150 m con el eje mayor orientado en la dirección de máxima pendiente. Cada franja se subdividió en cuadrículas de 10m x 10m con líneas marcadas cada m. Se registró la localización de cada individuo de mezquite dentro de las franjas trazadas, así como la altura, el diámetro basal de la rama de donde salían las demás ramas si el árbol era policórmico, y los diámetros mayor y menor de la copa, cuyo producto es una estimación de la cobertura. Dentro del mogote 1 se censó un área de 91m x 50m (4,550 m²) y en los mogotes 2 y 3 el área fue de 50m x 50 m (2500 m²); el resto de las áreas dentro de las franjas corresponden a los peladeros. Adicionalmente, se trazaron cuatro transectos paralelos al eje mayor y distanciados 13 m entre sí en donde se registró la cobertura de Hilaria mutica por el método de intercepción de líneas de Canfield (1941).

Relieve. El relieve se determinó con un nivel de topógrafo a intervalos de 5 m sobre la línea de intercepción utilizada para estimar la cobertura de H. mutica. Con el fin de detectar las variaciones en la topografía dentro y fuera de los mogotes, se llevaron a cabo regresiones lineales del relieve en función de la distancia. Las regresiones se calcularon utilizando los datos de relieve correspondientes a cada una de las 4 líneas de cada mogote, y fueron todas significativas ($P < 0.001$). Se procedió a calcular las rectas de regresión y los residuales de éstas: los coeficientes de las regresiones indican la pendiente media de cada transecto (0.3%-1%), en tanto que los residuales indican las variaciones en el microrelieve una vez extraída la tendencia general del cambio del relieve con respecto a la distancia. Los residuales serán en adelante considerados como "relieve".

Zonación dentro y fuera de los mogotes. Para explorar las diferencias en la distribución espacial y la fisonomía de los árboles, cada mogote se subdividió en 5 posiciones perpendiculares a la mayor pendiente. Las posiciones consideradas son: (a) peladero anterior al mogote; (b) frente del mogote; (c) zona intermedia; (d) zona trasera y (e) peladero posterior al mogote (Fig. 4.1). Las posiciones al interior de cada mogote son equidistantes, pero no son equidistantes entre mogotes. El ancho

de los peladeros corresponde a la distancia entre el punto arbitrario en donde se inició o finalizó el censo y el punto en donde se inicia o termina la presencia de Malaria mutica.

Categorías de tamaño. Para explorar las hipótesis planteadas es necesario dividir a los individuos de mezquite en categorías de tamaño, partiendo de la suposición de que éstas están relacionadas con la edad de los mezquites. Un objetivo colateral es el reducir la varianza que correspondería a la comparación entre individuos con grandes diferencias de tamaño. Por tales motivos, utilizamos como criterio la división en 3 categorías diamétricas: (a) "chicos", hasta 2 cm de diámetro basal, (b) "medianos", de 2 a 5 cm, y (c) "grandes", con diámetros basales mayores de 5 cm. Este procedimiento es similar al que se lleva a cabo cuando se diseña una tabla de vida estática (Begon y Mortimer 1981), y equivale a distinguir tres cohortes. Debe mencionarse que la relación entre la edad y el diámetro basal no está aún bien determinada (ver Harper 1977, pp. 600-601) y que para sugerir dicha relación nos hemos basado fundamentalmente en las edades calculadas por Archer (1990), quien simuló el crecimiento de los árboles de Prosopis glandulosa var. glandulosa bajo regímenes hídricos contrastantes con datos de una sabana subtropical en Texas. Desconocemos la tasa de incremento diamétrico de los mezquites, pero plantas germinadas y mantenidas bajo condiciones de invernadero en la Ciudad de México han llegado en tres años a tener 0.9 cm de diámetro basal. Suponiendo que bajo condiciones naturales el crecimiento es menor, una plántula podría tener 2 cm de diámetro basal (db) en alrededor de 10 años. Archer (1990) estima que los árboles de mezquite con db cercanos a 5 cm tienen una edad aproximada de 50 años, y de 172 a 217 años los de diámetros de alrededor de 27 cm.

Hipótesis 1: Migración de arcos. Una representación gráfica (Fig. 4.2) de las distribuciones de frecuencias de la cobertura, la altura y el diámetro basal indica que están sesgadas hacia valores inferiores. Tales distribuciones, de tipo log-normal, son comunes en otras poblaciones vegetales (Harper 1977; otras referencias en Weiner 1985) y han sido denominadas "jerarquías de tamaños". Para poner a prueba la hipótesis de migración de arcos se utilizaron las técnicas de análisis de jerarquías propuestas por Weiner y Solbrig (1984), quienes plantean dos métodos complementarios tomados de los economistas (Lorenz 1905, Bowman 1946): la curva de Lorenz y el coeficiente de Gini. Para construir una curva de Lorenz, los valores de biomasa se ordenan de menor a mayor, y el porcentaje acumulado de la biomasa se grafica contra el porcentaje acumulado de la población. El índice de Gini se calcula como "la mitad de la diferencia media relativa

$$G = \frac{\sum_i \sum_j |x_i - x_j|}{2n^2 \bar{x}}$$

Si todos los individuos de la población contribuyen proporciones similares en biomasa, (una menor jerarquía), el gráfico de Lorenz consistirá en una recta de 45° y el índice de

Gini tendrá el valor mínimo de 0; si, por el contrario, la mayor proporción de biomasa está concentrada en pocos individuos dentro de una población en donde la biomasa del resto es cercana a cero (una mayor jerarquía), el gráfico de Lorenz será más cóncavo y el índice de Gini tenderá a un valor máximo de 1 (Weiner y Solbrig 1984).

Esta técnica puede utilizarse también para analizar la jerarquía en los diámetros basales (db) de todos los individuos (vivos+mueertos), suponiendo que el db es indicador de la edad. Bajo la hipótesis de migración de arcos, los individuos de menor edad (menor db) se encuentran en el frente de avance, en tanto que los individuos de mayor edad (mayor db) están en la parte trasera, o cuesta abajo, de los arcos. Si suponemos que la tasa de avance del arco es de 30 cm por año, y que el arco tiene un ancho de 45 m, en el primer tercio del arco habrán plantas con edades que fluctúen entre 1 y 50 años y con diámetros basales de hasta 5 cm. Por otro lado, los individuos del último tercio del arco tendrán edades entre 100 y 150 años y los mayores diámetros basales. Tomando esto en cuenta, puede predecirse que la jerarquía será mayor en el frente del arco que en la parte trasera de éste: en la parte delantera, habrán individuos de db variables, en tanto que en la parte media y trasera el grado de variación será comparativamente menor. Bajo la hipótesis de migración, la curva de Lorenz se acercará más a la pendiente de 45° conforme más se avance hacia el interior del mogote.

El valor del índice de Gini (G) calculado para muestras pequeñas es un estimador sesgado del G de la población, por lo que Weiner y Solbrig (1984) proponen multiplicar a G por $n/(n-1)$ para obtener un estimador insesgado (G'). Como se desconoce la distribución del error de G' , Weiner y Solbrig (1984) proponen utilizar procedimientos de "bootstrapping" (Diaconis y Efron 1983, Efron 1981) para obtener los intervalos de confianza. Con este fin se determinaron 100 valores artificiales de G' utilizando un programa elaborado por Exequiel Ezcurra, y los intervalos de confianza (I.C.) se calcularon a partir de la desviación estándar y el tamaño de la muestra (n) como en una distribución normal (Efron 1981):

$$I.C. = G' \pm t_{\alpha, n-1} \cdot s / \sqrt{n}$$

Diseño de un mogote ideal. Para poner a prueba la hipótesis de migración de mogotes, se elaboró un modelo a comparar con los estudiados en el campo. El mogote ideal se diseñó bajo los siguientes supuestos:

1. En un arco que avanza cuesta arriba, las plantas chicas se encontrarán en el frente de colonización.
2. Si la tasa de colonización es constante a lo largo del tiempo, la densidad será similar en todo el mogote, considerando que una vez establecidos, los mezquites tienen una alta probabilidad de sobrevivencia (Bush y Van Auken 1991).

3. La cantidad de individuos grandes que logran sobrevivir la transición mogote-peladero-mogote es muy baja.

4. A medida que el arco migra, los individuos que se encontraban en la parte posterior pasarán a formar parte del peladero trasero. Por ese motivo el número de individuos en esa posición será mayor que el número de individuos en el peladero delantero.

5. Como la humedad bajo los arcos es mayor en la parte frontal e intermedia de los mogotes (Greig-Smith 1979, Cornet et al. 1992), la cobertura individual de las plantas será también mayor en esas posiciones.

Los datos para la elaboración de un modelo (M*) con estas suposiciones fueron tomados del mogote 1, el más extenso y en donde el número de individuos es mayor. Se separaron 5 individuos para el peladero frontal y 8 para el peladero trasero. Los 13 individuos seleccionados tienen diámetros basales correspondientes a la categoría de "grandes" (>5 cm), pero las coberturas más bajas dentro de esa categoría. Los 234 individuos restantes se ordenaron jerárquicamente (del más pequeño al más grande) de acuerdo al valor de su diámetro, su altura y su cobertura, y en ese orden de prioridad. La matriz resultante se dividió en tres submatrices de 78, 79 y 77 individuos respectivamente. Para simular un arco móvil, el primer conjunto de individuos fue asignado al frente del mogote, el segundo, a la parte intermedia, y el último, a la parte posterior del mogote modelado. A continuación se calcularon, para los db en las 5 posiciones, las curvas de Lorenz, el índice insesgado Gini (G') y los intervalos de confianza de éste.

Hipótesis 2: Respuesta de las plantas a un gradiente hídrico.

Para poner a prueba esta hipótesis se llevaron a cabo dos tipos de análisis:

(1) Relación del relieve, los mogotes y las posiciones dentro y fuera de éstos con la cobertura relativa de Hilaria mutica y Prosopis glandulosa.

Aunque la densidad relativa se utiliza para poner a prueba la hipótesis de migración de arcos, la forma de calcularla se presenta en esta sección, pues fue similar a la del cálculo de la cobertura relativa. Para analizar las diferencias en la densidad y cobertura relativas tanto entre mogotes como entre posiciones, las franjas censadas en los tres mogotes se subdividieron en rectángulos de 5 m de ancho (paralelo a la pendiente) por 10 m de largo, utilizando como centro de cada rectángulo el punto en donde se registró la topografía. Así se formaron, en cada uno de los tres mogotes, 124 secciones de 50 m². Como los mogotes variaron en anchura, el número de éstas es variable para cada posición. En cada sección se calculó la densidad y la cobertura relativas de Prosopis. La cobertura relativa de Hilaria se estimó como el porcentaje de la intercepción en el segmento lineal correspondiente a cada sección.

Los datos se analizaron con modelos lineales generalizados (MLG), utilizando las estrategias de simplificación de modelos sugeridas por Aitkin *et al.* (1990), que equivalen a realizar comparaciones múltiples tras detectar diferencias significativas en un análisis de varianza. Para el análisis de la cobertura relativa de Prosopis y de Hilaria, los datos, siendo proporciones, se normalizaron con una transformación arco seno ($p' = \arcsin \sqrt{p}$, Zar 1984). El análisis sobre la densidad relativa se llevó a cabo en cada una de las tres categorías de tamaño de Prosopis. La función de distribución del error se consideró como Poisson, por lo que el modelo es log-lineal. En ambos casos, las variables independientes son el relieve, el mogote y la posición.

(2) Relación entre la fisonomía individual y las posiciones en los mogotes.

Como la distribución de frecuencias de la cobertura, la altura y el diámetro basal de individuos censados es log-normal, para probar la segunda hipótesis, los datos se normalizaron con transformaciones logarítmicas. Zar (1984) recomienda la transformación $\underline{Y}' = (\log \underline{Y} + 1)$ cuando algunos de los valores son cercanos a cero. Esta transformación es efectiva para los datos de los individuos medianos y grandes ($db > 2$ cm), pero los datos de los individuos chicos aún son sesgados (Fig. 4.3a-c). Dicho sesgo se corrigió usando la transformación $\underline{Y}' = (\log \underline{Y}) + c$, en donde c es una constante que convierte a todos los valores, incluyendo los más bajos, en positivos (Fig. 4.3d-e). Los datos transformados se analizaron también con GLM, y la función de distribución del error se consideró como normal. Los factores independientes considerados son los mogotes y las posiciones.

RESULTADOS

Hipótesis 1.

Densidad. La densidad relativa en las tres categorías de tamaño del mezquite está significativamente asociada al efecto del mogote, la posición y a la interacción de éstos dos factores. Siguiendo los procedimientos de simplificación de los MLG (Aitkin *et al.* 1990), se obtiene que la densidad de los individuos chicos es significativamente mayor ($P < 0.0001$) en las posiciones intermedia y trasera del mogote 3, en relación al resto de los mogotes y posiciones (Fig. 4.4A); la densidad de los individuos medianos es menor ($P < 0.0001$) en las posiciones delantera y trasera de los arcos 2 y 3 (Fig. 4.4B); y por último, que la densidad de los individuos grandes es menor ($P < 0.0003$) en la posición trasera del mogote 3 (Fig. 4.4C). Los resultados indican que pueden haber altas densidades de plantas de cualquier categoría de tamaño en cualquier posición dentro de los mogotes, y las diferencias entre mogotes sugieren que la dinámica de colonización ha sido diferente en cada uno, lo que no apoya la hipótesis del avance de arcos.

Jerarquía. La distribución de frecuencias de los diámetros basales de Prosopis está sesgada hacia valores menores de 8 cm en todas las posiciones de los tres mogotes censados (Fig. 4.5A-C). En concordancia con este resultado, las curvas de Lorenz son generalmente cóncavas (Fig. 4.5D-E). Cuando se compara entre posiciones, las curvas de Lorenz son menos cóncavas (hay menor jerarquía) en tres de los seis peladeros (Fig. 4.5E-F), pues los db de los árboles abarcan ámbitos más restringidos que los del resto de las posiciones (Fig. 4.5A-C).

Aunque hay diferencias significativas entre algunos índices de Gini (A en la Fig. 4.6), la concavidad de las curvas de Lorenz tiende a ser similar en todas las posiciones del mogote 1 (Fig. 4.5D), en donde el db de los árboles se distribuye de manera más similar (Fig. 4.5A); esta tendencia también se observa en el mogote 2, exceptuando los dos peladeros (a y g en la Fig. 4.5B). En contraste con los dos mogotes anteriores, la curva de Lorenz en la posición posterior del mogote 3 es más cóncava que en las posiciones restantes (d en las Figs 4.5E). Esta mayor concavidad se explica por la abundancia de plantas chicas (Fig. 4.5C) que representan el 82% de la población, pero que contribuyen 42% al db, ambos valores relativos al número de individuos totales en esa posición.

Los resultados obtenidos indican, entonces, que la distribución de diámetros basales de los individuos es similarmente jerárquica en todas las posiciones dentro de los mogotes, con la excepción la parte trasera del mogote 3, cuyo índice de Gini y curva de Lorenz se predicen, no para esa posición, sino para el frente de los mogotes.

Jerarquía en un mogote ideal. Las curvas de Lorenz y los índices de Gini correspondientes a las 5 posiciones en el mogote modelado bajo la hipótesis de migración de arcos (M*) se muestran en la Fig. 4.6. En M*, la máxima jerarquía está al frente del mogote (h en la Fig. 4.6B), una consecuencia de la mayor abundancia de plantas chicas y de la presencia de algunas plantas medianas (Fig. 4.6C). La concavidad de las curvas de Lorenz en M* (Fig. 4.6B) es en general menor a la observada en los tres mogotes y esto se refleja también en índices de Gini significativamente inferiores (Fig. 4.6A). La comparación entre los índices de Gini y sus intervalos de confianza al 95% indica que las historias de colonización en los tres mogotes son diferentes y que no corresponden a la dinámica supuesta bajo la hipótesis de migración de arcos.

Hipótesis 2.

En todos los casos, incluyendo los análisis por categoría de tamaño de Prosopis, los peladeros difieren de los mogotes ($P < 0.0001$). Por este motivo, se realizaron nuevos análisis excluyéndolos.

Cobertura relativa. Los análisis de varianza indican que hay diferencias significativas en la cobertura relativa de Prosopis

entre mogotes, posiciones y la interacción de ambos factores ($P < 0.0001$), y que está también significativamente asociada al relieve ($P = 0.04$). Tras la simplificación del MLG (Aitkin *et al.* 1990), se obtiene que la cobertura del mezquite es significativamente menor en la posición trasera de los mogotes 2 y 3 (d, Fig. 4.7B-C), y que no hay diferencias entre las posiciones restantes dentro de los mogotes ($P < 0.0001$); la cobertura aumenta con valores positivos del relieve. En la cobertura de *Hilaria* sólo hay diferencias significativas entre posiciones, y es significativamente menor ($P = 0.008$) en la posición trasera de los tres mogotes (Fig. 4.7A-C). La suposición de que la cobertura relativa de ambas especies responde a un gradiente hídrico que decrece del frente del mogote hacia su parte trasera se cumple para *Hilaria*, y, para *Prosopis*, en dos de los tres mogotes. Sin embargo, hay correlaciones significativas entre los promedios de densidad y cobertura relativas en las tres categorías de tamaño del mezquite (coeficiente de correlación de Spearman, $r_s > 0.92$, $P < 0.001$; Zar 1984), por lo que una disminución en la cobertura de *Prosopis* podría indicar una baja densidad y no ser el resultado directo del gradiente hídrico. Por este motivo, se hicieron análisis sobre las características fisonómicas individuales.

Relación entre la fisonomía individual y las posiciones en los mogotes. Para el análisis de la cobertura, la altura y el diámetro basal individuales se optó por unir las categorías de tamaño mediano y grande, pues la distribución de frecuencias de los db pertenecientes a los individuos medianos está truncada hacia la derecha y la de los individuos grandes hacia la izquierda (Fig. 4.3C). Solamente se encontraron diferencias significativas, asociadas a las posiciones dentro de los mogotes, en la cobertura y el db de las plantas chicas y en la altura de las plantas medianas y grandes. Sin embargo, hay diferencias importantes entre las categorías de tamaño. Las plantas chicas tienen coberturas y diámetros basales significativamente mayores en la posición frontal de los mogotes (Fig. 4.8A-B) en tanto que el conjunto de plantas medianas y grandes tienen alturas significativamente mayores en las posiciones frontal e intermedia de los mogotes (Fig. 4.8C). Como éstas no difieren en cobertura dentro de las posiciones, es posible que los árboles altos de las posiciones delanteras tengan un mayor volumen que los árboles bajos de la posición trasera. Por ese motivo se calculó el volumen individual de los árboles, se normalizaron los datos con una transformación logarítmica, y se probó su relación con los mogotes y las posiciones: ésta relación no es significativa.

Aunque los modelos contienen una proporción baja de la varianza total en los datos (Fig. 4.8), las diferencias encontradas sugieren una relación entre el gradiente hídrico bajo los mogotes y la profundidad de las raíces, suponiendo que la relación entre tamaño y profundidad radicular es directamente proporcional; sin embargo, no hay relaciones significativas entre las posiciones y el db y la cobertura de las plantas mayores a 2 cm de db, lo que sugiere que, aunque se puede inferir un gradiente hídrico a partir de las diferencias en la altura

promedio de las plantas medianas y grandes, éste es menor al que las plantas chicas se encuentran sometidas.

DISCUSION

En este trabajo se ponen a prueba dos hipótesis consideradas en la literatura que aborda el problema de la dinámica de los arcos de vegetación: la posibilidad de que éstos migren y la existencia de un gradiente hidrico que disminuye hacia la parte trasera de los arcos. Es difícil separar el efecto de cada una de éstas hipótesis, pues el crecimiento de un árbol está asociado con, entre otros factores, su edad y la cantidad del recurso hidrico del que dispone para su desarrollo. Sin embargo, pueden plantearse predicciones que deben cumplirse para considerar ambas hipótesis como plausibles.

1. Hipótesis de migración de arcos: Si un mogote migra a tasas medibles en términos de años, (a) la densidad de los individuos de mayor diámetro basal será menor en el frente, ya que éste resulta de la colonización de una superficie prácticamente desnuda; (b) en la zona media del mogote habrá una mezcla de individuos de diámetros basales intermedios y grandes; (c) en la zona trasera predominarán los individuos de diámetros basales grandes. Los datos de densidad relativa no apoyan ninguna de los tres supuestos, ya que la densidad de cualquier categoría de tamaño puede no diferir significativamente entre las tres posiciones.

Por otro lado, suponiendo que la relación entre la edad y el diámetro basal de los mezquites es comparable a la encontrada por Archer (1989), (d) la jerarquía de éstos debe ser mayor en el frente del mogote, tal como sugiere el índice de Gini y la curva de Lorenz para esa posición en el mogote modelado bajo la hipótesis de migración de arcos. La curva predicha para la parte frontal se observa solamente en la posición trasera del mogote 3, lo que contradice la predicción e indica que las plántulas pueden colonizar cualquier lugar dentro del mogote.

Al comparar los valores de Gini y las curvas de Lorenz del mogote modelado con los mogotes observados, se observa que la jerarquía en los mogotes es en general significativamente mayor que la esperada bajo los supuestos de migración de arcos. Este aumento en la jerarquía sugiere que en cualquier sitio dentro de los mogotes puede encontrarse una mezcla de diferentes categorías de tamaño. Puede afirmarse entonces que no se observan las consecuencias esperadas de la migración de los arcos en ninguno de los tres mogotes.

Las curvas de Lorenz más cóncavas y, consecuentemente, los mayores índices de Gini, corresponden al sitio donde hay una mayor densidad de plantas chicas. Se ha reportado que los mezquites ocupan zonas de pastizales cuya cobertura ha disminuido como consecuencia del consumo de gramíneas por herbívoros locales e introducidos (Brown y Archer 1989, Bush y Van Auken 1990), una situación muy probable en Mapimi, que ha estado sujeta a la

presencia de ganado desde el siglo pasado (Ezcurra y Montaña 1990). Podría argumentarse entonces que, bajo condiciones de pastoreo, las plántulas colonizan cualquier espacio disponible dentro de los mogotes, y que ésta tendencia sería similar en mogotes que migraran o que fueran estables, por lo que las altas jerarquías observadas son una consecuencia del pastoreo y no de la dinámica de los arcos. Sin embargo, hay zonas en los mogotes con suficiente cobertura de gramíneas que debieron también estar sujetas a presiones de herbivoría, pero en esos sitios la densidad de plantas chicas es muy baja, y la mayor jerarquía corresponde básicamente a la relación entre plantas medianas y grandes. Los resultados parecen apuntar entonces hacia la aceptación de la hipótesis de arcos estables.

2. Existencia de un gradiente hidrico bajo los mogotes: si existe un gradiente de disponibilidad hidrica, la fisonomía de las especies más abundantes debe reflejarlo. Esta hipótesis parece plausible al comprobar que la cobertura relativa de Hilaria es significativamente menor en la parte trasera de los tres mogotes y que la de Prosopis disminuye también en esa posición en los mogotes 2 y 3. Sin embargo, hay una relación significativa entre la densidad y la cobertura de las tres categorías de tamaño del mezquite, y no se encontraron cambios significativos en la cobertura individual de los individuos medianos y grandes de ésta especie en función de las posiciones dentro de los mogotes; adicionalmente, la cobertura relativa de Prosopis es similar en todas las posiciones del mogote 1, por lo que éstos resultados deben ponderarse.

Hilaria es un pasto cuyas raíces ocupan horizontes relativamente superficiales (Briones 1992), lo que indicaría que es en las características fisonómicas de los individuos de mezquite más pequeños en donde podría detectarse un mayor gradiente de disponibilidad hidrica. Este es, en efecto, el resultado obtenido. La cobertura y el db de las plantas chicas de mezquite es en promedio mayor en la parte frontal de los mogotes y menor en las posiciones intermedia y trasera de éstos, en donde probablemente llega un menor volumen de agua proveniente de flujos laminares. No hay evidencias que indiquen que el gradiente hidrico afecta la cobertura o el diámetro basal de los individuos medianos y grandes, aunque si puede postularse un efecto sobre la altura de los árboles pertenecientes a esas categorías de tamaño. Sin embargo, las diferencias en la altura, que en promedio son de 16 cm, no tienen un efecto sobre el volumen de los árboles, pues éste no difiere entre mogotes ni entre posiciones.

Ninguno de los trabajos relacionados con arcos de vegetación y sus diferentes variantes han utilizado la estructura de tamaños y su relación con las posiciones dentro y fuera de los arcos como un elemento para falsificar la hipótesis de migración, por lo que no es posible hacer comparaciones entre zonas geográficas. Un argumento que se usa frecuentemente para sugerir que ha habido migración es que hay más árboles muertos en la parte trasera que en el resto del arco (Boaler y Hodge 1964, Hemming 1965, White 1970, Janke 1976, Cornet et al. 1988, Tongway y Ludwig 1990), un

resultado que se observa también en los mogotes 2 y 3 del Cerro San Ignacio (cf. números 8 y 9 dentro de la Fig. 4.1). Sin embargo, la presencia de individuos muertos podría alternativamente indicar que la parte trasera del arco se ha contraído, y que su área restante es estable.

Se pueden proponer dos hipótesis, una extrínseca y otra intrínseca, para explicar dicha contracción. Bajo la primera hipótesis, el agua que se infiltra ha disminuido desde la formación de los arcos hasta el presente. Esta hipótesis sería plausible si la precipitación promedio decreciera en tiempos históricos y/o si los patrones de escurrimiento general hubieran cambiado en las zonas en donde se ha reportado mortalidad en la parte posterior, ambas suposiciones poco probables para un fenómeno tan constante y extendido geográficamente.

Para presentar la segunda hipótesis debe considerarse una dinámica que toma en cuenta los pocos análisis edáficos realizados y que parte de la suposición de que los arcos son estacionarios. Para fines ilustrativos, la dinámica propuesta se divide en cuatro etapas. En la primera etapa (Fig. 4.9A), un arco de vegetación se formaría inicialmente a partir de la unión de bandas de pastos y plántulas de leñosas, las raíces serían relativamente someras, y en consecuencia la profundidad modificada en el suelo sería poca, lo que implicaría una baja capacidad de almacenamiento de agua, dado el alto contenido de arcilla en los suelos de bajada (Cornet *et al.* 1987, Montaña y Breimer 1988). En la segunda etapa (Fig. 4.9B) las leñosas ya establecidas crecen en tamaño y sus raíces en profundidad, incrementando la capacidad de almacenamiento de agua; adicionalmente, se establecen otras plántulas en sitios aún no ocupados por las leñosas o en zonas en donde el pastizal de *Hilaria* ha sido perturbado. En la tercera etapa (Fig. 3.6C), el desarrollo y funcionamiento de las raíces modifica al suelo en profundidad, lo que favorece la infiltración del agua, que en su recorrido puede provocar la lixiviación de iones y la iluviación de arcillas (Boaler y Hodge 1964, White 1969, 1971, Mabbutt y Fanning 1987, Tongway y Ludwig 1990), hasta que la capacidad de almacenamiento hídrico bajo el mogote se equilibra con el promedio de agua recibida como subsidio a través de la escorrentía superficial, que normalmente puede ser de 1.5 a 2.5 veces la precipitación anual (Hemming 1965, Cornet *et al.* 1988, 1992). Por último, en la cuarta etapa (Fig. 4.9D) las plantas continúan creciendo y modificando el suelo, pero el agua evapotranspirada es mayor que el agua que puede almacenarse, y las plantas de la parte posterior del mogote, más alejadas de la zona de infiltración, mueren por déficit hídrico. Este modelo de contracción del mogote implica que dentro de éste, al menos bajo el horizonte superficial, la humedad es relativamente homogénea y que ésta contrasta entre mogotes y peladeros.

Las formas de las isolíneas de distribución de humedad reportadas por Cornet *et al.* (1992) sugieren que el agua que se infiltra en el mogote fluye verticalmente y en el sentido de la pendiente. En una determinación hecha en julio de 1984, tras la

precipitación de 33 mm en tres días, la distribución del agua en el suelo es muy similar al mostrado en la Fig. 4.9D. En agosto de 1985, después de una lluvia de 50 mm, el agua aparentemente penetra a mayor profundidad en las posiciones frontal y media, lo que sugiere que la forma del depósito de agua bajo los mogotes puede variar de acuerdo a la cantidad de agua infiltrada. La distribución homogénea del agua bajo el mogote puede estar entonces relacionada con lluvias de gran volumen, cuya probabilidad es relativamente baja. Por ejemplo una lluvia de 50 mm en agosto tiene un 15% de probabilidad de ocurrencia, mientras que la de una lluvia de 20 mm es de 45%.

La hipótesis de contracción de mogotes podría explicar la mortalidad en los mogotes 2 y 3. Sin embargo, en el mogote 1 no hay individuos muertos en la parte trasera. El ancho del mogote, así como la densidad y cobertura de los mezquites, es mayor que en los mogotes 2 y 3, lo que sugiere un mayor volumen de infiltración de agua en el suelo. Si esto es cierto, el crecimiento de individuos no afectaría el presupuesto hídrico total y en consecuencia la probabilidad de sobrevivencia de los individuos en la parte trasera sería más alta que en los otros mogotes. Se sugiere por lo tanto una relación entre el tamaño del mogote y la mortalidad de los árboles en su parte posterior. Es claro que la hipótesis de contracción debe ser puesta a prueba; sin embargo, los resultados analizados en este Capítulo no pueden ser explicados con base en la hipótesis de migración de arcos, y la hipótesis del gradiente hídrico parece ser válida solamente para las plantas con sistemas radiculares relativamente superficiales.

Los resultados obtenidos en el estudio de tres mogotes en el Cerro San Ignacio pueden resumirse de la manera siguiente: (1) Los resultados no apoyan la hipótesis de migración de arcos, y las evidencias parecen indicar que los mogotes estudiados son estacionarios; (2) el análisis de la densidad relativa y de la jerarquía en los diámetros basales indica que las historias de colonización por Prosopis glandulosa son diferentes en los tres mogotes; (3) no hay relaciones inequívocas entre la posición dentro de los mogotes y la fisonomía de los individuos grandes de Prosopis glandulosa, lo que sugiere que la disponibilidad de agua en horizontes bajo la capa ocupada por vegetación herbácea y árboles chicos es homogénea dentro del mogote; y (4) la presencia de individuos muertos en los peladeros posteriores puede ser la consecuencia de una contracción del mogote en sentido opuesto a la pendiente, un resultado que puede depender del tamaño de dicho mogote.

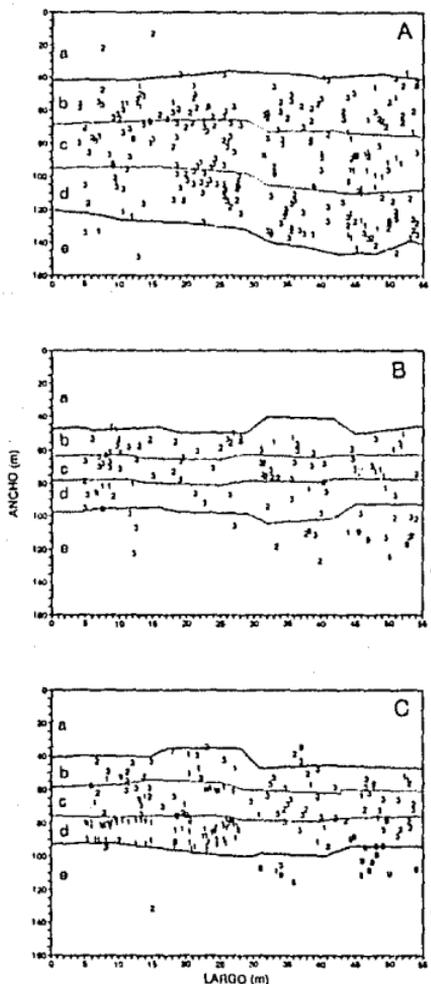


Fig. 4.1. Distribución por categorías de tamaño de los individuos de mezquite en 5 posiciones de tres mogotes: (1) individuos chicos, (2) medianos y (3) grandes. Los individuos muertos medianos y grandes se indican con \square y \square , respectivamente. Las posiciones en cada mogote son: a , peladero anterior; b , c , y d , posiciones frontal, media y trasera del mogote, y e , peladero posterior. Las líneas continuas delimitan a los mogotes; las punteadas, a las posiciones dentro de los mogotes. La flecha indica el sentido de la pendiente.

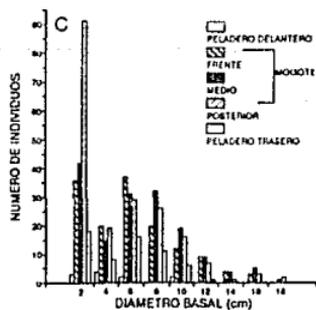
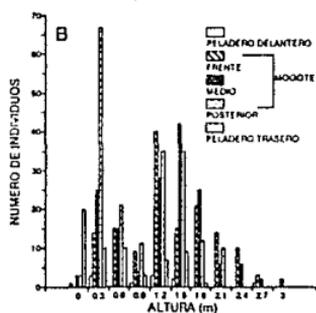
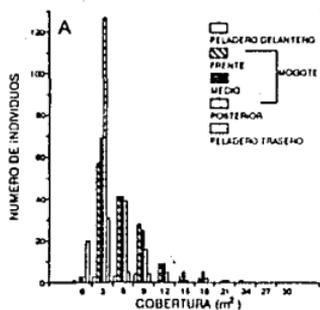


Fig. 4.2. Distribuciones de frecuencias de la cobertura (A), la alturas (B), y el diámetro basal (C) de los individuos censados en los tres mogotes de San Ignacio. En el interior de las gráficas se indica la posición que simboliza cada tipo de barra.

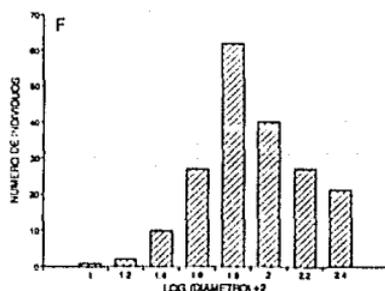
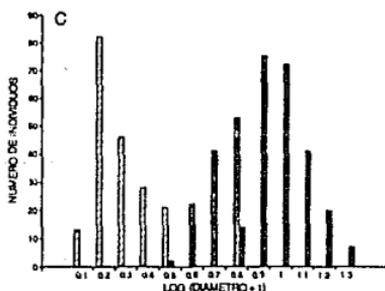
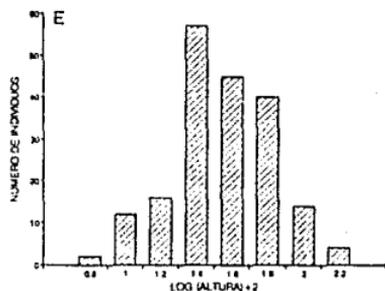
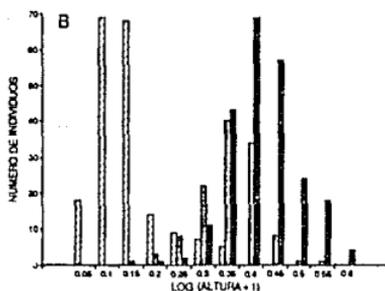
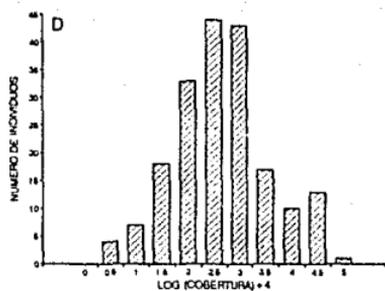
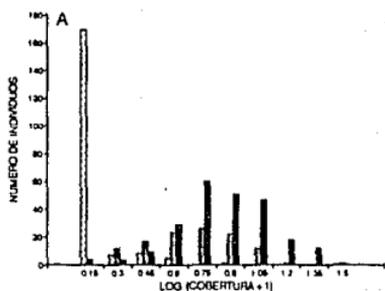


Fig. 4.3. Distribución de frecuencias (después de una transformación logarítmica) de los valores de cobertura (A y D), altura (B y E) y diámetro basal (C y F) en el total de la población censada (A-C) y en los individuos chicos de esa población (D-F) después de la transformación $y' = \log y + c$. Las distribuciones de los individuos medianos y grandes (A-C, barras grises y negras, respectivamente) y de individuos chicos (barras con diagonales) no difieren significativamente de una distribución normal ($P > 0.1$).

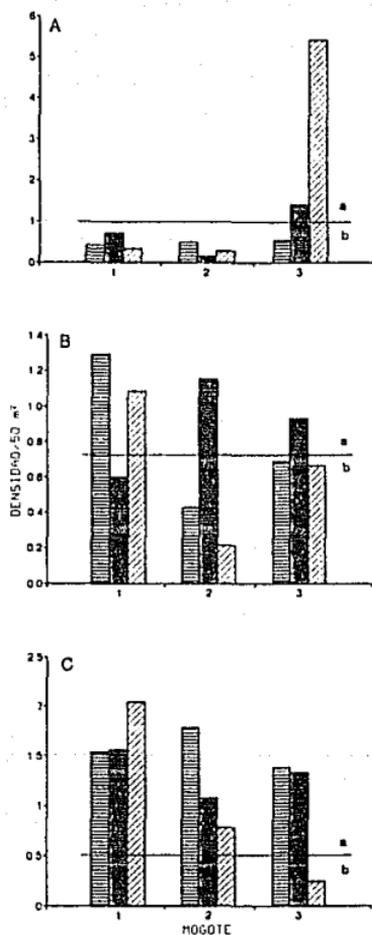


Fig. 4.4. Densidad en las tres posiciones dentro de los tres mogotes. A, individuos chicos; B, individuos medianos y C, individuos grandes. Las posiciones son: frente (barras con paralelas), parte intermedia (barras grises) y parte posterior de los mogotes (barras con diagonales). La línea punteada paralela a las abscisas parte los grupos que difieren significativamente entre si.

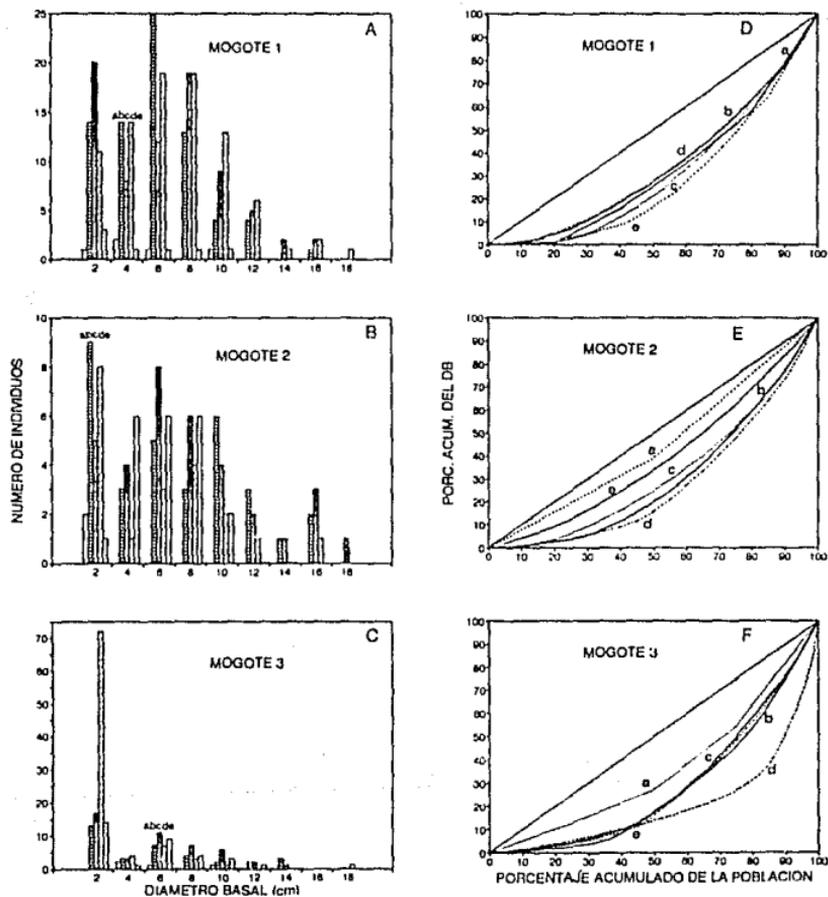


Fig. 4.5. Distribución de frecuencias de diámetros basales de mezquites en tres mogotes y sus peladeros asociados (A-F) y curvas de Lorenz para esos mogotes (D-F). Las minúsculas indican la posición en el sentido de la pendiente: *a*, peladero frontal; *b*, *c*, y *d*, posiciones frontal, media y trasera del mogote respectivamente; y *e*, peladero posterior. En D-F la jerarquía es mayor conforme se alejan las curvas de la recta de pendiente 1. Los diámetros de los individuos muertos han sido incluidos.

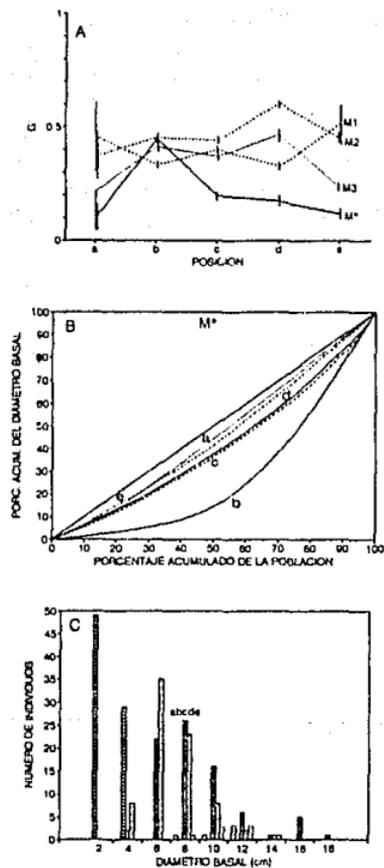


Fig. 4.6. Indices de Gini con intervalos de confianza al 95% (A), curvas de Lorenz (B) y distribución de frecuencias de los diámetros basales (C) para las 5 posiciones en un "mogote ideal" (M*) modelado bajo la hipótesis de migración de arcos. En A se indican también los índices de Gini para los tres mogotes censados en Cerro San Ignacio. Las posiciones en el sentido de la pendiente son: a, peladero frontal; b, c, y d, posiciones frontal, media y trasera del mogote respectivamente; y e, peladero posterior.

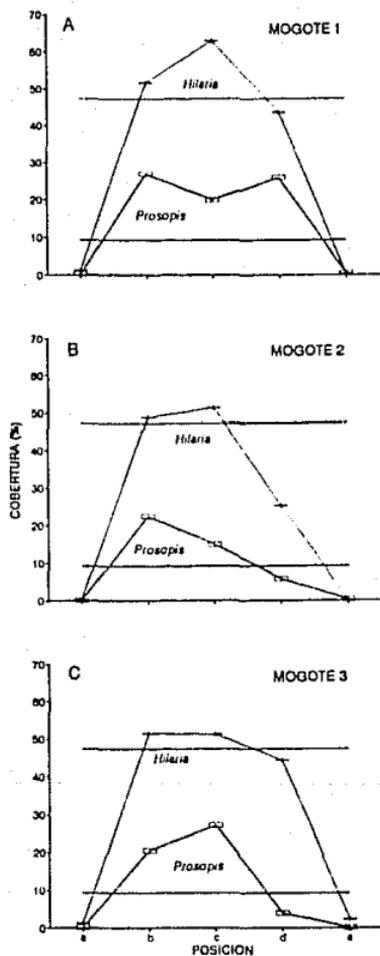


Fig. 4.7. Cobertura relativa de *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* y de *Hilaria mutica* en tres mogotes y sus peladeros asociados. Las líneas paralelas a las abscisas parte los grupos significativamente diferentes entre especies. Los peladeros no se incluyeron en los análisis estadísticos.

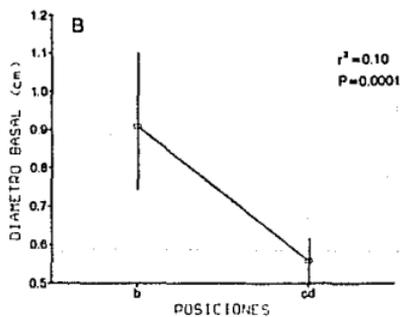
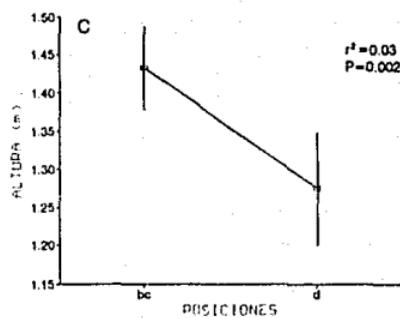
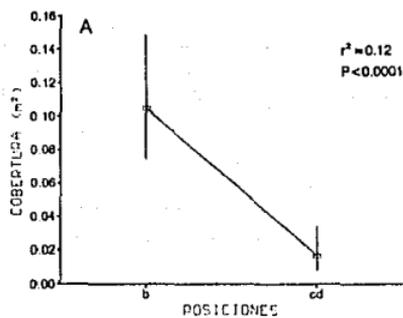
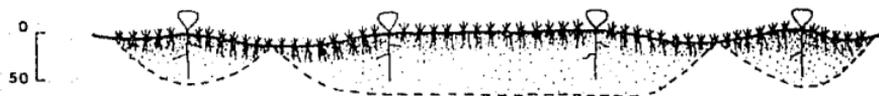


Fig. 4.8. Cobertura (A) y diámetro basal (B) de plantas chicas, y altura (C) de plantas medianas y grandes en función de las posiciones dentro de los mogotes. Las posiciones frontal, media y posterior son b, c y d, respectivamente.

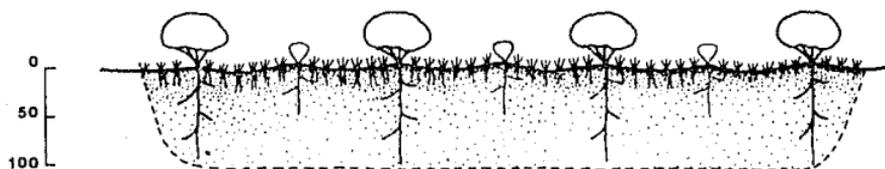
Fig. 4.9. Cuatro etapas sucesivas propuestas para el desarrollo de un mogote estacionario. (A) Los parches iniciales, conteniendo una pastizal de Hilaria mutica y plántulas de mezquite se unen para formar el mogote. (B) La vegetación se desarrolla y las raíces penetran a mayores profundidades, modificando la estructura de los suelos y la capacidad de almacenamiento de agua. (C) El sistema radicular de las leñosas alcanza la máxima profundidad posible, resultando en una capacidad máxima de acumulación del agua infiltrable. (D) La demanda hídrica por evapotranspiración supera al subsidio recibido por el agua de escorrentía, mueren las plantas más alejadas del frente (lado izquierdo) del mogote (árboles de líneas discontinuas), y éste se contrae; el suelo bajo los individuos muertos se perderá por erosión y el relieve allí será escalonado. Durante las 4 etapas hay colonización vegetal.

frente

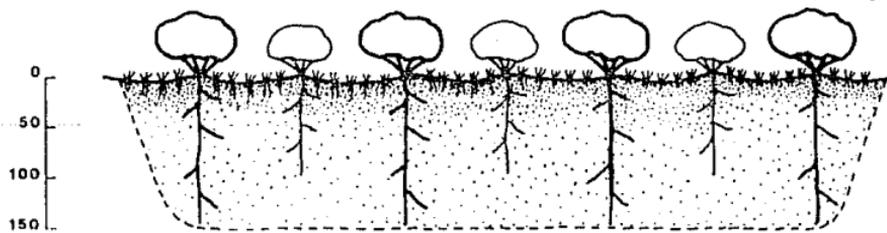
A



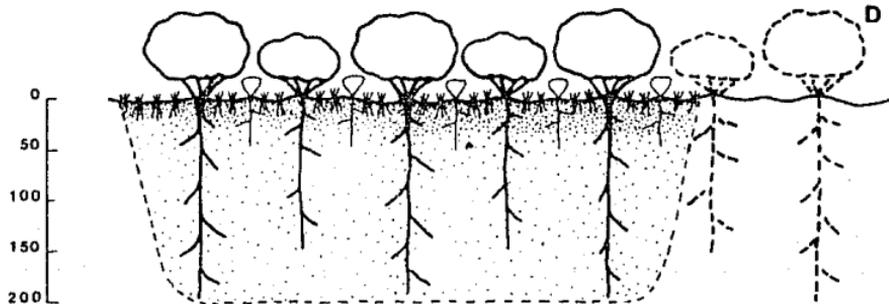
B



C



D





CAPITULO 5

Efectos de un gradiente hídrico en el crecimiento y la sobrevivencia de brotes de mezquite. I. Experimentos de exclusión de formas de vida.

Introducción	55
Materiales y métodos.....	56
Resultados	60
Discusión	64
Cuadros	71
Figuras	75

"(In vegetation arcs) the wettest soil is thus at the upper edge of the vegetated band, which extends upslope" (Greig-Smith 1979)

"A tree is, properly speaking, a family or swarm of buds, each bud being an individual plant" (Studhalter 1955)

INTRODUCCION

Las evidencias mostradas en el Capitulo anterior indican que los tres mogotes seleccionados en Cerro San Ignacio han permanecido relativamente estables desde su formación. La presencia de árboles muertos en la sección cuesta abajo sugiere que ha habido una contracción en la parte trasera de dos de los tres mogotes, y que esta contracción puede estar relacionada con el tamaño de dichos mogotes. Los efectos del supuesto gradiente hídrico durante el periodo de vida de los mezquites vivos parecen reflejarse en el diámetro basal y la cobertura de las plantas más chicas, y en la altura de las plantas medianas y grandes. Estas, sin embargo, son tendencias generales, en donde se considera la fisonomía actual, pero no dicen nada acerca de la dinámica de crecimiento de los árboles. Por este motivo se llevó a cabo una segunda aproximación al problema de la migración de arcos, y de la existencia del gradiente hídrico bajo éstos, a través del estudio del crecimiento de los árboles durante un ciclo anual.

Implícito en la hipótesis de la migración de arcos está la suposición, confirmada con algunas observaciones (Boaler y Hodge 1964, Cornet et al. 1992), de que la parte frontal de éstos está constituida por un bordo en donde parte del agua de escorrentía se estanca para después infiltrarse (Hemming 1965, Greig-Smith 1979; ver Fig. 1.1). Esto implica que el agua disponible para las plantas puede, en un periodo determinado, decrecer de la parte frontal hacia la parte trasera de los arcos, hasta ser muy escasa en el peladero posterior, lo que debe reflejarse en el crecimiento de las plantas durante ese periodo. Adicionalmente, si los arcos de vegetación migran cuesta arriba (Greig-Smith 1979), los individuos de la parte frontal serían más jóvenes y, estando sujetos a mejores condiciones hídricas, tendrían un crecimiento más activo; por esta razón, deberían crecer más que los árboles de la parte trasera del arco.

Medir el crecimiento de plantas representa un gran problema metodológico que puede implicar la destrucción total de los individuos, impidiendo su seguimiento (Jones y Harper 1987a). Sin embargo, es bien conocido que las plantas son organismos modulares en donde una unidad de construcción, por ejemplo, un meristemo, se desarrolla, produce y subtiende unidades semejantes (Begon et al. 1986, Mallette 1987). Cada módulo nace, crece, puede reproducirse y muere, por lo que el proceso es fundamentalmente demográfico (Harper y Bell 1979).

Se ha demostrado que los módulos son sensibles a los efectos de la manipulación experimental, lo que implica que también deben ser sensibles a los cambios en su esfera de influencia ambiental. Maillette (1987) encontró que el daño en las yemas fue mayor en las zonas más expuestas a fuertes vientos y bajas temperaturas en una tundra en Quebec, Canadá, lo que contribuye a explicar las diferencias en la forma de los árboles cuando se les compara con los sitios boscosos más protegidos. Jones y Harper (1987a,b) reportan que, en un pastizal en Gales, Gran Bretaña, las yemas en la zona de interferencia entre árboles vecinos se desarrollaron menos que las que se encontraban libres de interferencia. El proceso de ramificación a través del crecimiento de nuevos brotes y la supresión de yemas ha sido considerado por Bell (1984) como "un sistema que localiza sitios funcionales (áreas de alimentación o fotosíntesis) a intervalos discretos con la interposición de espaciadores (entrenudos)". Sin embargo, (a) el crecimiento puede afectar otras ramas, sombreando áreas de donde sus hojas toman la luz para realizar la fotosíntesis (Harper 1985), (b) una nueva rama demanda agua y nutrientes e implica su redistribución en la planta o la formación de nuevas estructuras radiculares que puedan satisfacer esta demanda, y (c) los recursos demandados pueden ser limitantes (Jackson y Caldwell 1989, Jackson *et al.* 1990, Caldwell *et al.* 1991), estos tres aspectos pueden afectar los procesos de crecimiento de las plantas (Jones y Harper 1987a).

Con estos antecedentes, (1) es natural sugerir si hay un gradiente hídrico bajo los mogotes, y si la disponibilidad de agua en sus peladeros es aún menor, esto debe también reflejarse en la demografía modular de las plantas de estas zonas. Adicionalmente, (2) el recurso hídrico puede ser limitante si hay una relación entre su uso y la sobreposición del volumen radicular entre especies de diferentes o las mismas formas de vida (Robberecht *et al.* 1983, Cody 1986, Fowler 1986, Van Auken y Bush 1987, Briones 1992). Este capítulo tiene como objetivo explorar si estos dos aspectos influyen en la supervivencia, crecimiento y reproducción de módulos recientes del mezquite, Prosopis glandulosa var. torreyana.

MATERIALES Y METODOS

Los estudios acerca de la demografía de los brotes de mezquite se llevaron a cabo en tres mogotes que se encuentran en la bajada inferior del Cerro San Ignacio (cf. Fig. 2.4). Los mogotes son prácticamente contiguos: el mogote 2 es el más cercano a la bajada superior; el mogote 1 se encuentra a una distancia aproximada de 100 m cuesta abajo del mogote 2 y el mogote 3 se encuentra al este del mogote 1, casi contiguo y en la misma cota de altura.

Efecto del gradiente hídrico: posición dentro de los mogotes. Con el fin de investigar el efecto de la posición dentro del mogote y su factor posiblemente asociado, la disponibilidad de agua, en cada mogote se trazaron 4 bandas paralelas a la pendiente de 10 m

de ancho separados entre sí por intervalos de 3 m (Fig. 5.1). Cada mogote se estratificó en tres zonas perpendiculares a la mayor pendiente (frente, parte media y parte trasera), y dentro de cada zona se seleccionó un área de 10 m de ancho (perpendicular a la pendiente) por 5 m de largo. Hay por tanto en cada mogote 12 rectángulos de 50 m, en donde se distinguen tres posiciones y 4 repeticiones paralelas a la pendiente.

Efectos de la interacción con otras formas de vida.- Con el fin de investigar el efecto que otras formas de vida vegetal tienen sobre los mezquites, en cada una de las posiciones se llevaron a cabo cuatro tratamientos de exclusión utilizando los rectángulos mencionados en el párrafo anterior. Los tratamientos fueron: (1) sin herbáceas, (2) sin leñosas, (3) sin herbáceas ni leñosas y (4) sin manipulación o control. Los tratamientos se aplicaron al azar en la franja frontal, pero se tomó especial cuidado en no repetir el mismo tratamiento dentro de cada transecto, con el fin de evitar efectos colaterales y para confundir entre bandas en el caso de que hubiese variación a lo ancho del mogote (Fig. 5.1).

Quando el tratamiento lo indicaba, las herbáceas dentro de cada área de 50 m fueron extraídas con un azadón hasta el nivel de la corona. Las leñosas también fueron cortadas al nivel de la corona. Se optó por no excluir los sistemas radiculares, pues la modificación de la estructura de los suelos sería muy profunda. En cada visita se excluían los rebrotes de las formas de vida extraídas.

Selección de los árboles y marcaje de brotes.- Dentro de cada rectángulo se seleccionaron dos árboles de mezquite. Si la copa de alguno se encontraba en parte cubriendo un área externa al rectángulo y era necesario excluir alguna forma de vida, se extraía el material vegetal bajo la copa, pero se conservaba el área total que debería estar bajo tratamiento.

Con el fin de detectar si había diferencias en el crecimiento de los brotes relacionadas con la altura dentro de las copas, en cada árbol se localizaron 10 brotes recientes en la parte superior y 10 en la parte inferior. Los brotes se seleccionaron al azar y se marcaron con números secuenciales, usando etiquetas metálicas sostenidas a la base del brote por medio de un anillo hecho con cable para instalaciones eléctricas (Fig. 5.2).

Debido a la ausencia de brotes recientes en 4 de los 16 rectángulos (uno en el mogote 2, y tres en el mogote 3), se marcaron brotes de un árbol más en dos rectángulos, 3 árboles más en otro y 6 en el cuarto rectángulo. Solamente había un árbol con suficientes brotes en el tercer rectángulo; en el cuarto no había ninguno, por lo que se marcaron los brotes de individuos de 30 a 60 cm de altura. Estas peculiaridades del diseño fueron el resultado de la decisión a priori de que sólo se considerarían como sujetos experimentales a los árboles que se encontraban dentro de las áreas delimitadas.

Para comparar la demografía de los brotes de árboles de los mogotes con los de los peladeros, se seleccionaron dos árboles en los peladeros asociados a cada mogote y se marcaron 20 brotes siguiendo el criterio descrito con anterioridad. El espaciamiento entre árboles de los peladeros y la escasa cobertura vegetal de otras formas de vida hicieron imposible la aplicación de los tratamientos realizados en los mogotes. En total, considerando los tres mogotes y sus peladeros, se marcaron 1560 brotes distribuidos en 89 árboles.

Medición de variables de respuesta. - La medición de los brotes se llevó a cabo a lo largo de un ciclo anual, haciendo el recuento en periodos bimestrales, de mayo de 1988 a mayo de 1989. En la cohorte inicial de brotes se midió la longitud total en milímetros, y se contó el número de nudos y el número de nudos con hojas; también se midió la longitud total y el número de nudos de los brotes secundarios, en caso de haberlos (cf. Fig. 5.2). Durante la época de floración se contó el número de inflorescencias por brote, y posteriormente el número de vainas, así como el número de sus constricciones para estimar las semillas producidas. No se determinó la viabilidad de éstas, ni el número afectado por parásitos (fundamentalmente brúquidos). Durante cada visita y de ser éste el caso, se anotaba la causa de muerte o disminución de los brotes (sequía, herbivoría por Lepus californicus o Neotoma albigula, o por escarabajos bostríquidos minadores de tallos). La detección de señales de herbivoría fue directa, ya que los brotes tenían la evidencia del corte; se consideró que los brotes que no mostraban señales de perturbación externa fueron afectados por sequía.

Análisis estadístico. Se calcularon dos tipos de tasas: (a) la tasa de sobrevivencia, en donde sólo se considera el destino de los nudos en los brotes de la cohorte inicial, y (b) la tasa de cambio, en donde se considera el total de nudos, incluyendo los que pertenecen a cohortes de brotes derivadas de los brotes originales.

La tasa de sobrevivencia se define como el logaritmo natural de la proporción de nudos vivos con respecto al número inicial de nudos, ambos en la cohorte original de brotes, y se calculó, para cada intervalo bimensual, como:

$$s_t = \ln \frac{n_{j+1}}{n_i+1}$$

En donde s_t = tasa de sobrevivencia en el intervalo bimensual t

n_i = nudos por brote en la primera fecha de medición

y n_j = nudos vivos en el intervalo bimensual t y pertenecientes a la cohorte inicial de brotes

La tasa de cambio se define como el logaritmo de la proporción de nudos totales (nudos de brotes originales+nudos de rebrotes derivados de los brotes originales) con respecto al número de inicial de nudos en la cohorte original de brotes, y se calculó como:

$$c_t = \ln \frac{n_j + n_k + 1}{n_i + 1}$$

En donde: c_t = tasa de cambio en el intervalo bimensual t
 n_i = nudos por brote en la primera fecha de medición
 n_j = nudos por brote vivos en el intervalo bimensual t y pertenecientes a la cohorte inicial de brotes
 y n_k = nudos vivos en el intervalo bimensual t que provienen de rebrotes

En estudios de demografía se prefiere la transformación logarítmica sobre el análisis de los datos originales, pues esta transformación permite hacer comparaciones entre tasas sin que éstas sean afectadas por diferencias en los órdenes de magnitud de las variables (Begon *et al.* 1986). Se sumó 1 a los números de nudos con el fin de evitar indeterminaciones en el cálculo de los logaritmos en los casos en que hubo pérdida total del brote (Zar 1984). El signo de las tasas indica si los brotes mueren o decrecen en nudos, si conservan el número original de nudos, o si, en el caso de las tasas de cambio, crecen a través de rebrotes, en tanto que la magnitud de las tasas indica la intensidad del cambio.

Para el análisis de las diferencias tanto en s como en c se utilizó un modelo de análisis de varianza mixto parcialmente anidado con igual número de datos por combinación de factores (Jennrich y Sampson 1979). Por este motivo, los mogotes y los peladeros fueron analizados por separado, ya que difieren en el número de combinaciones de factores, pues en los peladeros no se pueden llevar a cabo tratamientos de exclusión. En los mogotes, los factores fijos son: bloque o mogote (M), posición (E), tratamiento (T), altura (H), árbol (A), y fecha de medición (F). Las variables anidadas son A y brote (B), éste considerado como aleatorio.

El modelo general para las tasas de sobrevivencia y de cambio en los mogotes es, con las variables anidantes entre paréntesis:

$$M+P+T+H+F+A(MPT)+B(MPTAH)$$

más sus interacciones. En los peladeros, los factores considerados son los mismos que en los mogotes y con atributos similares, exceptuando posiciones (P) tratamientos (T). El modelo para las tasas de sobrevivencia y de cambio en los peladeros es:

$$M+H+F+A(M)+B(MA)$$

más sus interacciones. Se excluyeron los árboles de los mogotes que no tienen los 20 brotes marcados requeridos para este análisis, y como la rutina para el análisis de varianza (BMDP 8V, Jennrich y Sampson 1979) requiere igual número de celdas para cada combinación de factores, los datos de los 120 brotes extraídos se estimaron como datos faltantes, utilizando el promedio de los brotes considerados en cada combinación de factores (Zar 1984). Los individuos descartados se consideran en el Capítulo siguiente.

Una vez obtenidos los modelos definitivos se llevó a cabo la prueba de Newman-Keuls de contrastes múltiples para ANDEVAS anidados (Zar 1984). Si algunas de las combinaciones de los factores incluidos en el modelo no eran significativamente diferentes entre sí, se agrupaban para calcular nuevos promedios e intervalos de confianza, utilizando la técnica recomendada por Zar (1984, pág. 259). Otros métodos de análisis se especifican en la sección siguiente.

RESULTADOS

Tasas de sobrevivencia y tasas de cambio

Mogotes. El análisis de varianza de las tasas de sobrevivencia (Cuadro 5.1) mostró diferencias significativas entre tratamientos, altura y fechas simultáneamente, indicados por un término de interacción (TxHxF). El modelo contiene 17.16% de la varianza total (VT) en los datos. Los efectos principales y sus interacciones suman 9.33% de la VT. Otras interacciones significativas involucran al mogote (0.57% de la VT), que es el bloque experimental. La variabilidad atribuible al árbol explica 7.26% de la VT, y el mayor porcentaje de la variabilidad total (76.25%) es corresponde a la variabilidad entre brotes. Es importante señalar que no hay diferencias significativas asociadas a la posición, que serían indicativas de la respuesta de los brotes al gradiente hídrico bajo los mogotes.

Una prueba de comparaciones múltiples de Newman-Keuls para ANDEVAS anidados (Zar 1984) promediando sobre las alturas, los tratamientos, y las fechas, permitió separar tres grupos significativamente diferentes (GSD, $P < 0.05$): (A) los brotes en la parte alta de las copas arbóreas en todas las posiciones y los tratamientos; (B) los brotes de la parte baja de los árboles en todos los tratamientos de exclusión de leñosas (-L) y los controles (T); y (C) los brotes de la parte baja de los árboles en todos los tratamientos de exclusión de herbáceas (-H) y de herbáceas y leñosas (-H-L). La diferenciación en grupos se basa en que (a) no hay diferencias significativas en las tasas de

sobrevivencia de los brotes en la parte superior de las copas arbóreas para ningún tratamiento en ninguna posición, y (b) hay diferencias significativas en las tasas de sobrevivencia de los brotes inferiores.

En la Fig. 5.3_a se indica el cambio, en función del tiempo, de las tasas promedio de sobrevivencia, pero transformadas en porcentajes ($\underline{g}' = \exp(\underline{g}) * 100$). Comparando entre intervalos de confianza, se observa que los porcentajes de sobrevivencia son menores en los brotes bajos de los árboles en todos los tratamientos que involucran la exclusión de herbáceas (-H y -H-L) y mayores en los brotes de árboles sujetos al tratamiento de exclusión de leñosas (-L) y al control (T). Con respecto al tiempo, el porcentaje en los brotes bajos en -L y T difiere del de los brotes altos a partir de la sexta fecha de medición, 310 días después del inicio de las observaciones. En mayo del año siguiente el porcentaje de nudos de la cohorte es significativamente menor al 100% inicial.

El análisis de varianza de las tasas de cambio (Cuadro 5.2) mostró también diferencias significativas entre tratamientos, altura y fechas simultáneamente (TXHXF), y el tratamiento no es significativo como efecto principal. El modelo contiene 12.75% de la varianza total (VT) de los datos. Los efectos principales y sus interacciones significativas suman 4.47% de la VT. La VT atribuible al árbol es de 6.88%, y el porcentaje de la variabilidad total que se atribuye a los brotes es de 76.73%, similar a la relacionada con las tasas de sobrevivencia. Al igual que en el análisis de las tasas de sobrevivencia, no hay diferencias significativas asociadas a la posición. La prueba de contrastes múltiples de Newman-Keuls mostró que (a) no hay diferencias en las tasas de cambio de los brotes en la parte alta de la copa arbórea en ningún tratamiento ni posición, y aquí se incluyen también los brotes bajos que se encuentran en los árboles sujetos a los tratamientos -L y T, y (b) las tasas de cambio son significativamente más negativas en los brotes bajos de los tratamientos -H y -H-L.

En la Fig. 5.3_b se indican las variaciones, en función del tiempo, de las tasas promedio de cambio de los nudos en los brotes de la cohorte inicial más los nudos de los rebrotes, pero transformadas en porcentajes de nudos presentes ($\underline{g}' = \exp(\underline{g}) * 100$). Las diferencias entre los brotes de la parte baja de los árboles sujetos a los tratamientos -H y -H-L y el resto de los nudos son significativas a partir de la cuarta fecha de medición, 187 días después del inicio de las observaciones. Como la dinámica de la copa arbórea puede ser diferente en su parte alta y baja, se optó por conservar los tres GSD obtenidos en el análisis de las tasas de sobrevivencia. En general, los resultados indican que hay un fuerte efecto de la altura de los brotes y de la exclusión de herbáceas en la sobrevivencia y el cambio en el número de nudos por brote. Los cambios en los porcentajes de los tres grupos indican que no hubo crecimiento neto y que solamente en la parte alta de la copa se mantuvo un número de nudos similar al de la cohorte inicial de brotes.

Peladeros. El análisis de varianza sobre las tasas de sobrevivencia (Cuadro 5.3) indica que hay diferencias significativas entre las alturas de los brotes y fechas simultáneamente (HxF). El modelo contiene 19% de la varianza total de los datos (VT), y los efectos principales y sus interacciones suman 14.66% de ésta. El efecto del árbol no es significativo, y el mayor porcentaje de la VT (66.55%) corresponde a la variabilidad entre brotes. Los resultados de la prueba de comparaciones múltiples de Newman-Keuls permitió separar dos GSD ($P < 0.05$): los brotes de la parte baja y los de la parte alta de los árboles. Las comparaciones múltiples indican que (a) la sobrevivencia en los brotes altos es significativamente menor a partir de los 50 días de iniciado el experimento y hasta 50 días después, y (b) la sobrevivencia en los brotes bajos es significativamente menor a partir de los 310 días después del inicio de las observaciones. Esto se muestra en la Fig. 5.4a, en donde, como en los análisis anteriores y en el que sigue, las tasas de sobrevivencia han sido transformadas a porcentajes de nudos sobrevivientes.

El análisis de varianza de las tasas de cambio mostró también diferencias significativas entre altura y fechas simultáneamente. El modelo contiene 18% de la VT, y las fechas y su interacción con la altura suman 12.58% de la VT. Al igual que en el análisis de las tasas de sobrevivencia, la variabilidad atribuible al árbol no es significativa. El porcentaje de la VT atribuible al brote es de 68.32%. La prueba de Newman-Keuls arroja resultados similares a los reportados en el párrafo anterior (Fig. 5.4b).

Crecimiento, latencia y mortalidad de brotes. Como el mayor porcentaje de la VT no explicado por los factores experimentales se encuentra en la variabilidad entre brotes, se optó por analizar la distribución de frecuencias de las tasas de cambio en cada GSD. Demográficamente, tanto en los mogotes (Fig. 5.5A-C) como en los peladeros (Fig. 5.5D-E), conviene distinguir tres grupos, que parecen diferenciarse más hacia la fecha final de las observaciones: (a) los brotes que mueren y los que disminuyen en número de nudos, con tasas negativas (b) los brotes "inactivos" que no varían en número de nudos, con tasa cero, y (c) los brotes "activos", que incrementan su número de nudos mediante rebrotes, con tasas positivas. Para analizar las diferencias entre categorías y entre grupos, se calculó el porcentaje de brotes pertenecientes a cada una de las tres categorías en cada grupo, y se llevó a cabo una análisis de varianza por medio de modelos lineares generalizados (MLG, Aitkin *et al.* 1990), considerando el grupo y el signo de la tasa como variables categóricas, y cada porcentaje como variable de respuesta. Una vez ajustado el modelo (que contiene 81% de la varianza total), se procedió a simplificarlo con las estrategias recomendadas por Aitkin *et al.* (1990), de lo que se obtuvieron los resultados expuestos a continuación.

Los brotes con tasas de cambio negativas son significativamente más frecuentes en las zonas dentro del mogote sujetas a tratamientos de exclusión de herbáceas y leñosas (Fig. 5.5C) y en los brotes de los peladeros (Fig. 5.5D-E). Los brotes inactivos son más frecuentes en las partes altas de la copa de los árboles dentro de los mogotes (Figs 5.5A), y su frecuencia disminuye dentro de los brotes bajos en los mogotes (Fig. 5.5B-C) a los brotes de ambas alturas en los peladeros (Fig. 5.5D-E). Por último, los brotes que incrementaron en número de nudos a través del crecimiento de rebrotes son significativamente más frecuentes en los árboles sujetos a tratamientos de exclusión de leñosas (Fig. 5.5E) y en los árboles de los peladeros.

Causas de la mortalidad y la disminución en número de nudos. Con el fin de explorar los agentes causales de la pérdida o disminución en el número de nudos de cada brote, las tasas cambio negativas de la última fecha de medición se relacionaron con el tipo de daño registrado durante el ciclo anual que abarcado por este estudio. Cada GSD difiere en el número de brotes, por lo que se utilizó una prueba de comparación entre proporciones por aproximación a la normal (Zar 1984, pp. 400-1); como hay diferencias significativas entre GSD ($P < 0.05$), se utilizó una técnica de comparaciones múltiples para proporciones (Zar 1984, pp. 401-3).

La relación entre los GSD y las causas de disminución o de mortalidad se muestran en el Cuadro 3.1. La mortalidad más importante es la ocasionada por Lepus californicus en los brotes bajos que se encuentran más expuestos por la exclusión de herbáceas o porque los árboles se encuentran en los peladeros, y alcanza hasta un 48% del total de brotes en esas zonas. En los brotes altos hay hasta 20% de mortalidad atribuida a Neotoma albigula o L. californicus, según la altura de dichos brotes. Algunos brotes son cortados parcialmente por estos dos herbívoros: alrededor de 20% en los mogotes y de 50% en los peladeros. La actividad de escarabajos bostríquidos (no mostrada), que ocasionan la muerte de ramas enteras al perforar túneles en el xilema, se concentró en 7 brotes superiores de tres de los 73 árboles considerados para el análisis. En los brotes, el efecto del déficit hídrico se refleja fundamentalmente en pérdidas de nudos, más que en la mortalidad de brotes completos (PS y MS, Cuadro 3.1). La mortalidad por sequía fue mayor en los brotes bajos de los peladeros, y los brotes que sufrieron una mayor reducción se encuentran en alturas inferiores, tanto en los mogotes como en los peladeros.

Producción de partes florales, latencia y crecimiento. La producción de inflorescencias (marzo de 1988) y vainas (mayo de 1988) contrasta entre brotes altos y bajos, tanto en los mogotes como en los peladeros (Fig. 5.6). La proporción de brotes productores de inflorescencias es relativamente mayor en la parte alta de las copas (C y E, Fig. 5.6a), en tanto que la proporción de brotes que no se reproducen pero que producen rebrotes es relativamente mayor en las partes bajas (A, B y D, Fig. 5.6c); como alrededor de la mitad de los brotes que produjeron

inflorescencias (Fig. 5.6a) no desarrollan vainas (Fig. 5.6b), la diferencia en mayo de 1988 entre brotes reproductores y no reproductores es muy marcada (Fig. 5.6h y d). En consonancia con la mayor producción de partes reproductivas, los brotes en la parte alta de las copas producen 3.4 y 6.5 semillas por brote vivo en los mogotes y los peladeros, respectivamente, en tanto que en los brotes bajos esta producción disminuye drásticamente a una semilla por brote vivo en los árboles sujetos a tratamientos control y de exclusión de leñosas, a 0.6 en los que se encuentran bajo los dos tratamientos en donde se excluyeron las herbáceas y a 0.1 en los árboles de los peladeros. Los brotes latentes predominan en todos los GSD durante el mes de marzo (Fig. 5.6a-g), y es en esos brotes en donde se produce la mayor proporción de inflorescencias y vainas (barras blancas, Fig. 5.6a-h), lo que sugiere un compromiso entre la reproducción sexual y la producción de rebrotes. La predominancia de los brotes latentes altos se mantiene en mayo (Fig. 5.6b-d), pero su proporción disminuye en las partes bajas de los árboles en donde no hay herbáceas (B y D, Fig. 5.6d). Como es en los brotes bajos de esas zonas donde la incidencia de herbívoros es mayor (Cuadro 3.1), este resultado sugiere que la herbivoria puede contribuir al rompimiento de la latencia, lo que a su vez indica que existe alguna forma de dominancia en los brotes intactos.

DISCUSION

El diseño experimental incluye la exploración de 3 factores supuestamente importantes en la demografía de los brotes en los árboles marcados: la posición dentro y fuera de los mogotes, el efecto de las formas de vida que pueden competir con los mezquites, y la altura a la que se encuentran los brotes en la copa de los árboles. El mogote es el bloque en donde se realizaron los experimentos y las observaciones, y su efecto interesa en tanto pueda ser separado de los tres factores mencionados con anterioridad. El efecto del árbol en donde se encuentran los brotes es también importante, y resultó significativo dentro de los mogotes pero no en los peladeros, sin embargo, el porcentaje de la variabilidad que puede atribuirse a los árboles es mínimo con respecto a la variabilidad atribuida a los brotes. Además, distinguir entre alturas necesariamente involucra a los árboles, pues los brotes, que son la fuente misma de la variación, están anidados en dichos individuos. En el Capítulo 6 se presenta un análisis en donde se explora la relación entre los individuos y sus módulos.

El trabajo de campo se diseñó para poner a prueba dos hipótesis. La primera está relacionada con los cambios en la disponibilidad hídrica dentro y fuera de los mogotes y con la posibilidad de que los mogotes migren. Si existe un gradiente de disponibilidad de agua bajo los mogotes (Greig-Smith 1979, Cornet *et al.* 1992), este debe reflejarse en el crecimiento de los brotes dentro de los árboles. Si además los mogotes migran, los árboles que se encuentran al frente serán más recientes que los que se encuentran hacia atrás y tendrán un crecimiento más

activo, favoreciendo posiblemente el crecimiento de los brotes superiores sobre los inferiores, ya sea como parte de un programa de crecimiento (Hallé y Oldeman 1970 en Tomlinson 1978), o, si se extienden los resultados obtenidos por Bush y Van Auken (1978) entre árboles maduros y plántulas de mezquite, como una consecuencia del sombreado de los brotes bajos por los brotes altos.

La segunda hipótesis está relacionada con las posibles interacciones entre los mezquites y otras especies agrupadas en formas de vida, ya que hay una relación entre éstas y la profundidad de las raíces (Cody 1986, Fowler 1986, Van Auken y Bush 1987, Briones 1992): si los mezquites y otras especies vegetales responden al gradiente hídrico subterráneo, entonces el efecto de la competencia interespecífica será mayor en donde la disponibilidad del agua es más restrictiva (Fonteyn y Mahall 1978, Eissenstat y Caldwell 1988), es decir, el efecto de la exclusión de formas de vida beneficiará más al mezquite mientras más alejado se encuentre de la zona frontal del mogote.

Posición y gradiente hídrico. El efecto de la posición sobre el desarrollo de los brotes no fue significativo en ninguno de los casos analizados. Esto es, desde el punto de vista del mezquite, la disponibilidad de agua fue, durante el ciclo anual que abarcó este trabajo, homogénea en todas las posiciones dentro del mogote. Podría argumentarse que el mezquite, como freatófito, utiliza agua de horizontes tanto superficiales como profundos (MacMahon y Schimpf 1981, Heitschmidt *et al.* 1988, Ansley *et al.* 1990), y que esto explica la poca influencia de la posición en el crecimiento de los brotes. Sin embargo, las raíces profundas no deben crecer a más de dos metros de profundidad, que es donde se encuentra la roca basal, formada por margas (esto es, rocas poco alteradas de carbonato de calcio y arcillas, Cornet *et al.* 1987), y es ése el ámbito conocido del gradiente de disponibilidad hídrica (Cornet *et al.* 1992).

Otro argumento para explicar esta falta de relación entre el crecimiento del mezquite y el supuesto gradiente hídrico es que dicha respuesta depende de la variabilidad interanual en la cantidad de agua disponible, un argumento que será expuesto en relación con el siguiente apartado.

¿Competencia con otras formas de vida o herbivoría?. Si el mezquite compitiera por agua o nutrientes con otras formas de vida, la eliminación de éstas lo beneficiaría, resultando en un crecimiento proporcional a la biomasa de competidores extraída del área (Cornejo-Oviedo *et al.* 1992). Sin embargo, las diferencias encontradas entre tratamientos apuntan hacia otro factor causal, ya que los brotes más afectados son los que se encuentran en árboles sujetos a tratamientos de exclusión de mayor biomasa asociada (herbáceas, y herbáceas+leñosas), un resultado contrario al obtenido por Cornejo-Oviedo *et al.* (1992).

La pérdida de tamaño y/o la mortalidad en los brotes están relacionadas con la herbivoría de liebres y Neotoma. Esto implica

que la presencia de cobertura vegetal bajo los mezquites es un obstáculo para los herbívoros, un resultado análogo al de MacAuliffe (1986), quien reporta que la probabilidad de establecimiento de plántulas de la leguminosa Cercidium microphyllum es mayor en los refugios proporcionados por la copa de las perennes establecidas. La herbivoría es también el factor preponderante en los brotes de los árboles de los peladeros, tanto en la parte alta de las copas como en su parte baja.

No pudo demostrarse entonces una relación entre la exclusión de formas de vida y el crecimiento o la sobrevivencia de los brotes de mezquite, por lo que los resultados no apoyan la hipótesis de competencia entre formas de vida. Esta conclusión puede variar si la competencia entre formas de vida está relacionada con el agua disponible. La precipitación anual en 1988 y 1989 fue de 198.7 mm y 168.6 mm, respectivamente, ambos valores por debajo de la media anual (264 mm) reportada por Cornet (1988). Knoop y Walker (1985), en una sabana de Sudáfrica con Acacia tortilis y Cenchrus ciliaris y Briones (1992) en un matorral en Mapimi con Larrea tridentata, Opuntia rastrera e Hilaria mutica han reportado que el efecto de la exclusión de formas de vida fue más importante en las plantas estudiadas cuando se incrementó la disponibilidad de agua, en el primer caso, como resultado de un año lluvioso y en el segundo, como consecuencia de un incremento experimental del agua por riego artificial.

Knoop y Walker (1985) sugieren que el efecto de la competencia es más marcado durante periodos anuales con lluvias cercanas a la media, y menos marcado hacia valores extremos. En un extremo, si la lluvia en un año determinado es menor que la lluvia promedio anual, la proporción de agua perdida (por evaporación y escorrentía) en las áreas de donde se excluyeron las herbáceas es similar a la que éstas hubieran utilizado, y no habrá diferencias significativas entre los tratamientos de exclusión y los controles en donde se conservó la vegetación circundante. En el otro extremo, si la lluvia anual es mayor a la media, el agua no será limitante y el efecto de la exclusión de herbáceas tampoco será notable. El efecto de las exclusiones sobre la concentración de nutrientes no ha sido estudiado a fondo. Knoop y Walker (1985) sugieren que su lixiviación puede afectar la respuesta de las formas de vida vegetales. Cornejo-Oviedo *et al.* (1992) no encontraron diferencias significativas en un periodo de tres años en la productividad de Prosopis glandulosa var. glandulosa entre tratamientos que coinciden en la exclusión de herbáceas y la aplicación de herbicida, pero que difieren en la aplicación de fósforo. Como el mezquite fija nitrógeno de la atmósfera (Johnson y Mayeux 1991), otros nutrientes deben ser analizados para poder encontrar los que se encuentran en cantidades limitantes.

Posiblemente la carencia de relación entre las posiciones dentro de los mogotes y los tratamientos en P. glandulosa durante el ciclo anual estudiado sea principalmente una consecuencia de la baja precipitación registrada durante ese lapso, pero debe

notarse que los resultados coinciden con los obtenidos en el Capítulo 4, en donde no se encontró una relación significativa entre las posiciones dentro de los tres mogotes estudiados y la cobertura de los mezquites con diámetros basales >2 cm, la categoría en donde se encuentran 69 árboles de los 72 utilizados para el estudio de demografía de brotes. La conclusión general es que, en la demografía de brotes de mezquite, otros factores pueden ser más importantes que la competencia entre formas de vida.

Las dos hipótesis centrales de este trabajo (gradiente hídrico y competencia) no han podido ser aceptadas. Sin embargo, no es posible ignorar otros aspectos que son relevantes para la biología del mezquite y el estudio de la demografía de módulos: (1) la gran variabilidad residual en los análisis de varianza, (2) la caracterización de los brotes del mezquite en diferentes grupos de actividad, y (3) la relación entre la altura de los brotes, su grado de actividad, la floración y la herbivoría.

Variabilidad residual. En los análisis de varianza, una alta proporción de la suma de cuadrados está contenida en el error experimental: 76% en las tasas de mortalidad de la cohorte original y en las tasas de cambio del total de nudos por brote en los mogotes, y alrededor de 67% en las tasas de mortalidad de la cohorte inicial y en las tasas de cambio en los peladeros. Jones y Harper (1987a) realizaron un experimento para determinar el efecto de la interferencia de copas vecinas de Betula pendula, plantando árboles de cuatro años de edad en tres grupos de tres plantados a veinte cm de distancia en las esquinas de un triángulo equilátero, con el objeto de forzar la constitución de zonas de alta, media y baja interferencia entre brotes de árboles vecinos. Al final del primer año de su experimento, las fuentes de variación del ANDEVA (árbol, edad, y zona de interferencia) dejaron sin explicar 71% de la suma de cuadrados (SC). Para el tercer año, la SC explicada no cambió, pero la zona de interferencia entre copas tuvo un efecto significativo sobre los brotes ($P < 0.05$), aunque éste sólo explica 1-2% de la SC.

Aunque los experimentos en Betula pendula y en Prosopis glandulosa son totalmente diferentes, la variabilidad residual es muy parecida. Jones y Harper (1987a) sugieren que la variabilidad encontrada en sus datos tiene dos fuentes: (a) causas imputables al tipo indeterminado de crecimiento de los brotes y (b) causas atribuibles al tipo de análisis llevado a cabo, que implicó la agrupación de grandes cantidades de datos "con la consecuente pérdida de detalle". También consideran que pudo influir la selección de los niveles de cada factor y la carencia de información específica sobre las características ante las que se encuentran diferentes partes de la copa. En los resultados obtenidos para el mezquite también podrían detallarse algunas de las causas que contribuirían a la varianza no explicada: por un lado, las relacionadas con la selección de los sitios y de las unidades experimentales; por otro lado, las que son características del desarrollo de la especie y de su interacción con otras especies. Aunque aún hacen falta observaciones acerca

de la demografía modular de otras especies, me inclino a pensar que la mayor contribución a la variabilidad debe ser inherente a la especie, y debe también estar asociada con su interacción con otras especies. Esto se puede mostrar con los resultados obtenidos para el mezquite: las diferentes clases de actividad de los brotes, la relación entre la herbivoría, la sobrevivencia de los brotes y el rompimiento de la latencia de éstos, y la relación entre la altura de los brotes, la latencia y la floración. Otro conjunto de causas atribuibles a la altura de los brotes en el árbol, al tamaño de éste, y a la posición que ocupa se analizan en el Capítulo siguiente.

Clases de actividad. La distribución de frecuencias de las tasas de cambio en cada uno de los tres grupos en los mogotes y los dos en los peladeros permitió distinguir 4 categorías de brotes: (1) los que crecen a través de rebrotes, (2) los que no cambian en tamaño, (3) los que decrecen, y (4) los que mueran. Maillette (1987) también hizo distinciones en su población de yemas de Betula cordifolia, que tras la elongación durante el periodo de crecimiento pueden dar lugar a brotes cortos, brotes largos, o a yemas latentes. Jones y Harper (1987a) hicieron una caracterización más sencilla para las yemas de Betula pendula, que incluía las yemas por rama y las yemas totales (vivas+ muertas). Las diferentes alternativas en el desarrollo de la yemas pueden atribuirse a causas relacionadas con el programa de desarrollo arquitectónico de la especie, que es dinámico y responde a variables ambientales (Tomlinson 1987). Por ejemplo, según White (1984), la explicación del dimorfismo brotes cortos-brotes largos en algunas plantas radica en que los primeros explotan sitios logrados en tanto que los segundos exploran nuevos sitios.

La gran variabilidad no explicada en los trabajos de demografía modular probablemente es una consecuencia de los diferentes destinos que pueden tener los módulos, y esto a su vez influye en la distribución estadística del error. Aunque las transformaciones de los datos originales en los análisis de demografía de módulos pretenden normalizar dicha distribución (Jones y Harper 1987a,b, Maillette 1987, 1992), solo en uno (Maillette 1992), en donde se estudia la demografía modular de la herbácea perenne, Potentilla anserina, se indica que la distribución de los valores transformados no difiere significativamente de la normal. En los mezquites, la distribución de frecuencias de los valores transformados difiere significativamente de una distribución normal ($P < 0.01$, prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov, Zar 1984), y es de hecho una mezcla de distribuciones de las 4 clases de actividad mencionadas arriba. Sin embargo, dado el gran número de grados de libertad, y considerando la robustez del análisis de varianza (Zar 1984, pág. 170) los resultados pueden ser considerados como válidos. El problema de la alta variabilidad del error parece ser insalvable, dadas las diferentes alternativas en el desarrollo de los brotes y la posibilidad de que éste sea afectado por fenómenos intrínsecos (p. ej. la influencia de la floración) y extrínsecos (p. ej. la herbivoría).

Mortalidad de brotes y disminución del número de nudos. En las tasas de pérdida y de mortalidad están incluidos los efectos de la herbivoría y la sequía. La herbivoría domina como factor en las tasas de cambio negativas, lo que sugiere que el mezquite es una dieta alternativa para los herbívoros medianos durante periodos secos en los que disminuye el forraje proporcionado por herbáceas (Mares et al. 1977). En Mapimi, la precipitación de 1988 se concentró en la primavera y el verano (abril a septiembre) y es cuando pudo desarrollarse una mayor cobertura vegetal de herbáceas; para fines del verano este recurso se encontraba sustancialmente disminuido y el mezquite debió ser la principal fuente de alimento. Además, los mezquites en Mapimi producen brotes en primavera, pero hay también producción de rebrotes durante el verano, lo que coincide con las observaciones reportadas para la misma especie por Nilsen et al. (1987). La mortalidad en los brotes bajos de los mezquites estudiados debería ser mayor en la temporada más seca y cálida, si en realidad es una forraje alternativo. Sin embargo, un análisis realizado para explorar la forma de la curva de las tasas de sobrevivencia con respecto al tiempo indica que el término cuadrático no es significativo en ningún caso ($P > 0.05$), lo que sugiere que la sobrevivencia sigue una curva del Tipo II de Deevey (Harper 1977). Como esta curva indica mortalidad constante en el tiempo, el mezquite parece ser un recurso, más que alternativo (Mares et al. 1977), frecuentemente utilizado por los herbívoros.

Según Vorhies y Taylor (1933) el mezquite constituye 56% de la dieta de Lepus californicus en Arizona; estos autores describieron también una "línea de forrajeo" (la consecuencia del corte de brotes bajos) ocasionada por esta liebre en los árboles de mezquite. Debe mencionarse que algunos brotes, aparte del corte causado, no presentaban indicios de consumo en corteza, hojas o yemas, por lo que pudieron ser cortados por las liebres para adecuar el espacio y así protegerse durante las horas de mayor insolación (Schmidt-Nielsen 1964) y posiblemente de los depredadores.

Floración, latencia y crecimiento. En el mezquite, dentro de cada uno de los GSD, pueden observarse tendencias bien marcadas: la proporción de brotes inactivos es máxima en la sección alta de las copas arbóreas, pero lo opuesto sucede con los brotes que crecen. Como la temporada de reproducción y la de refoliación anteceden poco a la formación de rebrotes, la razón de esto parece estar relacionada con un factor intrínseco que promueve la latencia y facilita el uso de recursos para la floración en brotes superiores. La latencia se rompe en una mayor proporción de brotes inferiores, y es posible que las liebres promuevan el crecimiento al cortar una sección de los brotes; esta suposición se apoya en la mayor proporción de brotes que crecieron en las zonas expuestas tanto dentro de los mogotes como en los peladeros y no está considerada explícitamente dentro de la revisión de los cambios en la redistribución de recursos mencionados por Hendrix (1988).

Los resultados sugieren que, durante el ciclo anual de estudio, parte de la gran variabilidad en la demografía de los brotes del mezquite estuvo asociada con la fenología y la herbivoría, más que con las relaciones hídricas bajo los mogotes y peladeros o interacciones negativas con otras formas de vida vegetal. Un alto porcentaje de la variabilidad en las tasas de sobrevivencia y de cambio de los brotes no pudo ser explicada por los factores experimentales y observacionales tomados en consideración, y esto puede estar relacionado con los diferentes destinos de los brotes y con los factores intrínsecos y extrínsecos a los que están expuestos.

De esta discusión se puede concluir que: (1) no se pudo demostrar una relación entre el gradiente hídrico bajo arcos de vegetación sugerido por Greig-Smith (1979) y el crecimiento de los brotes en ninguna posición dentro de los mogotes, lo que sugiere las condiciones de humedad para los mezquites estudiados fueron homogéneas en todos los mogotes. (2) No se pudo demostrar una interacción que sugiriera la competencia del mezquite con otras especies, una conclusión que, junto con la anterior, podría cambiar si la respuesta de los mezquites varía en años con precipitación cercana a la media anual o mayor que ésta (Knoop y Walker 1985). (3) La mortalidad de los brotes se asoció fundamentalmente con la herbivoría de mamíferos medianos, y éstos posiblemente influyen en el rompimiento de la latencia de los brotes que pueden alcanzar. Hay también una fuerte asociación entre la latencia en los brotes altos y la reproducción sexual.

Cuadro 5.1. Análisis de varianza anidado para las tasas de sobrevivencia de los brotes en los mezquites dentro de mogotes. Los factores anidantes se indican entre paréntesis. El término de error divide el factor o la interacción de factores a su izquierda para el cálculo de los valores de F. Los factores o interacciones se ordenan jerárquicamente de acuerdo a su valor de F y a si tienen un efecto significativo sobre la sobrevivencia. Las dos últimas columnas indican el porcentaje de la suma de cuadrados (SC) explicado por cada factor o interacción. Las letras en la segunda y tercera columna simbolizan: árbol (A), brote (B), fecha de medición (F), altura de los brotes (H), mogote (M), y tratamiento (T).

FUENTE	TERMINO DE ERROR	SC	GL	CM	F	P	PARCIAL	SUMA	
A	F	AF(MPT)	164.39	5	32.88	133.7	0.000 *	4.08	
	H	HA(MPT)	95.84	1	95.84	35.9	0.000 *	2.38	
	HF	HA(F)(MPT)	32.87	5	6.57	32.0	0.000 *	0.82	
	i	A(MPT)	48.18	3	16.05	5.0	0.005 *	1.19	
	TH	HA(MPT)	25.06	3	8.56	3.2	0.034 *	0.84	
	THF	HA(F)(MPT)	9.31	15	0.62	3.0	0.000 *	0.23	8.33
B	MF	AF(MPT)	7.21	10	0.72	2.8	0.002 *	0.18	
	MHF	HA(F)(MPT)	3.98	10	0.40	1.9	0.045 *	0.10	
	MTHF	HA(F)(MPT)	11.78	30	0.39	1.9	0.005 *	0.29	0.57
C	A(MPT)	B(MPT)(A)	115.19	36	3.20	1.9	0.002 *	2.86	
	AF(MPT)	BF(MPT)(A)	44.28	180	0.25	1.8	0.000 *	1.10	
	HA(MPT)	B(MPT)(A)	98.66	36	2.67	1.6	0.019 *	2.38	
	HA(F)(MPT)	BF(MPT)(A)	37.64	180	0.21	1.55	0.000 *	0.92	7.29
D	B(MPT)(A)		2215.27	1290	1.71		54.64		
	BF(MPT)(A)		859.35	8400	0.13		21.31	78.25	
E	M	A(MPT)	15.81	2	7.81	2.4	0.102	0.30	
	MH	HA(MPT)	2.50	2	1.25	0.5	0.830	0.09	
	MF	A(MPT)	18.77	4	4.69	1.5	0.233	0.47	
	MHF	AF(MPT)	5.28	20	0.26	1.1	0.381	0.13	
	MPH	HA(MPT)	21.17	4	5.29	2.0	0.118	0.52	
	MPHF	HA(F)(MPT)	4.04	20	0.20	1.0	0.485	0.10	
	MPT	A(MPT)	29.06	12	2.42	0.8	0.668	0.72	
	MPTF	AF(MPT)	10.44	60	0.17	0.7	0.940	0.26	
	MPTH	HA(MPT)	37.30	12	3.11	1.2	0.343	0.83	
	MPTHF	HA(F)(MPT)	13.45	60	0.22	1.1	0.328	0.33	
	MT	A(MPT)	6.24	8	1.04	0.3	0.927	0.15	
	MTF	AF(MPT)	3.20	30	0.11	0.4	0.909	0.09	
	MTH	HA(MPT)	24.78	8	4.13	1.6	0.151	0.81	
	P	A(MPT)	4.70	2	2.35	0.7	0.487	0.12	
	PF	AF(MPT)	2.73	10	0.27	1.1	0.358	0.07	
	PH	HA(MPT)	0.41	2	0.20	0.1	0.926	0.01	
	PHF	HA(F)(MPT)	1.00	10	0.10	0.5	0.887	0.02	
	PT	A(MPT)	17.28	8	2.88	0.9	0.508	0.43	
	PTF	AF(MPT)	10.18	30	0.34	1.4	0.104	0.25	
	PTH	HA(MPT)	23.81	8	3.97	1.5	0.210	0.90	
PTHF	HA(F)(MPT)	7.81	30	0.26	1.3	0.183	0.20		
TF	AF(MPT)	0.08	15	0.40	1.6	0.087	0.15	8.59	
F	TOTAL		4032.32				100		
F	MEDIA	A(MPT)	540.82	1	540.82	199.0	0.000	13.41	13.41

Cuadro 3.2. Análisis de varianza anidado para las tasas de cambio de los brotes en mezquites dentro de mogotes.

	FUENTE	TERMINO DE ERROR	SC	GL	CM	F	P	% PAFICIAL	% SUMA
A	F	AF(MPT)	114.74	5	22.95	68.5	0.000 *	1.81	
	H	HA(MPT)	49.18	1	49.18	12.0	0.001 *	0.78	
	HF	HAF(MPT)	56.42	5	11.28	43.2	0.000 *	0.80	
	TH	HA(MPT)	47.08	3	15.69	3.8	0.018 *	0.74	
	THF	HAF(MPT)	15.40	15	1.03	3.9	0.000 *	0.24	4.47
B	MF	AF(MPT)	12.28	10	1.23	3.7	0.000 *	0.19	
	MTH	HA(MPT)	82.11	8	10.35	2.5	0.038 *	0.96	
	MTHF	HAF(MPT)	14.44	30	0.48	1.6	0.008 *	0.23	1.40
C	A(MPT)	B(MPTHA)	328.41	36	9.12	3.2	0.000 *	5.19	
	AF(MPT)	BF(MPTHA)	80.31	180	0.34	2.0	0.000 *	0.95	
	AHF(MPT)	BF(MPTHA)	47.00	180	0.26	1.5	0.000 *	0.74	6.88
D	B(MPTHA)		3743.95	1296	2.88			59.13	
	BF(MPTHA)		1114.79	6480	0.17			17.81	76.73
E	AH(MPT)	B(MPTHA)	147.08	36	4.09	1.4	0.054	2.32	
	M	A(MPT)	26.85	2	13.22	1.5	0.246	0.42	
	MH	HA(MPT)	11.34	2	5.67	1.4	0.263	0.18	
	MHF	HAF(MPT)	4.50	10	0.45	1.3	0.078	0.07	
	MP	A(MPT)	34.18	4	8.54	0.9	0.454	0.54	
	MPF	AF(MPT)	4.42	20	0.22	0.7	0.801	0.07	
	MPH	HA(MPT)	11.09	4	2.77	0.7	0.811	0.18	
	MPHF	HAF(MPT)	3.81	20	0.19	0.7	0.793	0.06	
	MPT	A(MPT)	79.25	12	6.60	0.7	0.719	1.45	
	MPTF	AF(MPT)	17.19	60	0.29	0.9	0.757	0.27	
	MPTH	HA(MPT)	46.70	12	3.89	1.0	0.500	0.74	
	MPTHF	HAF(MPT)	13.07	60	0.22	0.8	0.731	0.21	
	MT	A(MPT)	19.54	6	3.26	0.4	0.801	0.31	
	MTF	AF(MPT)	7.13	30	0.24	0.7	0.867	0.11	
	P	A(MPT)	26.80	2	19.80	2.2	0.129	0.63	
	PF	AF(MPT)	3.37	10	0.34	1.0	0.440	0.05	
	PH	HA(MPT)	13.54	2	8.77	1.7	0.206	0.21	
	PHF	HAF(MPT)	1.26	10	0.13	0.5	0.601	0.02	
	PT	A(MPT)	46.82	8	7.77	0.9	0.530	0.74	
	PTF	AF(MPT)	12.89	30	0.43	1.3	0.153	0.20	
	PTH	HA(MPT)	36.30	8	6.55	1.6	0.173	0.62	
PTHF	HAF(MPT)	11.45	30	0.38	1.5	0.069	0.18		
T	A(MPT)	63.49	3	21.16	2.3	0.062	1.00		
TF	AF(MPT)	8.45	15	0.56	1.7	0.056	0.13	10.52	
F	TOTAL		6331.97	8630				100	100

Cuadro 5.3. Análisis de varianza anidado para las tasas de sobrevivencia (a) y de cambio (b) en los mezquites de los peladeros.

a

	FUENTE	TERMINO DE ERROR	SC	GL	CM	F	P	% PARCIAL	% TOTAL
A	F	AF(M)	80.73	5	16.15	107.29	0.000 *	12.48	
	HF	AH(F(M))	14.00	5	2.82	14.70	0.000 *	2.18	14.86
B	MF	AF(M)	6.74	10	0.67	4.48	0.005 *	1.04	
	MH	AH(M)	21.56	2	10.78	43.52	0.006 *	3.33	4.37
C	B(MHA)		278.49	106	2.58			43.05	
	BF(MHA)		152.04	540	0.28			23.50	66.56
D	AM)	B(MHA)	17.13	3	5.71	2.21	0.091	2.65	
	AF(M)	BF(MHA)	2.26	15	0.15	0.53	0.822	0.35	
	AH(M)	B(MHA)	0.74	3	0.25	0.10	0.902	0.11	
	AH(F(M))	BF(MHA)	2.86	15	0.19	0.68	0.605	0.44	
	H	A(M)	0.31	1	0.31	1.20	0.343	0.05	
	M	A(M)	85.31	2	32.65	5.72	0.095	10.10	
	MHF	AH(F(M))	4.85	10	0.48	2.42	0.056	0.72	14.42
E	TOTAL		646.02	10400			100		

b

	FUENTE	TERMINO DE ERROR	SC	GL	CM	F	P	% PARCIAL	% TOTAL
A	F	AF(N)	76.32	5	15.26	117.93	0.000 *	10.45	
	HF	MAF(M)	15.56	5	3.12	14.53	0.000 *	2.13	12.58
B	MF	AF(M)	0.50	10	0.05	0.63	0.001 *	1.17	
	MH	MA(M)	26.30	2	13.15	24.56	0.014 *	3.80	
	MHF	MAF(M)	5.70	10	0.57	2.65	0.043 *	0.78	5.55
C	B(MHA)		336.09	106	3.13			49.27	
	BF(MHA)		181.13	540	0.30			22.05	66.32
D	J(M)	B(MHA)	17.84	3	5.95	1.9	0.134	2.44	
	AF(M)	BF(MHA)	1.94	15	0.13	0.43	0.669	0.27	
	AH(M)	B(MHA)	1.00	3	0.53	0.17	0.918	0.22	
	AH(F(M))	BF(MHA)	3.22	15	0.21	0.72	0.766	0.44	3.37
E	H	MA(M)	0.28	1	0.28	0.52	0.525	0.04	
	M	A(M)	74.00	2	37.05	8.23	0.069	10.14	10.18
F	TOTAL		730.675	719			100		

Cuadro 5.4. Proporción de brotes que disminuyeron su número de nudos por sequía (PS), por roedores (PR), y proporción de brotes muertos por sequía (MS) y por roedores (MR) en los 5 grupos significativamente diferentes de los mogotes y los peladeros. En los mogotes, A indica los tratamientos de exclusión de leñosas y control en brotes bajos; B, los tratamientos de exclusión de herbáceas y de herbáceas y leñosas en brotes bajos; C, brotes altos en las tres posiciones dentro del mogote. En los peladeros, D indica los brotes bajos, y E, los brotes altos. Las proporciones que difieren significativamente ($P < 0.05$) en cada renglón se señalan con negritas diferentes.

	MOGOTE			PELADERO	
	A	B	C	D	E
PS	29.80 d	28.92 d	22.69 c	13.33 b	3.33 a
PR	21.5 b	20.81 b	1.94 a	49.97 c	21.67 b
MS	4.25 b	4.32 b	4.03 b	13.33 c	1.67 a
MR	19.8 b	32.16 c	6.57 a	48.33 d	20.0 b

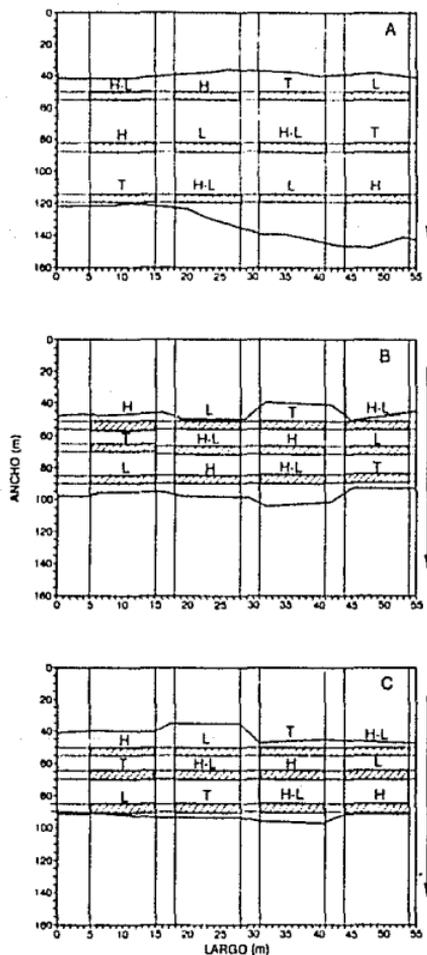


Fig. 5.1. Localización de los tratamientos (barras diagonales) dentro de los tres mogotes utilizados para los experimentos de respuesta a un posible gradiente hidrico y de exclusión de formas de vida. Los tratamientos son: sin manipulación o control (T); exclusión de leñosas (L); de herbáceas (H); y de herbáceas y leñosas (H-L). La flecha indica el sentido de la pendiente. Los mogotes se delimitan con líneas continuas, y sus dimensiones están calculadas como la distancia paralela a la pendiente (ancho) y la perpendicular a la misma (largo).

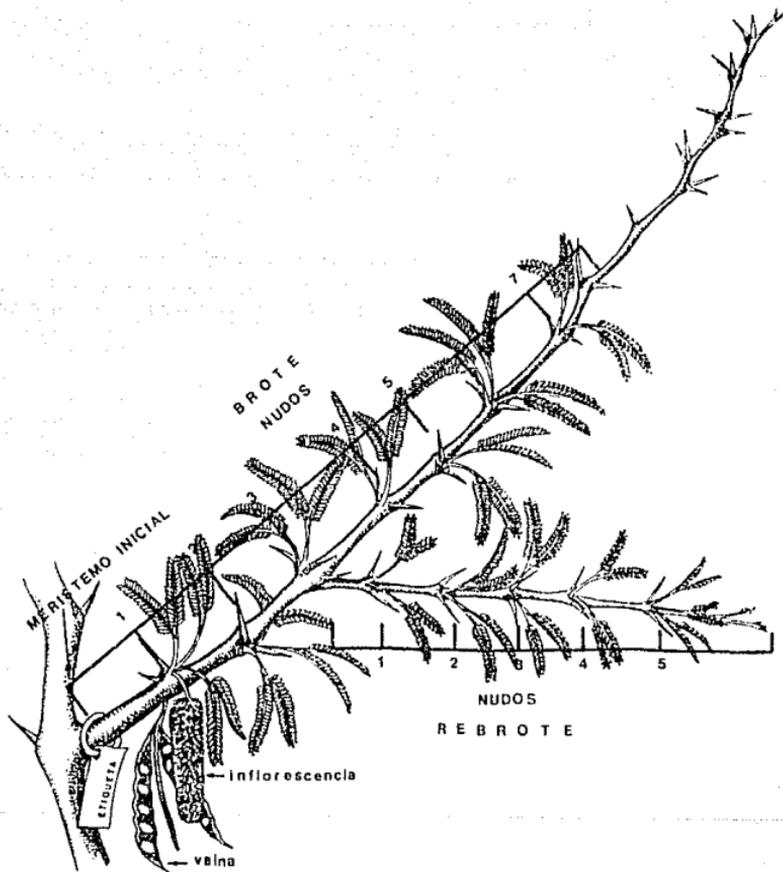


Fig. 5.2. Ejemplo de un brote marcado y partes consideradas en el estudio de demografía modular. La longitud se midió desde la inserción hasta la punta del brote.

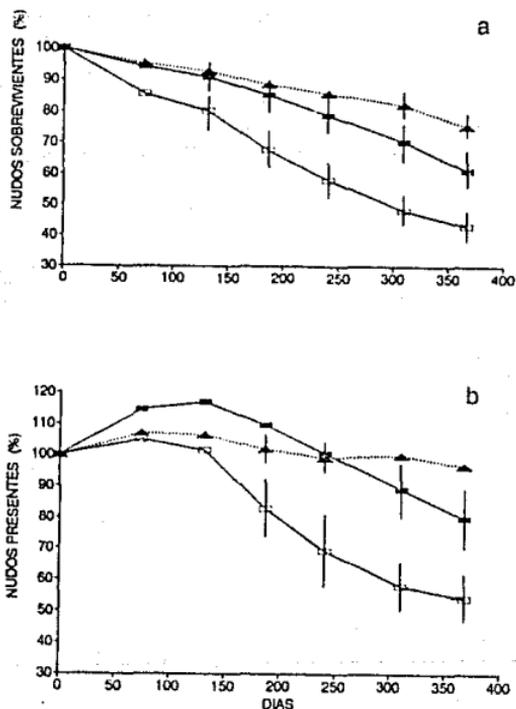


Fig. 5.3. Evolución temporal en los mogotes del número de promedio de nudos por brote (expresados como porcentajes del número promedio de los brotes existentes en la fecha inicial) de (a) brotes iniciales sobrevivientes en cada fecha y (b) brotes presentes en cada fecha (iniciales + rebrotes). Se presentan los datos para los siguientes grupos: brotes en la parte alta de la copa (triángulos), brotes bajos que se encuentran en los tratamientos control y de exclusión de leñosas (rectángulos llenos), y brotes bajos en árboles sujetos a tratamientos de exclusión de herbáceas, y de herbáceas y leñosas (rectángulos vacíos). Las barras indican intervalos de confianza al 95%.

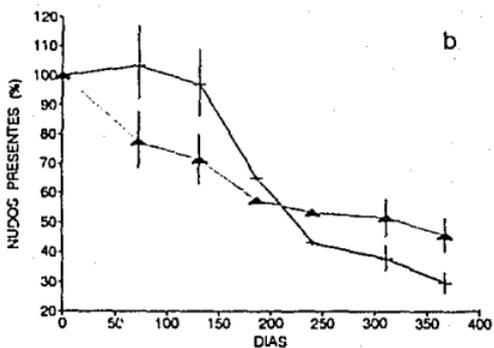
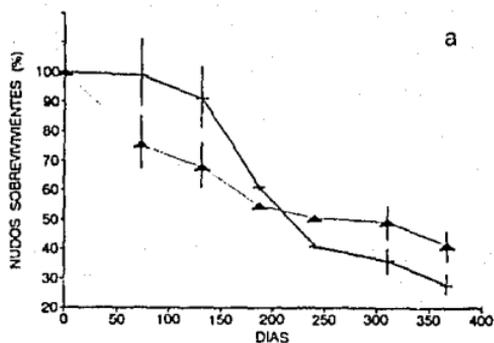


Fig. 5.4. Evolución temporal en los peladeros del número de promedio de nudos por brote (expresados como porcentajes del número promedio de los brotes existentes en la fecha inicial) de (a) brotes iniciales sobrevivientes en cada fecha y (b) brotes presentes en cada fecha (iniciales + rebrotes). Se presentan los datos para los siguientes grupos: brotes en la parte alta de la copa (triángulos), y brotes en la parte baja de la copa (cruces). Las barras indican intervalos de confianza al 95%.

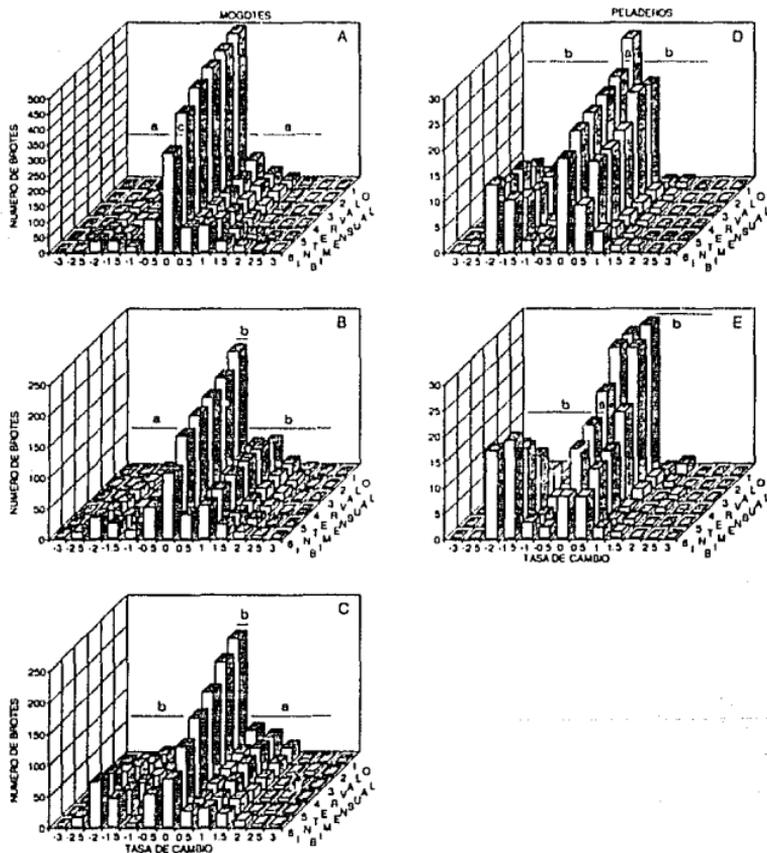


Fig. 5.5. Número de brotes en función de la tasa de cambio y del tiempo en los grupos constituidos por (A) brotes en la parte alta de la copa; (B) brotes bajos en árboles sujetos a tratamientos control y de exclusión de leñosas; (C) brotes bajos en árboles sujetos a tratamientos de exclusión de herbáceas, y de exclusión de herbáceas y leñosas, en los mogotes; (D) brotes en la parte alta de la copa y (E) brotes bajos de los árboles de los peladeros. La minúsculas diferentes indican los los grupos que difieren entre si respecto a la mortalidad o disminución de tamaño de los brotes (valores negativos en las abscisas), la inactividad (cero) o el crecimiento (valores positivos).

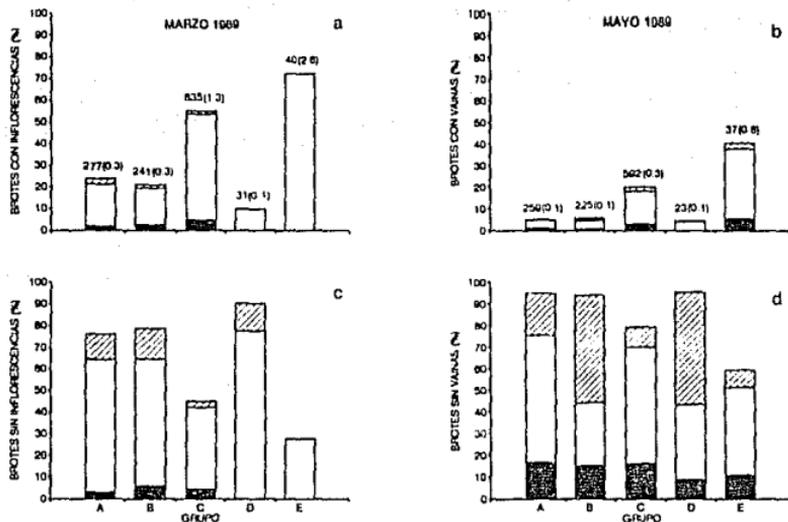


Fig. 5.6. Porcentaje de brotes vivos (a) con inflorescencias, (b) con vainas, (c) sin inflorescencias y (d) sin vainas, en los árboles correspondientes a los siguientes grupos: brotes bajos, tratamientos control y de exclusión de leñosas (A), brotes bajos, tratamientos de exclusión de herbáceas, y de herbáceas y leñosas (B), y brotes en la parte alta de la copa (C), en los mogotes; brotes bajos (D) y altos (E), en los peladeros. Los números sobre las barras en a y b indican el número de brotes vivos y, entre paréntesis, la proporción de brotes latentes que produjeron partes florales en relación a los brotes latentes que no las produjeron. En las barras se distingue el porcentaje de los brotes que crecieron (diagonales), los latentes (en blanco), y los que perdieron nudos (en negro) en las dos fechas indicadas.

CAPITULO 6

Efectos de un gradiente hidrico en el crecimiento y la sobrevivencia de brotes de mezquite. II. Variabilidad residual en los modelos demográficos

Introducción	82
Materiales y métodos.....	84
Resultados	88
Discusión	90
Figuras	94

"Ability to survive the desert environment is not found in any plant habit. Even within one form, shrubs and small trees, responses to moisture stress conditions are so variable that it is impossible to generalize about the survival and recovery mechanisms of desert shrubs" Halvorson y Patten (1974)

INTRODUCCION

La variación en el número de nudos por brote (o su variable asociada, la longitud de los brotes) puede atribuirse a diferentes causas; entre las mencionadas en el Capítulo 5, se encuentran el cambio en el tiempo, la relación entre latencia y floración, y una mayor mortalidad en los brotes bajos, que está asociada al corte de brotes por lagomorfos y roedores. Sin embargo, los factores de interés (tratamientos y altura) explican una proporción relativamente baja de la variabilidad total, que fluctúa entre 3.3% y 9.5%, considerando mogotes y peladeros. Otros estudios de demografía de módulos muestran porcentajes de varianza explicados por los factores sujetos a manipulación experimental no muy diferentes a los encontrados en Prosopis glandulosa (mediana: 6.5%, Jones y Harper 1987a, b).

La variabilidad en el crecimiento de los brotes puede estar relacionada con la forma de conducción de agua en el xilema de los árboles que los subtienden. Hay dos formas de conducción hídrica fundamentales: espirales y sectoriales. En la primera, el agua tomada por una sección radicular se distribuye en todo el dosel, en tanto que en la segunda, el agua se distribuye solamente en una parte de éste. En zonas áridas, en donde la disponibilidad de agua es irregular en el tiempo y en el espacio, el patrón de conducción sectorial es frecuente y puede tener un alto valor selectivo, pues la muerte por deficiencias hídricas o por patógenos de un sector de la planta no afectaría al resto del individuo (Waisel et al. 1972, Sprugel et al. 1991). La consecuencia colateral de este tipo de conducción es que si la distribución de agua y de nutrientes en el suelo es heterogénea, algunas ramas estarán sujetas a mayores déficits y, si no mueren, crecerán menos que otras ramas cuyos sistemas radiculares estén situados en volúmenes de suelo con mayor disponibilidad de recursos. Otra consecuencia es que dentro de un mismo sector haya, como en las poblaciones vegetales (Weiner 1984), dominancia y supresión entre brotes. El patrón de circulación en el mezquite no ha sido reportado, y consideramos de interés estudiarlo como un elemento para explicar la gran variabilidad en el crecimiento de los brotes de nuestra localidad de estudio.

Un aspecto crucial y relevante para ésta tesis es si las plantas de mezquite son sensibles a cambios en la disponibilidad de agua. Dicha sensibilidad se observa en experimentos de riego (Ansley et al. 1988, 1992, C. Montaña, B. Cavagnaro y O. Briones, manuscrito sin publicar). Se ha demostrado que el potencial hídrico varía entre ramas en diferentes posiciones aún en plantas

de no más de un metro de altura (Zimmermann 1978). También, los potenciales hidricos varían entre plantas de diferente altura, como lo han demostrado Brown y Archer (1990) para plántulas y adultos de Prosopis glandulosa var. glandulosa. Por último, los potenciales hidricos pueden variar con respecto a los sitios que ocupan las plantas (Ansley et al. 1990), una característica importante si se consideran las diferencias entre mogotes y peladeros en Mapimi. Si se encuentran diferencias entre brotes en diferentes alturas, árboles de alturas diferentes y árboles en posiciones contrastantes, una parte de la variabilidad no explicada por los modelos de demografía de módulos podría ser entendida bajo esta óptica, considerando que crecerán más los brotes que se encuentren bajo mejores condiciones hidricas.

Hay un compromiso entre la eficiencia y la seguridad en la conducción de agua a través de los vasos del xilema (Zimmermann 1978): la eficiencia es directamente proporcional al diámetro de los vasos, en tanto que la seguridad (esto es, evitar la posibilidad de embolias que rompan la columna de agua transpirada) es inversamente proporcional al diámetro de los vasos. En los árboles, los vasos más eficientes se encuentran en la raíces, y los más seguros, en las hojas (Carlquist 1975). La explicación funcional de esto es que el gradiente de presión absoluta decrece hacia la copa de los árboles a razón de 0.01 MPa por metro de altura, lo que implica menor seguridad en las partes altas, más crítica mientras más alto sea el árbol. Un efecto parcialmente asociado puede ser el hecho de que la conductividad específica foliar (el volumen de agua que fluye en el xilema en relación al peso fresco de las hojas abastecidas) tiende a decrecer de la base a la copa (Zimmermann 1978). Las mediciones llevadas a cabo por Zimmermann corresponden a plantas tropicales (Rhapis, Myrsine) o templadas (Tsuga), y no hay información relativa en plantas de ambientes áridos, cuyos valores de conductividad podrían variar de acuerdo a la forma de utilización del agua disponible (cf. MacMahon y Schimpf 1981).

La gran variabilidad no explicada por los factores tomados en cuenta en los modelos de demografía modular sugiere que la longitud (o el número de nudos) no es homogénea en todos los brotes en cualquier categoría de tamaño considerada. Si la distribución de frecuencias de la longitud de los brotes o de cualquier otro indicador de su biomasa son sesgadas, la distribución es jerárquica (Weiner y Solbrig 1984). La jerarquía en el crecimiento se atribuye a diferencias genéticas o ventajas iniciales entre individuos de una población (Harper 1977), y a las condiciones de densidad o de disponibilidad de recursos bajo las que los individuos se desarrollan (Weiner 1985 y citas allí contenidas). Sin embargo, a nivel modular, los brotes comparten el mismo genotipo, por lo que las diferencias en su crecimiento deben también estar relacionadas con algún control, posiblemente hormonal, o con las condiciones particulares en las que se encuentra cada módulo (Harper 1985).

En este trabajo se describen, además del tipo de conducción del agua en el xilema del mezquite, las diferencias en los potenciales hidricos entre ramas altas y bajas de un mismo individuo, entre individuos de alturas contrastantes y entre individuos en los mogotes y en los peladeros. Los resultados se comparan con el desempeño de los brotes en esas mismas categorías, utilizando la base de datos obtenida en los estudios de demografía reportados en el capítulo anterior. Por último, se llevan a cabo análisis de la jerarquía entre brotes, con el fin de determinar si está asociada a los potenciales hidricos determinados. La relevancia de los resultados se discute en función de lo que se conoce acerca de las restricciones estructurales en el sistema de conducción de las plantas.

MATERIALES Y METODOS

Los estudios se llevaron a cabo en los tres mogotes que se encuentran en la bajada del Cerro San Ignacio descritos en el Capítulo 2. A continuación se detallan los métodos utilizados.

Patrones de movimiento de agua. Los patrones de movimiento del agua en el xilema se siguieron con una solución de 1 g/l de fucsina ácida. El método (Waisel *et al.* 1972) consistió en localizar una raíz y cavar alrededor de ella hasta una profundidad de 60 cm. La raíz fue seccionada (diámetro de la sección: 0.33 cm), y su parte expuesta adyacente al árbol se sumergió en la solución de fucsina. Para detectar la forma en que ascendió el pigmento, una semana después se extrajo el árbol y se cortaron secciones transversales, siguiendo la traza del pigmento desde la raíz hasta las ramas superiores. Como Waisel *et al.* (1972) no encontraron discrepancias entre individuos de una misma especie respecto al sistema de conducción y ésta es una característica estructural que sigue un desarrollo genéticamente fijado, se consideró que era suficiente sacrificar un sólo árbol.

Potenciales hidricos. Con el fin de explorar las diferencias entre alturas de los brotes en árboles grandes, entre tamaños de individuos y entre posiciones, se llevaron a cabo tres grupos independientes de mediciones de potenciales hidricos, determinadas con la ayuda de una bomba de Scholander (PMS, Corvallis, Oregon):

(1) Comparaciones entre ramas de alturas contrastantes de un mismo árbol. Para investigar si hay diferencias en los potenciales hidricos en alturas contrastantes dentro de un mismo individuo, como lo sugieren los resultados de conductividad hídrica reportados para otras especies arbóreas por Zimmermann (1978), se seleccionaron tres árboles de 1.9 m a 2 m de altura situados dentro de un mogote. En cada árbol se escogieron 2 brotes "bajos", a 40 cm de altura, y dos brotes "altos", a 1.90 m de altura. Las mediciones del potencial hídrico en todos los brotes marcados se llevaron a cabo al amanecer (05:45-06:52 h), cuando los potenciales hidricos en el suelo y la planta son similares (MacMahon y Schimpf 1981).

(2) Comparaciones entre individuos de alturas contrastantes. Con el fin de investigar si hay diferencias en los potenciales hídricos de individuos de alturas contrastantes, como indican los resultados reportados por Brown y Archer (1990), se midió el potencial hídrico de individuos "chicos" de 40 cm de altura y de árboles "grandes" de 1.8 m de altura. Dentro de un mogote se seleccionaron tres individuos chicos y tres grandes, escogiendo 6 brotes recientes en cada individuo. Se determinó el potencial hídrico de dos brotes de cada individuo en tres lapsos: al amanecer (06:20-07:10 h), en la tarde (15:35-16:23 h), cuando la diferencia entre los potenciales hídricos del suelo y la planta es máxima, y al anochecer (18:37-19:18 h), cuando los potenciales hídricos del suelo y de la planta tienden a equilibrarse.

(3) Comparación entre mogotes y peladeros. Los datos correspondientes a la capacidad de acumulación del agua indican que ésta es mayor en los mogotes que en los peladeros (Cornet *et al.* 1992), por lo que es posible que los potenciales hídricos en árboles de alturas semejantes difieran entre las dos posiciones. Para poner a prueba esta hipótesis, se seleccionaron tres mogotes y tres peladeros y en cada uno de éstos se escogieron tres árboles entre 1.6 y 2 m de altura (total: 18 árboles). En cada árbol se marcaron 6 brotes recientes, que fueron utilizados para la medición de los potenciales hídricos, dos por ocasión, en tres lapsos (36 brotes por lapso): al amanecer (03:45-05:40 h), en la tarde (13:26-16:12 h) y en la noche (19:12-21:27 h). Las mediciones en cada lapso se realizaron secuencialmente en cada mogote y su peladero asociado.

Las observaciones se llevaron a cabo en octubre de 1990. En todos los casos los brotes seleccionados correspondían al último período de crecimiento (marzo de 1990), ya que aún mostraban tejido fotosintético en el tallo. En general, el corte del brote se llevó a cabo cuidando que la sección del tallo a ser observada estuviera lisa; los brotes se cortaban a longitudes semejantes y para su transporte al sitio de medición se introducían en bolsas de plástico con el fin de evitar una transpiración excesiva. El lapso entre el corte y la medición fue menor de 5 minutos.

Los resultados obtenidos corresponden a tres series de observaciones independientes, y fueron analizados por medio de análisis de varianza mixtos parcialmente anidados. En el primer caso (comparación entre brotes altos y bajos en un mismo árbol) el modelo, indicando entre parentesis las variables anidadas, es:

$$H+A+B(HA)$$

y sus interacciones. Son factores fijos la altura (H) y el árbol (A), y el brote o unidad muestral es considerado como variable aleatoria. Los brotes están anidados en H y A. En el segundo caso (comparación entre individuos de alturas contrastantes) el modelo es:

$$H+F+A(H)+B(HA)$$

y sus interacciones. Los factores fijos son la altura (H), el árbol (A) y la hora de medición (F); el brote es considerado como variable aleatoria. Las variables anidadas son el árbol (en H) y el brote (en H y A). Al igual que en el modelo anterior, las tres diferentes horas en que se realizaron las mediciones son consideradas como observaciones repetidas. En el tercer caso (comparación entre posiciones) el modelo es:

$$M+P+F+A(MP)+B(MPA)$$

y sus interacciones. Se considera como factores fijos al mogote o bloque (M), la posición (P), el árbol (A), y la hora de medición (F), y los brotes (B) como variable aleatoria. Las variables anidadas son A (en M y P), y los brotes (en A, M y P). Las tres diferentes horas de medición son consideradas como observaciones repetidas.

Uso de la base de datos obtenida en el estudio de demografía. Con el fin de comparar los resultados de potencial hídrico con los datos de longitud de brotes, se seleccionaron, del total de 89 individuos seguidos durante un ciclo anual en el estudio de demografía de brotes (Capítulo 5), aquellos con características similares a las utilizados en cada uno de los tres conjuntos de observaciones:

(1) Comparaciones entre ramas de alturas contrastantes de un mismo árbol. Si hay diferencias en los potenciales hídricos de los brotes altos y bajos dentro de un mismo árbol, esto debe reflejarse en diferencias en las longitudes de los brotes. Para probar esta hipótesis se seleccionaron los árboles más altos con la finalidad de tener brotes en un ámbito amplio de alturas (total: 13 árboles); las alturas de los árboles escogidos están entre 1.85 y 2 m. Finalmente, se determinó, por medio de regresiones lineares y cuadráticas, la relación entre la altura de los brotes y su longitud para la primera fecha de medición (mayo de 1988), antes de que los brotes sean afectados por mortalidad.

(2) Comparaciones entre árboles de alturas extremas. Los resultados de Brown y Archer (1990) indican que los potenciales hídricos son mayores en los árboles altos cuando se les compara con los individuos bajos. Si esto se cumple también en los mezquites de mi zona de estudio, la longitud promedio de los brotes será menor en árboles bajos. Para poner a prueba esta hipótesis se calculó la longitud promedio de los brotes en cada uno de los 89 árboles con que se cuenta, y se determinó, por medio de regresiones lineares y cuadráticas, la relación entre la longitud promedio de los brotes en la primera fecha de medición (mayo de 1988) y la altura del árbol al que pertenecen.

(3) Comparación entre mogotes y peladeros. Si la disponibilidad de agua para las raíces de los mezquites es mayor en los mogotes que en los peladeros (Cornet et al. 1992), la

longitud de los brotes también será mayor. Para poner a prueba está hipótesis se seleccionaron los 6 árboles de los peladeros y árboles de alturas semejantes de los tres mogotes. Estos árboles (11 en total) están dentro de los ámbitos de alturas de 0.85 a 1 m, y de 1.5 a 1.55 m, que corresponden a 5 árboles y un árbol de los peladeros, respectivamente. Los brotes se agruparon de acuerdo a la posición de los árboles que los subtienen, y se tomaron en cuenta las mediciones de longitud realizadas a lo largo del ciclo anual considerado en el estudio de demografía (Capítulo 3). La relación entre la longitud de los brotes y la posición y fecha de medición se determinó por medio de modelos lineales generalizados (Aitkin *et al.* 1990).

Desigualdad en la longitud de los brotes. Otra fuente de variación que debe ser explorada para entender la gran variabilidad entre brotes es el hecho de que la longitud alcanzada por éstos no es homogénea, lo que da lugar a distribuciones jerárquicas de frecuencias. Para explorar estas distribuciones se calcularon las curvas de Lorenz y los índices de Gini (Weiner 1985) para árboles divididos en tres categorías de altura, basándose en los datos obtenidos en el estudio de la demografía (Capítulo 5). De los 89 árboles disponibles se seleccionaron suficientes individuos para obtener de 90 a 100 brotes por categoría, pero restringiendo al mínimo la diferencia en las alturas de los árboles escogidos. Se formaron las siguientes subdivisiones: individuos "chicos" cuya altura está entre 0.2 y 0.4 m (total: 90 brotes distribuidos en 14 individuos); árboles "medianos", de 1.25 m de altura (total: 100 brotes distribuidos en 5 individuos); y árboles grandes con alturas entre 1.9 y 2.0 m (total: 100 brotes distribuidos en 5 árboles). Los brotes de cada categoría se agruparon para calcular los índices de Gini (ver Capítulo 4).

$$G = \frac{\sum_i \sum_j |x_i - x_j|}{2n^2 \bar{x}}$$

Para cualquier categoría de altura, si todos los individuos de la población de brotes contribuyen proporciones semejantes en longitud, el índice de Gini tendrá un valor mínimo de 0; si, por el contrario, la mayor proporción de la longitud está concentrada en un brote y el resto de la población tienen longitudes mínimas, el índice de Gini tenderá a un valor máximo de 1 (Weiner y Solbrig 1984). Para construir las curvas de Lorenz en cada categoría, los valores se ordenan de menor a mayor, y la fracción acumulada de la población se grafica contra la fracción acumulada de la longitud total (Weiner y Solbrig 1984, Weiner 1985). El índice de Gini (G) y las curvas de Lorenz se usan de manera combinada: en general, mientras más cóncava sea la curva de Lorenz, mayor será el valor del índice de Gini. Para obtener valores insesgados del índice de Gini (G'), Weiner y Solbrig (1984) recomiendan multiplicar G por $n/(n-1)$. Los intervalos de confianza se obtuvieron con una técnica de "bootstrapping", que consiste en el cálculo de G' para un número determinado de muestras artificiales tomadas de la muestra original con

reemplazo (Efron 1981); para este caso se escogió el cálculo de 100 valores artificiales de G' . Los intervalos de confianza (I.C.) se calcularon a partir de la desviación estándar de la muestra artificial (s) y del tamaño de la muestra (n) como en una distribución normal (Efron 1981):

$$I.C. = G' \pm t_{\alpha, n} \cdot s / \sqrt{n}$$

Para el cálculo de G' y de las 100 muestras artificiales se utilizó un programa diseñado ex-professo por Exequiel Ezcurra.

RESULTADOS

Patrones de movimiento de agua en el xilema. La Figura 6.1 indica el trayecto que siguió la dilución de fucsina a través de los vasos del xilema. La raíz sumergida en la solución de fucsina ácida proporciona agua a un sector del tronco en su parte basal. Si se toma como eje a la rama que tiene teñido al menos un sector de su diámetro, se pueden contar 10 ramificaciones dicotómicas. Conforme asciende, el agua con fucsina ocupa radios crecientes del tronco, hasta formar un anillo que ocupa todo el xilema. La ausencia del marcador en la primera, segunda y cuarta ramificación podrían atribuirse a que las ramas laterales conducen agua de las secciones del xilema no relacionadas con la raíz sumergida en la dilución de fucsina; las ramas de la quinta y sexta ramificación no se tiñeron, lo que indica que no recibieron agua durante la semana de duración del experimento, ya que a ese nivel el anillo teñido de xilema estaba completo. El patrón de movimiento de la dilución puede caracterizarse como sectorial convirtiéndose en ascenso anular (Waisel et al. 1972). Este patrón ha sido reportado por Waisel et al. (1972) en especies de ambientes áridos que frecuentemente tienen formas arbustivas: Tamarix aphylla, Acacia radiana, Poterium spinosum, e individuos jóvenes de Gymnocarpus fruticosum y Zygophyllum dumosum, cuyo patrón cambió a sectorial ascendente en espiral en los adultos. Debe notarse que solamente realizamos las observaciones en un individuo de mezquite, por lo que el resultado obtenido podría considerarse como poco representativo; sin embargo, Waisel et al. (1972) obtienen resultados consistentes en cada una de las 24 especies estudiadas (con 5 a 10 repeticiones por especie), lo que sugiere que la variación intraespecífica entre las dos formas de conducción principales (sectorial y homogénea o espiral) es inexistente.

Potenciales hídricos y longitud de los brotes. La Figura 6.2 muestra, en el lado izquierdo los potenciales hídricos obtenidos en las tres combinaciones de factores diferentes y, en el lado derecho, la asociación de esos factores con la longitud de los brotes. Aunque en todos los casos las relaciones son significativas ($P < 0.001$), la proporción de la variabilidad total explicada por la altura de los brotes, la altura de los árboles o la posición es generalmente baja (Fig. 6.2d-f).

Los potenciales son significativamente mayores en los brotes de las partes bajas de los árboles y la diferencia con los brotes altos es de alrededor de 0.3 MPa (Fig. 6.2a). Este resultado concuerda con la relación negativa entre la longitud del brote y su altura en el árbol (Fig. 6.2d), y sugiere que los brotes bajos disponen de más agua y crecen más que los brotes altos.

Los potenciales hídricos también difieren entre árboles altos y bajos (Fig. 6.2b), lo que coincide con la relación positiva entre la longitud promedio del brote en cada árbol y la altura de éste (Fig. 6.2e); se infiere entonces que los árboles altos disponen de más agua y tienen en promedio brotes más largos que los árboles chicos.

Por último, el potencial hídrico de los árboles es mayor en los mogotes que en los peladeros (Fig. 6.2g) y los árboles de los mogotes tienen en promedio brotes más largos que los árboles en los peladeros a través de todo un ciclo anual (Fig. 6.2f). Por lo tanto, los resultados sugieren que la disponibilidad de agua es mayor en los mogotes que en los peladeros, y que esto se refleja en brotes más largos.

Desigualdad en la longitud de los brotes. Según Waisel *et al.* (1972, pág. 522) "desde un punto de vista funcional, las plantas (con patrones sectoriales de conducción de agua) están compuestas de un grupo de unidades independientes más pequeñas, cada una formada de una rama y una raíz que están conectadas por un sistema vascular continuo". Es posible que parte de la gran variabilidad no explicada en el Capítulo 3 es la consecuencia de un crecimiento heterogéneo de los brotes en cualquier categoría de tamaño del mezquite. Este es, efectivamente, el caso. Las distribuciones de longitudes de brotes son sesgadas en las tres categorías de tamaño (Fig. 6.3A-C), y el aumento en las concavidades de las curvas de Lorenz (Fig. 6.3D-E) indica que las jerarquías tienden a incrementarse en el tiempo.

Los índices de Gini corregidos por sesgo (G') son significativamente menores en los árboles medianos (1.25 m) cuando se les compara con los árboles grandes (1.9-2 m), y la diferencia entre ambos grupos se mantiene a partir de la segunda fecha de medición (Fig. 6.4A), esto es, la jerarquía en la longitud de los brotes es consistentemente mayor en los árboles altos. Por otro lado, G' en los árboles chicos (Fig. 6.4A) es muy variable: al inicio del ciclo anual es significativamente mayor que en las otras categorías de altura, pero al final del ciclo, sólo difiere significativamente de los árboles medianos.

La contribución de cada individuo es también jerárquica, y ésta puede ser la razón de la mayor variabilidad de G' en los individuos pequeños. Como el número de brotes difiere en éstos individuos, se calculó la longitud promedio de los brotes en cada uno de los 14 árboles para la primera fecha de medición y se obtuvo la longitud acumulada. En la Fig. 6.4B se puede observar que el individuo de menor rango (mezquite 76) contribuye 7 veces

menos a la longitud acumulada que el individuo de rango mayor (mezquite 71). Estos dos individuos se encuentran a 13 m de distancia en la misma posición dentro del mogote 3, lo que indica que las condiciones de crecimiento de árboles pequeños son heterogéneas. Hay también jerarquía entre brotes de un mismo individuo (no mostrado), y el caso extremo corresponde al árbol 79, cuyo ámbito de longitud de brotes es de 3.2 a 12 cm.

Para probar si, como en las mediciones de potenciales hídricos, existen diferencias entre brotes altos y bajos, se formaron subcategorías de altura de brotes, dos en los árboles medianos (hasta 66 cm y >66 cm) y tres en los grandes (hasta 65 cm, de 66 a 130 cm, y >130 cm). En ambos casos el porcentaje contribuido a la longitud acumulada (suma sobre todos los brotes del árbol) por los brotes más bajos es mayor en tres y cuatro de los 5 individuos, respectivamente (Fig. 6.4C-D). La diferencia se mantiene también entre los brotes de alturas medianas y altas en árboles grandes (Fig. 6.4D). Esto sugiere que el ámbito de longitudes tiende a ser más amplio, aunque la longitud promedio tiende a ser mayor, mientras más bajos estén los brotes en los mezquites. Tal tendencia parece no cumplirse en los individuos de rango inferior, en donde el porcentaje de la longitud acumulada entre brotes de diferentes alturas es similar (Fig. 6.4C-D). Los resultados indican que pocos individuos no presentan jerarquía en la longitud de sus brotes, y que cuando la hay, la relación entre longitud y altura de los brotes es inversamente proporcional.

DISCUSION

La forma de crecimiento más frecuente del mezquite en los mogotes de Mapimi es arbustiva. Sin embargo, aunque es más común a lo largo de vías de drenaje y alrededor de presones, la forma arbórea también está presente. Esta plasticidad en la forma de crecimiento es común en leñosas de ambientes estacionales con climas mediterráneos o desérticos, y es en plantas con estas características en donde se ha reportado un sistema de conducción arbustivo de agua en el xilema, caracterizado como "tipo arbustivo" por Waisel *et al.* (1972).

Según Waisel *et al.* (1972) la explicación adaptativa para el sistema de conducción sectorial reside en la independencia relativa de cada una de las partes: si una rama o un conjunto de ramas son afectadas por sequía, esto no influye en las ramas restantes, y el individuo puede sobrevivir y si se reproduce, contribuir con sus genes a la siguiente generación. La autonomía hidráulica de las ramas puede tener su análogo en la autonomía con respecto a la asimilación, distribución, y utilización del carbono producido por fotosíntesis, más frecuente cuando hay restricciones en la arquitectura de las plantas (Watson y Casper 1984). Esta posibilidad no ha sido explorada en el mezquite, y los resultados reportados para otras especies de ambientes, principalmente templados, son ambivalentes (White 1984) o están condicionados a la relación entre los sitios de producción de carbono y los sitios de consumo, la distribución de las reservas, y del periodo considerado durante la estación de crecimiento;

además, el patrón observado normalmente pueden variar si hay manipulación experimental (White 1984, Harper 1985, Sprugel et al. 1991).

Asumiendo que los condicionantes en la translocación de carbohidratos se cumplen también en el movimiento del agua, es posible que las diferencias en potenciales hídricos de Prosopis glandulosa entre brotes y entre individuos varíen durante la estación de crecimiento; sin embargo, los brotes altos completan su refoliación antes que los brotes bajos (Fig. 6.5) y es en los brotes altos en donde está la mayor cantidad de partes reproductivas (Capítulo 5), lo que supone una mayor demanda de recursos y agua y por tanto un potencial hídrico más negativo. Es entonces probable que las diferencias observadas en octubre de 1990 se conserven, aunque los valores absolutos varíen en función de la disponibilidad de agua y de variables climáticas. Esta generalización se apoya en las relaciones encontradas entre la longitud de los brotes, la altura de los árboles y la altura de los brotes dentro de los árboles, e implica que el componente hidrostático es importante. Zimmermann (1978) menciona que el potencial gravitatorio en el xilema desciende en los árboles al menos 0.01 MPa con cada metro de altura, pero las diferencias encontradas en el potencial hídrico promedio en Prosopis glandulosa rebasan estos valores en más de un orden de magnitud: entre brotes de un mismo árbol hay una diferencia promedio de 0.2 MPa/m; entre árboles altos y bajos, la diferencia es de 0.5 a 0.6 MPa/m; y entre árboles de alturas similares en mogotes y peladeros, hay de 0.5 a 0.7 MPa de diferencia. Como un símil, una diferencia de 0.2 MPa implicaría una diferencia de altura entre brotes de alrededor de 20 m, si consideramos el potencial gravitatorio solamente.

Sin embargo, hay otros componentes que influyen en el potencial hídrico de la planta: el potencial estático suelo-agua y el potencial de fricción, que es el trabajo necesario para superar el roce del agua por los vasos del xilema (Richter 1976). El potencial estático podría influir en la diferencia observada entre árboles de mogotes y peladeros, que tienen alturas semejantes, pero que se encuentran bajo condiciones hídricas contrastantes (Cornet et al. 1992), o entre árboles chicos y grandes, cuyas diferencias en potenciales hídricos han sido atribuidas al hecho de que las raíces de los pequeños exploran horizontes más someros (Brown y Archer 1989). No obstante, es difícil hacer inferencias a nivel individual acerca de la influencia de este componente, pues aunque se han excavado las raíces de un árbol adulto y se ha observado que ocupan profundidades que abarcan desde los primeros 30 cm de suelo hasta más de 2 m (Heitschmidt et al. (1988), es poco probable que las raíces que surten de agua a los brotes inferiores estén consistentemente bajo mejores condiciones hídricas.

Si en los mezquites el agua debe recorrer una longitud mayor para llegar a los brotes altos, el efecto del potencial de fricción es importante. Además, el mezquite posiblemente posee zonas de constricción entre uniones de partes vegetales, como las

reportadas entre la hojas y el tallo en la palma *Rhapis excelsa*, o entre la rama y el tronco en las leñosas *Acer pensylvanicum*, *Abies balsamea* y *Populus grandidentata*, en donde la conductancia relativa puede disminuir 25% entre ambos lados de la constricción (citas en Sprugel *et al.* 1991). Si esta suposición es correcta, las partes vegetales estarían relativamente aisladas hidráulicamente entre sí (Sprugel *et al.* 1991) lo que permite al individuo descartar partes vegetales afectadas por embolias o patógenos que de otra manera pasarían al sector directamente relacionado o al resto de la planta. Aunque las constricciones proporcionan una mayor seguridad para el individuo, el potencial de fricción disminuye necesariamente el potencial hídrico, lo que explicaría la diferencia de potenciales obtenidas entre brotes altos y bajos en un mismo individuo.

Puede suponerse que los brotes de mezquite pertenecientes a las categorías en donde los potenciales son mayores crecerán más que los brotes con potenciales más bajos. Sin embargo, es en los brotes "más favorecidos" en donde la jerarquía tiende a ser mayor, y en donde hay más brotes secos (Capítulo 5). Dado que el tipo de conducción del agua en el xilema es sectorial, algunas de las causas de la jerarquía entre brotes estarían relacionadas con la posible distribución desigual del agua en la matriz edáfica. En el sitio en donde se encuentran los mogotes bajo estudio, la proporción de arcillas en el suelos es alta (hasta 45%, Cornet *et al.* 1987) y aunque se ha afirmado que la actividad radicular modifica la textura en el largo plazo (Mabbutt y Fanning 1987, Tongway y Ludwig 1990), la capacidad de uso del volumen de agua por las plantas disminuye drásticamente en suelos en donde las arcillas son predominantes (Heatherly y Russel 1979). Bajo estas condiciones, y considerando pequeñas variaciones en la textura, es posible que se formen "bolsas" con mayor disponibilidad de agua y volúmenes de suelo que carezcan de ella. Si una de las raíces se encuentra en las bolsas con mayor agua, los brotes abastecidos por ella tendrán una mayor probabilidad de desarrollarse, y su jerarquía será mayor que la de los brotes cuyas raíces se encuentran alejadas del recurso hídrico.

Por otro lado, y no menos importante, aún si las raíces disponen de agua suficiente, pueden haber relaciones jerárquicas entre los brotes abastecidos. Harper (1985) sugiere que la razón del rompimiento de la latencia en los módulos está relacionada con un control central (¿cambios hormonales?) si el sector está integrado o por las "condiciones precisas y locales" de los brotes si el control central está subyugado al local. Si por cualquiera de las dos razones algunos brotes rompen la latencia antes que otros, el agua fluirá por diferencias de potencial en el sentido de los brotes activos y esto afectará el desarrollo de los brotes restantes. Esta suposición se apoya en la ausencia de fucsina en algunas secciones del árbol de mezquite cuyo tallo principal presenta ya una distribución anular del pigmento, y sobre todo, en el hecho de que los intervalos en la contribución al porcentaje de la longitud total (la jerarquía) son más amplios en donde los potenciales hídricos dentro de la planta son más positivos.

Los resultados indican que (1) hay diferencias en los potenciales hidricos entre partes de individuos, entre individuos, y entre las posiciones donde se encuentran los individuos; (2) hay una asociación significativa entre las diferencias de potencial y la longitud de los brotes en los tres niveles mencionados en el punto anterior; (3) dentro de diferentes categorías de altura se encontraron desigualdades en la longitud de los brotes, que a su vez pueden descomponerse en jerarquías inter e intraindividuales. Esta variabilidad puede difícilmente ser controlada en estudios de demografía de módulos, sobre todo en árboles establecidos bajo condiciones naturales.

Los resultados también sugieren que, en los estudios de demografía de módulos, la varianza explicada por cualquier factor sujeto a manipulación siempre será mucho menor que la varianza que permanecerá como error experimental. Dicha variabilidad se puede controlar por medio de muestreos estratificados, pero aún así permanecerá la correspondiente a la respuesta de cada uno de los módulos, que puede estar asociada a características fijadas genéticamente en el programa de crecimiento de la planta (Hallé y Oldeman 1970) y también a las modificaciones de este programa en respuesta a factores ambientales (Tomlinson 1988, Hallé 1988). Los resultados obtenidos en Prosopis glandulosa var. torreyana se explican a la luz de lo que se conoce de la fisiología del agua en otras plantas, pero una gran proporción de lo discutido es correlativo, debe necesariamente considerarse como hipotético y las condicionantes deben ser puestas a prueba. Otros factores relacionados con la forma de control central o local de la latencia, ya sea a través de hormonas o de respuestas muy finas a las condiciones "precisas y locales" (Harper 1985) bajo las que se encuentra cada módulo deben también ser analizadas.

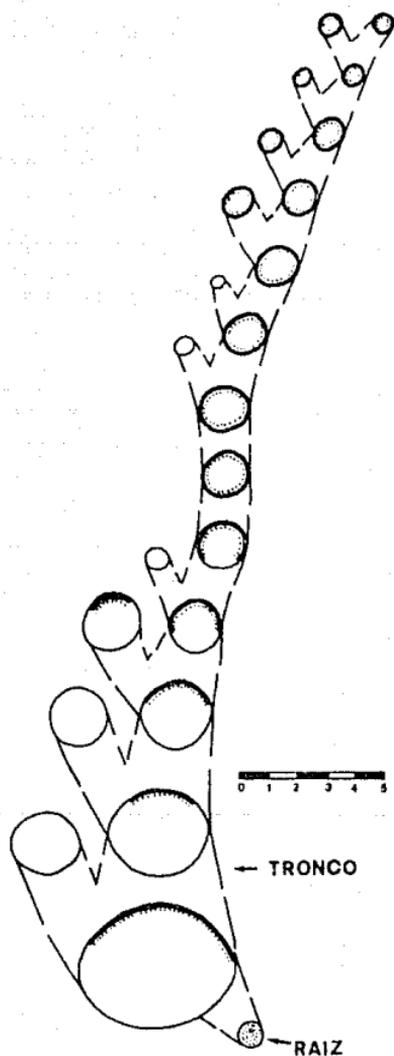


Fig. 6.1. Patrones de movimiento de una solución de fucsina en el xilema de *Prosopis glandulosa* var. *torreyana*. La áreas más oscuras y bordeadas por puntos marcan los vasos que transportaron la dilución. El patrón de movimiento es sectorial convirtiéndose en ascenso anular.

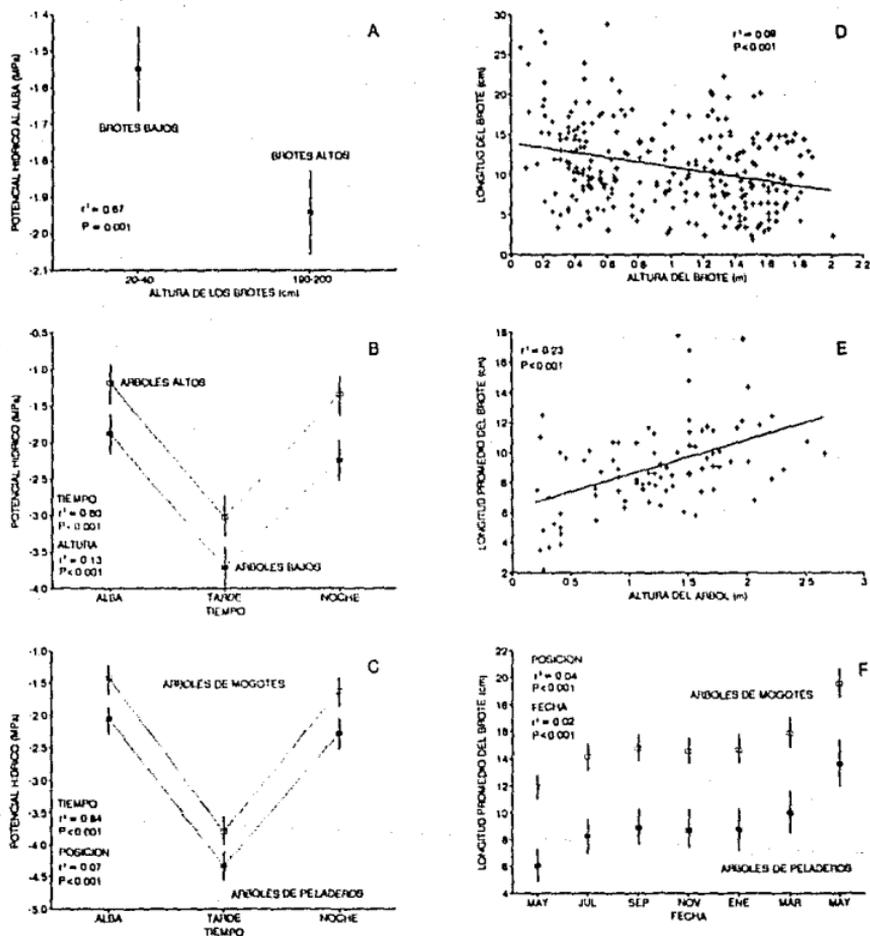


Fig. 6.2. Potenciales hidricos en alturas contrastantes de brotes dentro de árboles (A), en tres periodos del día (B-C), y longitudes de brotes (D-E), en función de la altura de los brotes (D), la altura de los árboles (B y E) y la posición (C y F). Las barras verticales indican intervalos de confianza al 95%. En las tres combinaciones de factores, las diferencias entre potenciales hidricos (lado izquierdo) coinciden con las diferencias en las longitudes de brotes (lado derecho).

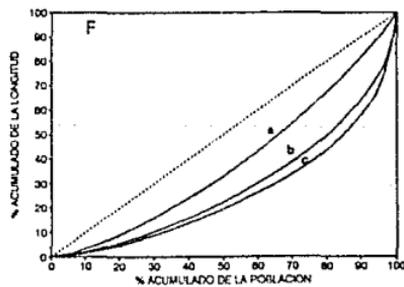
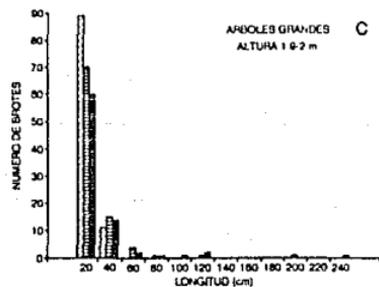
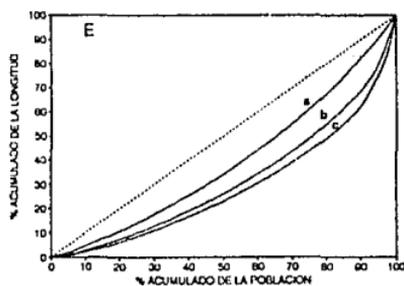
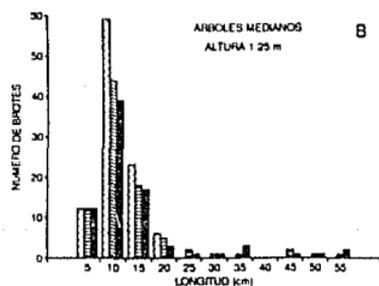
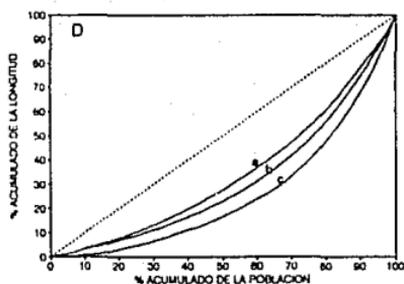
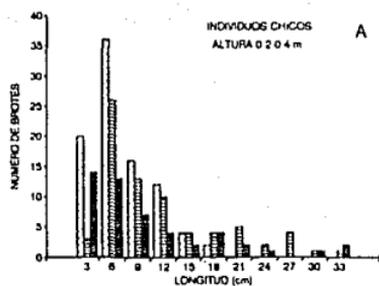


Fig. 6.3. Distribución de longitudes de brotes (A-C) y curvas de Lorenz (D-E) para tres categorías de tamaño de individuos de mezquite en tres periodos: mayo de 1988 (barras con diagonales y a); noviembre de 1988 (barras con horizontales y b); mayo de 1989 (barras llenas, y c). Las distribuciones de las longitudes son más sesgadas, y las curvas de Lorenz más jerárquicas, a medida que pasa el tiempo.

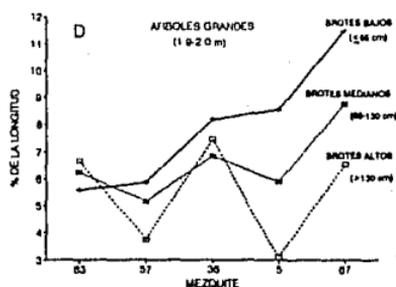
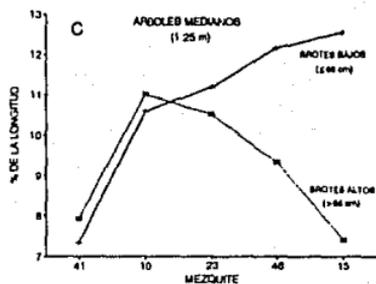
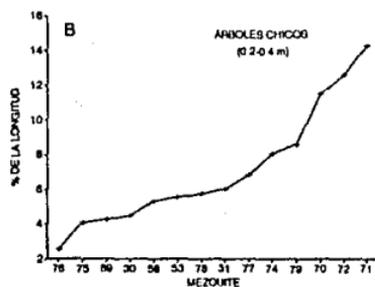
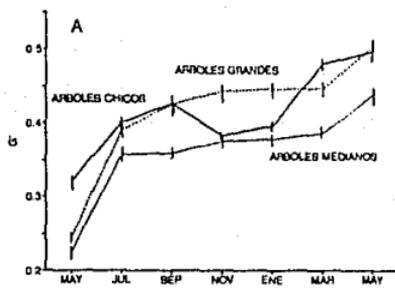


Fig. 6.4. (A), índices de Gini con barras que indican intervalos de confianza al 95%, y (B-D) porcentaje de la longitud acumulada de los brotes de cada mezquite en tres categorías de tamaño cuya distribución de longitudes de brotes y curvas de Lorenz se muestran en la Fig. 6.3. B individuos chicos; C brotes bajos y altos en individuos medianos; y D, brotes bajos, medianos y altos en mezquites grandes. Los datos en B-D corresponden a mayo de 1988.

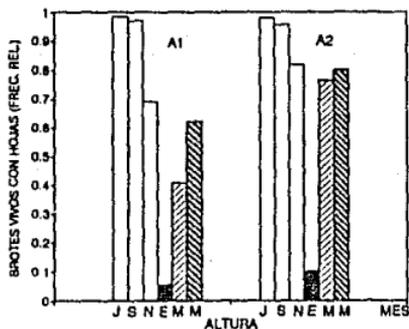


Fig. 6.5. Frecuencia relativa del número de brotes vivos con hojas de principios del verano a mediados de primavera en dos ámbitos de altura: A₁, ≤60 cm y A₂, >60cm. Los brotes de alturas superiores completan su refoliación antes que los brotes de alturas inferiores.

CAPITULO 7

DISCUSION FINAL

Gradiente hidrico y desarrollo de la vegetación	100
Dinámica de los arcos de vegetación	101
Crecimiento modular en <u>Prosopis glandulosa</u>	102

"En regiones muy secas conviene dar forma a los bancales elevando sus bordos y dando a su parte superior la forma de un cuenco." Seymour (1980, pág. 108).

Esta discusión se aborda a dos niveles: el de la comunidad y el de la especie. En el primer nivel, se discute a la especie como el registro en donde se refleja la dinámica de los mogotes y los peladeros, en tanto que en el segundo nivel se discute parte de la fisiología del agua del mezquite y sus interacciones interespecificas, incluyendo el efecto de la exclusión de especies asociadas.

Gradiente hidrico y desarrollo de la vegetación

Los datos acerca de las diferencias en humedad en el cuerpo de los arcos de vegetación son escasos (Boaler y Hodge 1964, Hemming 1965, Cornet et al. 1988, 1992). En estos trabajos se indica que se infiltra el agua estancada en el bordo al frente de los arcos, y que rara vez los escurrimientos laminares llegan hasta la parte trasera. Tomando ésto en consideración, es posible suponer que hay un gradiente de humedad bajo los arcos, que disminuye en dirección a la pendiente. Sin embargo, en el Capitulo 5 se concluye que el crecimiento de los brotes de mezquite fue similar en todo el cuerpo de los 3 mogotes, y mayor en los mogotes con respecto a los peladeros, y en el Capitulo 4 se indica que no hay diferencias en la cobertura de los mezquites grandes, pero si de los chicos, dentro de los mogotes. Si el crecimiento de los brotes o de los árboles responde a la disponibilidad de agua, esto indicaría que su cantidad es homogénea en horizontes más profundos de los mogotes y que su diferencia con los peladeros es discreta. Esto es, mis datos sugieren que, para los árboles grandes de mezquite, no hay un gradiente continuo de humedad bajo los arcos, pero que puede haber un gradiente superficial que afecta a los mezquites chicos o a otras leñosas y herbáceas con raíces más superficiales. Esto podría estar relacionado con las variaciones interanuales en la precipitación, pero las dimensiones de los mezquites presentes en los mogotes sugieren que la existencia de un gradiente hidrico profundo debe ser menos frecuente.

En los arcos estudiados por Tongway y Ludwig (1990) las especies están segregadas en bandas. Al frente se encuentra una sabana de Eragrostis eriopoda, luego otra de Monachater paradoxa y por último una banda arbolada de Acacia aneura; la profundidad a la que penetra el agua es escalonada y sigue también esa dirección: es menor en los suelos bajo E. eriopoda, mayor bajo los de M. paradoxa, y más profunda bajo los de A. aneura. Este escalonamiento también se observa en los arcos también segregados en bandas de pastos y leñosas descritos por Boaler y Hodge (1964), pero la profundidad del agua en arcos no segregados de la sabana de Chrysopogon tiende a ser similar en todo el cuerpo de los arcos. El escalonamiento puede entonces estar relacionado con

la presencia de plantas cuyas raíces alcanzan diferentes profundidades. Como en Mapimi los mogotes están constituidos por una comunidad no segregada de pastos y leñosas, el escalonamiento se observa solamente entre peladeros y mogotes, y no dentro de estos últimos. Esto sugiere que el agua que se infiltra en el frente de los arcos puede penetrar verticalmente, pero también fluir en el sentido de la pendiente, a través de los suelos modificados por iluviación de arcillas y lixiviación de cationes, ambos fenómenos consecuencia de la actividad radicular (White 1969, Boaler y Hodge 1964, Mabbutt y Fanning 1987, Tongway y Ludwig 1990). Ambos componentes de infiltración (vertical y horizontal) se pueden observar en las figuras publicadas por Cornet et al. (1992, pp. 336-337).

Dinámica de los arcos de vegetación

Las evidencias reportadas en la literatura para apoyar la hipótesis de migración de arcos son el resultado de inferencias basadas en la distribución actual de las plantas tanto en los arcos como en las zonas desnudas que los rodean. En esta tradición encajan los Capítulos 3 y 4 de esta tesis. En el primero se concluye que la distribución de los mezquites no proporciona evidencias de migración, mientras que en el segundo, la conclusión es opuesta. Un análisis de la literatura también refleja esta contradicción. Sin incluir los trabajos expuestos en esta tesis, pueden contarse cinco en contra de la hipótesis de migración de arcos (Ives 1946 y Clayton 1965 en ondas de desierto; Boaler y Hodge 1964, Mabbutt y Fanning 1987, White 1970 en arcos de vegetación) y ocho a favor de dicha hipótesis (Worral 1959, Boaler y Hodge 1964, Hemming 1965, White 1969, Tongway y Ludwig 1990, Cornet et al. 1988, 1992, y Montaña 1992). Boaler y Hodge discuten ambas alternativas. Los trabajos publicados por Cornet y colaboradores, y el estudio diacrónico de Montaña corresponden al mismo mogote en Mapimi, aunque este último autor apoya sus argumentos en el estudio sincrónico de 9 mogotes más.

El argumento más frecuente a favor de la hipótesis de migración de arcos es que en la parte trasera hay una mayor mortalidad de individuos leñosos adultos, esto es, de mayor diámetro basal (Boaler y Hodge 1964, Hemming 1965, White 1969, Tongway y Ludwig 1990, Cornet et al. 1988, 1992), pero esto podría alternativamente indicar que el arco se ha contraído como resultado del desarrollo de la vegetación, como se discute en el Capítulo 4; una contracción sin consecuencias para el resto del arco apoyaría la suposición de que la diferencia entre gradientes hidricos de mogotes y peladeros es discreta. También se ha argumentado que, aunque estables en el presente, los arcos pudieron haber migrado en el pasado (White 1969, Boaler y Hodge 1964), pero este argumento difícilmente se puede falsificar si no se documentan las etapas transicionales de este proceso, un trabajo que queda por realizarse.

Otro argumento a favor de la migración de arcos es el relacionado con la colonización de la zona desnuda al frente de los arcos. Montaña (1992), reporta que *Hilaria mutica* colonizó una franja de alrededor de 5 m al frente del mogote, pero que el

avance no estuvo aparejado con un retracción en la parte inferior sino hasta 6 años después de iniciado el estudio, lo que sugiere que el proceso de migración es altamente variable en el tiempo y en el espacio. Es entonces posible suponer que dentro de una localidad (por ejemplo, Cerro San Ignacio) pueden haber mogotes que migron (Montaña 1992) y mogotes que no migren (Capítulo 4). Sería muy importante analizar la distribución de los individuos de mayor diámetro en todo el mogote estudiado por Montaña, en donde debería observarse una distribución relacionada con el avance reportado. En el Capítulo 3 de esta tesis se reporta una mayor proporción de plántulas de Flourensia cernua y Prosopis glandulosa en la parte delantera de los mogotes que en la parte trasera, y una mayor proporción de adultos muertos de ambas especies en las zonas desnudas posteriores, lo que se sugiere es el resultado de un proceso de migración. Mauchamp (1992) sugiere que la colonización por Flourensia cernua también en San Ignacio se da solamente en la parte frontal de los mogotes, y que la presencia de una franja de Flourensia en su interior podría indicar que el proceso de colonización fue interrumpido por la ocupación temprana del frente por Hilaria mutica.

En términos generales, y con base en los resultados publicados hasta ahora, se sugiere que hay arcos de vegetación estables que pueden sufrir una contracción en el margen cuesta abajo como consecuencia del crecimiento vegetal, lo que explicaría el aspecto "mellado" (Tongway y Ludwig 1990) en esa posición. Es posible también que algunos arcos migren, y se ha sugerido que dicha migración puede depender del aporte de sedimentos acarreados por el flujo laminar del agua o por los vientos (Tongway y Ludwig 1990, Cornet et al. 1992). Si hay agua suficiente y depositación de sedimentos al frente del arco, entonces la modificación de las características superficiales y el aporte de semillas puede contribuir a la expansión de una zona de colonizadores, cuyo desarrollo desencadenaría el proceso de migración de los arcos. Si, por el contrario, la deposición de sedimentos es despreciable, los arcos serían estables. Esta hipótesis se puede probar provocando experimentalmente la acumulación de sedimentos en la parte delantera de los arcos y siguiendo la colonización a lo largo del tiempo, o investigando zonas perturbadas en donde se ha alterado la dinámica del flujo del agua y los sedimentos.

Crecimiento modular en Prosopis glandulosa

Por las razones mencionadas al inicio de esta discusión, las diferencias en el crecimiento y la sobrevivencia de los brotes no parecen estar asociadas a algún gradiente de humedad dentro de los tres mogotes estudiados. La extracción de formas de vida supuestamente debería mejorar el presupuesto hídrico de los mezquites, y con ello aumentaría el crecimiento de los brotes, pero el efecto fue opuesto: la mortalidad fue mayor. La explicación de esta paradoja está en que la apertura de claros por extracción de pastos permite la entrada de liebres y roedores a sitios previamente inaccesibles en las partes bajas de los árboles; por otro lado, la mortalidad en partes altas no fue

diferente en zonas excluidas y no excluidas. Esto no ha sido reportado previamente en estudios de exclusión en donde se demuestran interacciones entre especies o entre formas de vida, posiblemente porque la cobertura no es tan densa en las zonas estudiadas (Fonteyn y Mahall 1978, Eissenstat y Caldwell 1988, Cornejo-Oviedo et al. 1992, Briones 1992). Sin embargo, la importancia de plantas de Ambrosia como refugio para la sobrevivencia de plántulas de Cercidium microphyllum ha sido demostrada por McAuliffe (1986), un resultado análogo al obtenido en brotes del mezquite que se encuentran al alcance de las liebres y roedores.

Es también notable la gran variabilidad en el crecimiento y la mortalidad de los brotes de mezquite que no puede ser explicada por los factores tomados en cuenta en los diseños experimentales. Esta variabilidad, sin embargo, es parecida a la reportada en otros estudios de demografía modular en leñosas (Jones y Harper 1987 a, b). Parte de esta variabilidad puede atribuirse a la fenología del mezquite (Capítulo 5): en los brotes altos predominan los latentes (que no producen rebrotes) y son más frecuentes los que producen partes reproductivas, en tanto que en los brotes bajos es en donde hay mayor crecimiento por rebrotes, y el rompimiento de la latencia posiblemente está asociado a causas intrínsecas, de tipo hormonal, o puede ser provocado por herbivoría (esto es, por el corte de una sección del brote). Otra parte de la variabilidad residual está relacionada con las diferentes alturas de los brotes en los árboles, la altura de los árboles, y con la posición que éstos ocupan, ya sea dentro de mogotes o en los peladeros, como lo sugieren las diferencias en los potenciales hídricos (Capítulo 6). En esta especie, que muy probablemente posee un sistema de conducción sectorial, las diferencias en el potencial hídrico de los brotes con respecto a su altura son mayores hasta casi en dos órdenes de magnitud a la resistencia debida al potencial gravitatorio (0.01 MPa, Zimmermann 1978), lo que podría deberse al efecto del potencial de fricción y a la presencia de constricciones entre la unión de las partes vegetales (Sprugel et al. 1991). Por último, encontré que aún en brotes de alturas similares hay diferencias importantes en el crecimiento, lo que puede estar relacionado con la jerarquía entre brotes y/o con la disponibilidad heterogénea del agua para diferentes ramas como consecuencia del sistema de conducción sectorial. La variabilidad residual en los modelos de sobrevivencia y cambio puede entonces atribuirse a diferentes fuentes de variación, unas intrínsecas y otras extrínsecas (en donde debe incluirse el diseño experimental), lo que implica que, aunque puede haber una asociación entre factores experimentales y la respuesta de los módulos, habrá un componente de la varianza que difícilmente podrá ser explicado aún con modelos estadísticos relativamente complejos.

APENDICE

Mezquites melíferos sin néctar

Resumen	106
Introducción	107
Materiales y métodos.....	109
Resultados	114
Discusión	119
Reconocimientos	126
Literatura citada	127

Nectarless honey-mesquites

Jorge López-Portillo *, Luis E. Eguiarte[†] and Carlos Montaña *

* Instituto de Ecología, A.C., Apdo. Postal 63, 91000 Xalapa, Veracruz, México and [†] Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-275, 04510 México, D.F. México.

[†]Present Address: Department of Botany and Plant Sciences, University of California, Riverside, CA 92521, U.S.A.

Running headline: Nectar dimorphism in honey mesquites

Functional Ecology (en prensa)

Abstract. We present a case of intrapopulational dimorphism in nectar production (nectarless/nectar producers) in the honey mesquite, Prosopis glandulosa var. torreyana (Benson) M.C. Johnston (Leguminosae, Mimosoidae), and use this dimorphism as a natural experiment to explore the effects of nectar production on pollinator numbers and on pod production. In our study sites, roughly half the honey mesquites produce no nectar. Controlled pollinations indicate that there were no significant differences between morphs in pod production per raceme and compatibilities, and that fruit set is significantly higher in open, cross-pollinated inflorescences. There is a high abortion rate in both naturally- and hand-pollinated inflorescences, regardless of nectar presence. The total daily numbers of the more abundant insect pollinators, Apis mellifera L. and Melissodes tristis Cockerell, were the same when trees with and without nectar were aggregated, but were much higher in nectar producers when trees were in isolation. The number of pollinator species was also higher in nectar-producing trees. However, although the number of pods per raceme were apparently higher in isolated, nectar-producing trees, the differences between morphs could not be shown to be significant. This result could be due to high costs of nectar in the plants that produce it, resource limitation, and/or because flowers need only one or few pollinator visits to set fruit. We hypothesize that nectar dimorphism in the honey mesquite is a case of automimicry.

Key-words: Apis mellifera; automimicry; bees; insect pollination; Melissodes tristis; Prosopis glandulosa.

Introduction

Intraspecific variation in nectar production is widespread in angiosperms (Feinsinger 1978, 1983, Pleasants & Zimmerman 1979, Herrera & Soriguer 1983, Pleasants & Chaplin 1983, Waser 1983, Equiarte & Búrquez 1987, Zimmerman 1988, Búrquez 1988, Real & Rathcke 1988, Gilbert, Haines & Dickson 1991). Nectar production can be costly (Pleasants & Chaplin 1983, Southwick 1984), and these expenses could be diverted from reproduction and/or future growth (Pyke 1991). Given these costs, the widespread presence of floral nectar has been interpreted as an adaptation to attract pollinators (Waser 1983). Nectar variation can influence the frequency and duration of visits by nectar foragers, which may in turn affect outcrossing and reproductive success (Feinsinger 1978, Waddington 1981, Pleasants 1983, Ott, Real & Silverfine 1985, Soberón & Martínez del Río 1985, Gilbert, Haines & Dickson 1991).

Despite the fact that only few studies have been done and that patterns are not very clear (Zimmerman 1988), increased nectar production appears to generally raise visitation rate and/or residence time, and thus increase pollen removal (a component of male fitness) and pollen dispersal. For example, using natural variation in an Asclepias quadrifolia population, Pleasants & Chaplin (1983) demonstrated that nectar production was significantly correlated with pollinia removal, but not with pollinia insertion nor pod production. The male flowers of the dioecious herb Rubus chamaemorus produce more nectar than female

flowers, and this results in as many as nine times more visits by bumblebees (Ågren, Elmqvist & Tunlid 1986). However, Pyke, Day & Wale (1988) found no differences in pollen removal when they artificially increased the quantity of nectar in Blandfordia nobilis flowers, but they attributed this result to the behaviour of non-native honeybees, which could have interfered with that of native honeyeaters. On the other hand, higher nectar production can increase pollen deposition (a component of female fitness), as shown by Galen & Plowright (1985), who found that bumblebees visited significantly more Epilobium angustifolium flowers in inflorescences with artificially increased nectar, and that these flowers received more pollen grains.

We present here a case of intrapopulational dimorphism in nectar production (nectarless/nectar producing plants) and use this dimorphism as a natural experiment to explore the effects of nectar presence on pollinator numbers and on pod production. The extent to which nectar dimorphism is found in the honey mesquite has no previous antecedent in the literature on plants with hermaphroditic flowers.

Materials and methods

The plant

Prosopis glandulosa var. torreyana is a morphologically-variable shrub or tree that occurs in scrub habitats and along water ways throughout Northern Mexico and Southwestern United States (Burkart & Simpson 1977, Rzedowski 1988). As in other Prosopis species, flowering is predictable and determinate (Simpson, Neff & Moldenke 1977). In the Chihuahuan Desert, the flowering period of P. glandulosa var. torreyana begins towards the end of refoliation and takes approximately six weeks, from the beginning of March until mid April (López-Portillo, unpublished data). Pod development begins approximately in the last week of March and ends eight weeks later. Flowers are apparently protogynous since styles emerge first. As in other Prosopis species, flower morphology does not pose any obstacle to invertebrate floral feeders, and thus pollen and nectar can be easily harvested (Simpson, Neff & Moldenke 1977). Pollen and nectar are present simultaneously in a given ("fresh") flower for a period of two days and there is a six-day period between the emergence of styles and flower senescence (López-Portillo & Eguiarte, pers. obs.). Since some of the flowers mature sequentially in most inflorescences, the number of days for which an inflorescence has receptive styles and nectar may be longer than six days. Flowers can receive pollen from other inflorescences or from mature flowers of the same inflorescence, depending on the foraging movements of the pollinators (López-Portillo & Eguiarte, pers.

obs.).

Study site

We studied *P. glandulosa* var. *torreyana* at the Mapimí Biosphere Reserve (Chihuahuan Desert, 26°N 104°W, 1100 m altitude, 271 mm yearly average rainfall, 21°C mean annual temperature). We selected seven scrubland sites having *P. glandulosa* as the dominant plant in a 5 km radius of a typical bajada (see Montaña 1991). Two sites were surrounding water catchment sites (locally called presones), and the rest were inside vegetation arcs (cf. Montaña, López-Portillo & Mauchamp 1990, Cornet et al. 1992). We conducted observations and experiments from March 22 to 30, 1989, and from April 10 to 16, 1990.

Inflorescence and flower morphology

To estimate the average number of flowers per inflorescence, the lengths of 25 randomly selected inflorescences were measured and the individual flowers per inflorescence were counted. To investigate if there was a relation between nectar production and flower or inflorescence appearance, the following characteristics were also annotated for 78 plants: colour of floral buds; relative stamen to stigma length, anther surface appearance, and colour of flowers; predominant inflorescence position along the branches and sequence of flower opening within an inflorescence; and presence or absence of nectar.

Nectar

Qualitative aspects of nectar production. To assess the proportion of nectar producers and nectarless plants, we studied a total of 164 plants in 1989 (corresponding to 4 sites) and 49 (corresponding to 2 sites) in 1990. Nectar presence or absence was determined by probing a 2 μ l micro-pipette (Drummond Sci. Co., Broomall, Pa.) into ten (or fewer if ten were not available) fresh flowers in two inflorescences belonging to opposite branches in each tree from 07:30 to 09:30 in 1989. In 1990, inflorescences were bagged at 8:00 and nectar probing was begun at 18:00-19:00 h, since in this time of the year nectar production began later in the day and the activity of insects could influence its detection.

Quantitative aspects of nectar production per flower. To compare differences between trees, we obtained the nectar volume by measuring the nectar length in 2 μ l micro-pipettes after probing the flowers from each inflorescence; nectar concentration was obtained with an American Optical 10431 temperature-compensated hand refractometer. The nectar volume and concentration present in the flowers was measured in March 1989 in unbagged inflorescences from 100 plants in one site (Presón de los Tanques, 50 plants per day) from 07:30 to 10:00 h. In each individual the average nectar per flower was measured on a sample of nectar pooled from up to 10 fresh flowers from two inflorescences belonging to opposite branches. In April 1990, for reasons stated above, 20 plants were bagged in the morning in vegetation arc 4 and their nectar quantity was measured in the

afternoon; this was also done for 29 trees at Presón de los Padres on the following day. Thus there were 100 individuals sampled in 1989 and 49 in 1990.

Quantitative aspects of nectar production patterns. In March 1989, 20 inflorescences distributed on 12 individuals were bagged at 06:00 and the average accumulated nectar quantity and concentration per flower was obtained on a sample of up to ten flowers per two inflorescences every hour from 07:50 to 18:50. In 1990 in two different sites and days, a total of 71 and 61 inflorescences distributed in six and four trees respectively were bagged at 08:00 h and the average nectar quantity and concentration per flower measured sequentially on a sample of up to 10 flowers and in two inflorescences per individual at intervals of 90 to 120 minutes from approximately 10:00 to 20:00 h. Different inflorescences were used for every determination.

Experimental pollinations

Seven pairs of isolated trees (nectar producers and nectarles morphs) were selected in March 1989. Each tree was considered as a block in which five treatments were applied: a) cross-pollinated and bagged, b) cross-pollinated and unbagged (to allow the visits of insect pollinators), c) control (no manipulation or bagging, thus only naturally pollinated), d) self-pollinated and bagged, and e) self-pollinated and unbagged (to allow visits of pollinators). A total of 25 fresh inflorescences per tree were used, five per treatment. Cross-pollination treatments in the seven trees of each morph included three pollen-donors of the

same morph and four of the other. The treatments were repeated on the same inflorescences on two consecutive days; five days later the inflorescences were unreceptive, bags were removed and developing pods counted.

Floral visitors

Pollinator numbers and species. On three consecutive days (March 23-25, 1989) we made hourly sequential observations on 120 branches from 7:00 to 19:00 h. At each branch (length observed, 60 cm) we made an instantaneous count of the number and species of insect visitors. To investigate the effect of clumping of different trees on pollinator numbers, we marked sixty branches on 6 isolated trees (10 branches per individual) and 60 branches on 11 trees with overlapping canopies within a dense Prosopis clump. Sixty-eight branches belonged to non-nectar producers and the rest to plants with nectar. We counted the total number of fresh and old inflorescences at the end of the observations. A log-linear model using GLM's (McCullagh & Nelder 1983) was used to analyze the relation between the numbers of the more frequent species of bees and the following factors: days (hourly data was pooled per day due to low bee counts), nectar (presence or absence), tree distribution (aggregated or in isolation), and kind of bee (A. mellifera, and M. tristis females and males).

Foraging behaviour. On 25 March 1989, at the same time as the instantaneous counts, we annotated whether bees were collecting pollen or nectar, but only when these activities could be clearly determined.

Inflorescence numbers and pod production

The number of fresh and total (immature, fresh and old) inflorescences were counted on the 120 marked branches where visitors were registered. Counts were made along lengths of 60 cm, starting from the tip of the branch. Two months later, the number of pods from 111 of the 120 marked branches were counted (the nine missing branches lost their marks).

Results

Flower and inflorescence morphology

The average number of flowers per inflorescence was 133 ± 5 (S.E.) mm, and the average length was 40.3 ± 1.4 mm. The most frequent types of inflorescence development were simultaneous and from bottom to top (33 and 32 of 78 trees), and the ratio of stamen to stigma length was higher in inflorescences that matured simultaneously (23 of 78 trees, $\chi^2=11.1$, 4 d.f., $P < 0.025$). However, we found no statistical association between nectar production, and flower and inflorescence characteristics (Chi-squared tests, $P > 0.05$).

Nectar

Qualitative aspects of nectar production. We found a clear dimorphism in nectar production at all sampled sites, and the overall percentage of plants with nectar was 46% against 54% of nectarless plants (Table 1). Nectar presence or absence was found to be constant within different branches in a given plant at all

localities. Within sites, nectar producers and non-producers are mixed, and soil conditions appear to be homogeneous.

Quantitative aspects of nectar production. The number of nectarless individuals and of nectar producers in relation to average nectar volume per flower classes is presented in Fig. 1. Figs 1a-b show nectar volume in the morning (07:30-10:00) in similar sites at Presón de los Tanques on two different days in March 1989 where nectar volume was found to be significantly different ($\bar{t}=5.3$, $n=45$, $P<0.0001$); Fig. 1c shows the volume of nectar accumulated during the day in bagged inflorescences at two sites in April 1990 (vegetation arc 5 and Presón de los Padres). These two sites were pooled since they did not show significant differences in their average nectar volumes ($\bar{t}=1.97$, $n=22$, $P=0.06$). Nectar volumes lower than $0.02 \mu\text{l}$ per flower were found only in one individual (Fig. 1c).

Quantitative nectar production patterns. In nectar-producing trees, nectar accumulation curves presented high variability between sampling years (Figs 2 a vs. 2 b-c), between sites in the same year (Figs 2 b-c) and among individuals in a given site (Figs 2 b and c). In March 1989 (Fig. 2a), nectar was first detected at 07:50, while in April 1990 detectable nectar was first found as late as 10:00. Nectar concentration was less variable, as its coefficient of variation (corrected for bias, Sokal and Rohlf 1981) was significantly lower than the coefficient of variation of nectar volume in the three sampled localities ($\bar{t}>5$ in all cases, $P<0.001$). Nectar concentrations were significantly higher in the sites sampled in 1989 than in

the sites sampled on the next year ($P < 0.001$, average 0.56 against 0.47 mg of sucrose equivalents per μl , nectar concentration per volume [ncv], cf. Búrquez, 1988) .

Controlled pollinations

We found no differences in fruit production among trees or among nectar producing/nectarless plants, even considering pollinations between and within these morphs. Consequently, data from nectar and nectarless trees were pooled for further analyses. A high flower abortion rate is present in all treatments. The differences between treatments in pod production are significant (log-linear model, $\chi^2 = 33.4$, $P < 0.001$), and the number of pods per inflorescence tends to increase when outcrossing and quantity of pollen are higher (Fig. 3). Non-parametric multiple comparisons (Zar 1984) indicate that the cross-pollinated/open treatment (E, Fig. 3) accounts for the differences found (0.23% of the flowers produce pods; we used the average number of flowers per inflorescence to estimate this number), and that the other treatments do not differ among themselves. There is a low proportion of self-compatibility in the species, as 0.01-0.02% of the selfed flowers produced pods (A, Fig. 3).

Floral Visitors

Species assemblages. Table 2 shows a list of the bees which were registered as visiting *P. glandulosa* inflorescences in both years (all of them were captured with a glass jar when standing on the inflorescences). There were more bee species on plants with

nectar (29 species vs. 5 in non-producers). The species assemblage varied between years, and is possibly related to the effect of flowering phenology on nectar availability. In March 1989, during the flowering peak, Apis mellifera, Melissodes tristis and Colletes spp were common, while in April 1990 the most frequent bees were Megachile spp, Colletes spp and Ashmeadiella spp.

Factors affecting pollinator numbers. Table 3 shows the factors and interactions which significantly affect bee counts. To estimate the daily average number of bees, days are considered as replicates since no significant differences were found between them ($P > 0.05$). Average numbers of bees are significantly higher in isolated, nectar-producing trees, but if nectar and nectarless trees have overlapping branches the bee counts are similar (Fig. 4); finally, nectarless trees in isolation have the lowest bee counts. These differences account for the significant interaction between nectar presence and tree distribution. The interaction between nectar presence and bee species (Table 3) is due to the fact that Melissodes tristis males had the lowest counts in plants without nectar (Fig. 4c).

Foraging behaviour. Although figures are low due to the sampling limitations in instantaneous counts, field observations on the foraging behaviour of bees made on 25 March 1989 indicate that both A. mellifera and M. tristis females collect pollen and nectar, while M. tristis males collect only nectar. We registered 10 A. mellifera taking nectar and 3 collecting pollen (2

inserting their proboscides into the corolla of flowers belonging to trees without nectar); two *M. tristis* females took nectar and four collected pollen; and five *M. tristis* males took nectar (one in a nectarless tree; none were seen collecting pollen).

Inflorescence and pod production

Data on the number of fresh and total inflorescences, fruits, and fruits per inflorescence were cross-classified according to the presence or absence of nectar, and according to the position of a the branches in a patch or in isolation. Kruskal-Wallis T tests (Conover 1980) for each individual variable in these groups indicate there are significant differences in the number of fresh and total inflorescences and in the total number of pods, but no significant differences could be detected in the number of pods per inflorescence (T values, Table 4) and thus clumped or isolated nectar and nectarless trees appear to present similar fecundities as measured by efficiency in the production of pods per inflorescence (fruit set).

Non-parametric multiple comparisons between groups (Conover 1980) indicate that the differences found are due to nectarless trees in isolation. This cannot be separated from the positive correlations between inflorescence or pod number and height and cover of trees ($P < 0.005$), and thus may be a consequence of sampling bias. In isolation, selected nectar producers were bigger than non-producers, but nectarless trees of similar dimensions were found when exploring for nectar producers and nectarless plants (cf. Table 1; López-Portillo, unpublished

data).

Discussion

Reports on the lack of accumulated nectar in bagged flowers or inflorescences in different conspecifics are scant. Feinsinger (1983) reports that 15 out of the 215 Heliconia psittacorum flowers he measured produced no nectar. Only one out of 29 Kalmia latifolia individuals did not produce any detectable nectar over a 10-day period, but all the groups of sampled flowers per individual show at least one day without detectable nectar (Real & Rathcke 1988). Finally, Gilbert, Haines & Dickson (1991) report that although all sampled plants of Cerithe major produced nectar, 75% of them can be considered as low producers when taking into account total production of nectar over the day. Given these reports, honey mesquite is the species with by far the highest proportion of non-nectar producing plants.

The values of nectar quantity and concentration of P. glandulosa var. torreyana are characteristic of bee-pollinated plants (Wyatt 1983, Cruden, Hermann-Parker & Peterson 1983), and are similar to other Prosopis species (Simpson, Neff & Moldenke 1977). In correspondence to nectar characteristics, the flowers of P. glandulosa are mainly visited by bees. The insect species that visited the flowers of P. glandulosa were not the same between years and the most conspicuous difference was the abundance of A. mellifera and M. tristis in March 1989 at the flowering peak and their low numbers in April 1990, when flowering was near the end. Related observations on temporal

changes in species assemblages were made by Simpson, Neff & Moldenke (1977) on other Prosopis species at Silver Bell, Arizona and Andalgala, Argentina, and they attributed this temporal segregation as a means to reduce competition between interspecific pollinators.

We have evidence that A. mellifera and M. tristis females search for pollen in both morphs; also, that they (and M. tristis males) search for nectar. A. mellifera and M. tristis females and males can be considered as medium-sized bees (total body length 13, 12 and 10 mm, respectively). Simpson, Neff & Moldenke (1977) consider large and medium-sized bees visiting inflorescences of other species of Prosopis as "cream skimmers", i.e. "individuals [that] quickly examine many inflorescences and reject those not heavily laden with pollen and nectar. When a 'suitable' inflorescence is encountered, the bees move over it quickly, harvesting only the most accessible pollen and nectar".

Our results show that flower visitor abundance was higher in nectar-producing trees only when these were isolated; if trees were aggregated, no differences were found between nectar and nectarless plants. Although we could not register the foraging behaviour of each bee, these results suggest that bees may discriminate between nectar producers and non-producers only when plants are isolated. In aggregated trees, the probability of "making a mistake" (i.e., searching for nectar in nectarless inflorescences) is higher and cross-pollination between morphs can take place. There were relatively lower counts of M. tristis males in nectarless plants when compared to females of their own

species or to honeybees. This suggests that the discrimination ability in males is higher, and is probably related to the fact that males consume only nectar (L. Godinez, pers. comm.).

Pollen transfer between morphs could be increased if bees search only for pollen as a reward. Perhaps pollen in honey mesquite is not a limiting resource, since, contrary to nectar, it is generously produced by both morphs (although we did not measure the quantity of pollen produced, Simpson, Neff & Moldenke (1977) calculated that the total diurnal pollen production for one inflorescence in Prosopis velutina was about 6-9 mg). If bees take pollen and nectar simultaneously, then nectar-producing plants could be favoured over nectarless plants, but probably not until bees learn to distinguish between them by trial and error. There are 160 species of solitary bees found in association with Prosopis throughout the American southwest, and some of them are oligoleges or flying only when honey mesquites are the only plants in flower (Simpson, Neff & Moldenke, 1977). The fact that so many species visit Prosopis flowers opens the possibility for many strategies of learning and a continual source of pollination by mistake if "naive" bees are searching for neotar. The number of pollinators in non-nectar, isolated trees, however, will always be comparatively low.

The number of pollinator visits to a plant has been considered a measure of its fitness, since more visits could increase the number of seeds produced (Soberón & Martínez del Río, 1985), and this is what we found in the cross-pollinated,

open inflorescences of our controlled pollination experiments. Nevertheless, two different sets of observations, the controls of the pollination treatments (C in Fig. 3) and the observations concerning pod production per inflorescence, do not show that nectar-producing trees produce more seeds per inflorescence than nectarless trees. We thus could not demonstrate a direct relationship between pollinator numbers and fruit set. A possible explanation of this outcome may be related to a high variability in pod production between inflorescences of the same morph, a consequence of high abortion rates. These are indirect evidences that *P. glandulosa* is resource-limited (Simpson, Neff & Moldenke 1977) and thus more visits would not necessarily imply higher seed production (Bierzychudek 1981).

Possibly fruit set is not the best measure of plant fitness, as nectar-producing individuals may be gaining in other fitness components. Fruit set is part of female fitness. Other important components of female fitness are related to the "quality" of the progeny, measured as their germination rate, survivorship and fecundity. These differences in fitness could be generated if nectar-producing plants are obtaining pollen of "higher" (more diverse) quality than the nectarless plants by receiving more and longer visits from pollinators. In relation to male-fitness components, it is also possible that nectar-producing plants in isolation disperse their pollen to more trees and may then leave more progeny than non-producers, and their proportions would tend to increase in time. If this were true, great differences between sites in the proportions of nectar and nectarless trees would be

found. However, our data from different localities indicate that the frequencies of nectar producers and nectarless trees are relatively constant.

There is also the possibility of sexual selection through selective abortion (Stephenson & Bertin 1983), and the fact that the more genetically-diverse pollinations in our crossing experiments produced more pods may be evidence of such selection, which could be enhanced if physiological limitations (e.g. water availability) are less restrictive.

An explanation complementary to the physiological limits in number of pods produced per inflorescence is that mesquite flowers need few visits to set pods. If this is so, then nectar dimorphism could be considered as a case of conspecific mimicry or automimicry (Little 1983), in which the nectarless plants are benefited by nectar-searching pollinators, without spending on nectar-production. Models of this type of mimicry have been proposed by Bell (1986) and Cordero & Soberón (unpubl. mans.). A possible argument against automimicry may be that the models and mimics are in similar frequencies, contrary to the expected low frequencies of the mimics (Brown & Kodric-Brown 1979). However, expected frequencies should depend on pollinator behaviour (Bell 1986), on the cost of nectar production (Cordero & Soberón, unpubl. mans.), or, as we have found, on the degree of association between trees, and thus the proportion of nectarless plants or at least of low-nectar producers, can be quite high (Gilbert, Haines & Dickson 1991).

Taking the number of characteristics in common between both plant morphs we found further suggestions that nectar dimorphism in honey mesquites is a case of conspecific mimicry (Little 1983, page 301): both share the same basic ecological conditions (they are sympatric and have overlapping flowering phenologies); the floral mimic does not produce nectar, but needs pollinators to set fruit; at least two pollinators were constant to both morphs, and since bees make "mistakes" when looking for nectar (especially when trees are clumped), non-nectar producers can be pollinated in the same flight as nectar producers; finally, there are no consistent differences between the model and the mimic in flower or inflorescence morphology. There is a number of points to be assessed if we consider the conditions given by Little (1983) (e.g. similar floral spectral patterns and odors), and others must be examined in depth (e.g. measurement of pollination rates and foraging times of different species of pollinators in both morphs) but those mentioned above suggest that conspecific mimicry would be the most parsimonious explanation of nectar dimorphism in the honey mesquite.

Despite the enormous literature on nectar production as an adaptation (see partial review in Waser 1983, and Cruden, Hermann-Parker & Peterson 1983), there are few examples that clearly demonstrate the adaptive value of nectar production, and this could be considered as an argument to support floral mimicries in general. As we have shown here, even if a good natural system for studying it is available, the results can be more complex than previously suspected, as the advantages could

depend on the general climatic cycles (e.g. rainy vs. dry periods) which are quite variable in desert environments, on the distribution pattern of plants, on the behaviour and succession of pollinators, and on their use of pollen and nectar as rewards.

We can summarize the main results of our study as follows:

- (1) Mesquite populations in Mapimi are dimorphic in nectar production, and morphs are present in similar proportions. Although there are high levels of variability in nectar production rates, nectar is present in all inflorescences of nectar producers.
- (2) There is high variability in flower and inflorescence characteristics, but it is not associated with nectar production.
- (3) Bees seem to discriminate between nectar producers and non-producers only when plants are in isolation, and possibly after trial and error, thus opening the possibility of pollination by mistake.
- (4) Nectar and nectarless trees present no significant differences in compatibility or fecundity, and the two morphs are intercompatible.
- (5) The differences between nectar-producers and nectarless plants in fruit set, measured as pods per inflorescence, could not be shown to be significantly different, although isolated nectar producers tend to have relatively higher proportions when compared to isolated non-producers and aggregated plants.

Probably the high proportion of non-nectar producers can be explained by the characteristic distribution of honey mesquites, which are, like other species of Prosopis, typically phreatophytic and therefore tend to aggregate near water sources (Simpson & Solbrig 1977, MacMahon & Schimpf 1981). Work in

populations of P. glandulosa var. torreyana or other species of this genus for longer periods and along their distributional range could provide important information on this point.

Acknowledgments

We thank E. Ezcurra, S. Bullock, A. Búrquez, C. Cordero, J. Larson, C. Martínez del Río, J. S. Núñez, R. Dirzo, C. Dominguez and an anonymous reviewer for important comments on the different versions of this manuscript. C.D. Michener, W. LaBerge, G.C. Eickwort and J.M. Labougle kindly identified the bees we collected. Finally, we thank L. Godínez, for sharing his knowledge of bee natural history with us.

References

- Agren, J., Elmqvist, T. & Tunlid, A. (1986) Pollination by deceit, floral sex ratios and seed set in dioecious Rubus chamaemorus L. Oecologia (Berlin), 70, 332-338.
- Bell, G. (1986) The evolution of empty flowers. Journal of Theoretical Biology, 118, 253-258.
- Bierzychudek, B. (1981) Pollinator limitation of plant reproductive effort. American Naturalist, 117, 838-840.
- Brown, J. H. & Kodric-Brown, A. (1979) Convergence, competition and mimicry in a temperate community of hummingbird-pollinated plants. Ecology, 60, 1022-1035.
- Bürquez, A. (1988) Studies on nectar secretion. Ph.D. Thesis, University of Cambridge, Cambridge, England.
- Burkart, A. & Simpson, B.B. (1977) The genus Prosopis and annotated key to the species of the world. In Mesquite. Its biology in two desert scrub ecosystems. (ed. B.B. Simpson). Appendix, pp:201-215. Dowden, Hutchinson & Ross. Stroudsburg, Pennsylvania.
- Conover, W.J. (1980) Practical nonparametric statistics. 2nd. ed. Wiley, New York, New York, U.S.A.

- Cornet, A.F., Montaña, C., Delhoume, J.P. & López-Portillo, J. (1992) Water flows and the dynamics of desert vegetation stripes. In: Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity. (eds. A.J. Hansen & F. DiCasta). Ecological Studies 92, Springer Verlag, Germany.
- Cruden, R.W., Hermann-Parker, S.M. & S. Peterson, S. (1983) Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In Biology of nectaries (eds. T.S. Elias & B.A. Bentley), pp. 80-122. Columbia University Press, New York, U.S.A.
- Eguiarte, L. & Búrquez, A. (1987) Reproductive ecology of Manfreda brachystachya, an iteroparous species of Agavaceae. Southwestern Naturalist, 32, 169-178.
- Feinsinger, P. (1978) Ecological interactions between plants and hummingbirds in a successional tropical community. Ecological Monographs, 48, 269-287.
- Feinsinger, P. (1983) Variable nectar secretion in Heliconia species pollinated by hermit hummingbirds. Biotropica, 15, 48-52.
- Galen, C. & Plowright, R.C. (1985) The effects of nectar level and flower development on pollen carry-over in inflorescences of fireweed (Epibolium angustifolium) (Onagraceae). Canadian Journal of Botany, 63, 488-491.
- Gilbert, F.F., Haines, N. & Dickson, K. (1991) Empty flowers. Functional Ecology, 5, 29-39.

- Herrera, C.M. & Soriguer, R.C. (1983) Inter- and intra-floral heterogeneity of nectar production in Helleborus foetidus L. (Ranunculaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 86, 253-260.
- Little, J.R. (1983) A review of floral food deception mimics with comments on floral mutualism. In Handbook of Experimental Pollination Biology. (eds. C.E. Jones & R.J. Little), pp. 294-309. Scientific & Academic Editions, Van Nostrand Reinhold. New York.
- MacMahon, J.A. & Schimpf, D.J. (1981) Water as a factor in the biology of the North American desert plants. In Water in desert ecosystems (eds. D.D. Evans & J.L. Thames). IBP. Dowden, Hutchinson & Ross Inc. Stroudsburg.
- McCullagh, P. & J. A. Nelder, J.A. (1983) Generalized Linear Models. Chapman and Hall, London, England.
- Montaña, C. (1991) A floristic-structural gradient related to landforms in the Southern Chihuahuan Desert. Journal of Vegetation Science, 1, 669-674.
- Montaña, C., López-Portillo, J. & 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.

- Ott, J.R., Real, L. & Silverfine, E. (1985) The effect of nectar variance on bumblebee patterns of movement and potential gene dispersal. Oikos, 45, 333-340.
- Pleasants, J.M. (1983) Nectar production patterns in Ipomopsis aggregata (Polemoniaceae). American Journal of Botany, 70, 1468-1475.
- Pleasants, J.M. & Chaplin, S.J. (1983) Nectar production rates of Asclepias quadrifolia: causes and consequences of individual variation. Oecologia (Berlin), 59, 232-238.
- Pleasants, J.M. & Zimmerman, M. (1979) Patchiness in the dispersion of nectar resources: evidence for hot and cold spots. Oecologia, 41, 283-288.
- Pyke, G. H. (1991) What does it cost a plant to produce floral nectar?. Nature, 350, 58-59.
- Pyke, G. H., Day, L.P. & Wale, K.A. (1988) Pollination ecology of Christmas Bells (Blandfordia nobilis Sm.): Effects of adding nectar on pollen removal and seed set. Australian Journal of Ecology, 13, 279-284.
- Real, L. & Rathcke, B.J. (1988) Patterns of individual variability in floral resources. Ecology, 69, 728-735.
- Rzedowski, J. (1988) Análisis de la distribución geográfica del complejo Prosopis (Leguminosae, Mimosoideae) en Norteamérica. Acta Botanica Mexicana 3:7-19.

- Simpson, B.B., Neff, J.L. & Moldenke, A.R. (1977) Prosopis flowers as a resource. In Mesquite. Its biology in two desert scrub ecosystems. (ed. B.B. Simpson). pp. 84-107. Dowden, Hutchinson & Ross. Stroudsburg, Pennsylvania.
- Simpson, B.B. & Solbrig, O.T. (1977) Introduction. In Mesquite. Its biology in two desert scrub ecosystems. (ed. B.B. Simpson). pp. 1-25. Dowden, Hutchinson & Ross. Stroudsburg, Pennsylvania.
- Soberón, J. & Martínez del Río, C. (1985) Cheating and taking advantage in mutualistic associations. In The Biology of Mutualism: Ecology and Evolution. (ed. D. H. Boucher). pp. 192-215. Croom Helm, London.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F. J. (1981) Biometry. 2nd. ed. W. H. Freeman, New York.
- Southwick, E.E. (1984) Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. Ecology, 65, 1775-1779.
- Stephenson, A.G. & Bertin, R.I. (1983) Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In Pollination Biology. (ed. L. Real), pp. 109-149. Academic Press, Orlando, Florida.
- Waser, N.M. (1983) The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In Pollination Biology. (ed. L. Real), pp. 241-285. Academic Press, Orlando, Florida.

- Waddington, K.D. (1981) Factors influencing pollen flow in
bumblebee-pollinated Delphinium virescens. Oikos, 37, 153-
159.
- Wyatt, R. (1983) Pollinator-plant interactions and the evolution
of breeding systems. In Pollination Biology. (ed. L. Real),
pp. 51-95. Academic Press, Orlando, Florida.
- Zar, J.H. (1984) Biostatistical Analysis. 2nd. edition. Prentice
Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zimmerman, M. (1988) Nectar production, flowering phenology, and
strategies for pollination. In Plant Reproductive Ecology.
(eds. J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust). pp. 157-178.
Oxford University Press, Oxford.

Table 1. Number of Prosopis glandulosa trees with or without nectar in seven different scrubland localities in Mapimi, Chihuahuan desert.

Locality	Year	Number of plants		
		With nectar	Without nectar	Total
Presón de los Tanques 1	1989	21	29	50
Presón de los Tanques 2	1989	24	26	50
Vegetation arc 1	1989	14	16	30
Vegetation arc 2	1989	8	7	15
Vegetation arc 3	1989	8	11	19
Vegetation arc 4	1990	13	16	29
Presón de los Padres	1990	9	11	20
Total		97	116	213
Percent of total		46	54	100

Table 2. Bee families and species visiting the inflorescences of Prosopis glandulosa in the study sites during the field seasons of March 1989 (a) and April 1990 (b). All species were collected on plants with nectar; a plus sign indicates specimens collected also on plants without nectar. Collection of specimens is not exhaustive.

Apidae

+Apis mellifera L. (a, b)

Colletidae

Hylaeus sp (b)

Colletes sp 1 (a)

Colletes sp 2 (a)

+Colletes sp 3 (a, b)

+Colletes sp 4 (b)

Halictidae

Agapostemum cockerelli Crawford (a)

Augochloropsis metallica (Fabricius) (a)

Lasioglossum aff. sysimbrii (Cockerell) (b)

L. (Dialictus) sp 1 (b)

L. (Dialictus) sp 2 (b)

Megachilidae

Anthidium maculifrons Smith (b)

Chalicodoma discorhina Cockerell (b)

C. odontostoma (Cockerell) (b)

C. browni (Mitchell) (b)

C. lobatifrons (Cockerell) (b)

Megachile sp 1 (b)

Megachile sp 2 (b)

Megachile sp 3 (b)

Megachile sp 4 (b)

Coelioxys sp (b)

Stelis sp (b)

Ashmeadiella sp 1 (b)

Ashmeadiella sp 2 (b)

Ashmeadiella sp 3 (b)

Andrenidae

+Perdita sp (b)

Anthophoridae

Centris sp (a)

+Melissodes tristis Cockerell (a)

Nomada sp (b)

Table 3. Chi-square values, degrees of freedom and significances of the relevant factors and their interactions related to bee counts calculated on the basis of a log-linear model (GLM's using a Poisson distribution, (McCullagh & Nelder 1983)). N, nectar (presence or absence); B, bee species and sex (Apis mellifera, and Melissodes tristis females and males); C, tree distribution (clumped or isolated).

Source of variation	χ^2	d.f.	P
N	71.27	1	<0.001
B	49.10	2	<0.001
C	6.39	1	0.01
NxC	59.60	1	<0.001
NxB	7.70	2	0.02

Table 4. *P. glandulosa* mean number of fresh and total inflorescences, fruits and fruits per inflorescence in branches with or without nectar which belong to trees in isolation or within a patch in one scrubland locality (Presón de los Tanques). Numbers between parentheses indicate one standard error. T is the statistic for the Kruskal-Wallis test (Conover 1980). Same letters indicate no significant differences. * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$

Aggregation	NECTAR				T
	WITHOUT		WITH		
	PATCH	ISOLATED	PATCH	ISOLATED	
n	36	29	18	28	
Fresh inflorescences	9.9 (1.4) a	5.1 (0.8) b	13.7 (5.5) a	6.4 (0.8) ab	8.0*
Total inflorescences	58.3 (5.5) a	36.1 (3.8) b	55.8 (7.3) a	53.2 (5.5) a	10.6*
Pods	17.1 (2.0) a	7.2 (0.9) b	13.2 (2.4) a	21.1 (3.1) a	17.0***
Pods per inflorescence	0.27(0.04)	0.20(0.04)	0.23(0.05)	0.41(0.08)	4.5 NS

Fig. 1. Number of Prosopis glandulosa trees in relation to average nectar classes per flower. Empty bars indicate nectarless trees and full bars nectar-producers. The localities are: a Presón de los Tanques (PT) site 1 (26 March 1989), b PT site 2 (28 March 1989), and c Presón de los Padres and vegetation arc 5 (14 and 15 April 1990). Measurements were made in the morning in sites a and b, and in the afternoon at sites pooled together in c. Unlike sites a and b, sites represented in c could be pooled since they do not differ significantly in nectar production.

Fig. 2. Daily patterns of average nectar volume per flower accumulated in bagged inflorescences of P. glandulosa in three scrubland sites: (a) Presón de los Tanques, March 1989, average from a total of 20 inflorescences distributed in 12 trees; bars indicate one S.E.; (b) average volume per flower for several trees at vegetation arc 4, April 1990 and (c) average volume per flower for several trees at Presón de los Padres, April 1990.

Fig. 3. Numbers of pods obtained per inflorescence after five pollination treatments were applied to flowers of P. glandulosa. As no differences were found between nectar and nectarless trees data were merged (n per category=70). In the abscissa: A, self-pollinated and bagged; B, self-pollinated and unbagged; C, no manipulation; D, cross-pollinated and bagged, and E, cross-pollinated and unbagged. Bars indicate one SE. Numbers above error bars indicate the percentage of flowers which produced pods, considering an average of 133 flowers per inflorescence.

Fig. 4. Three-day average numbers of visitors to Prosopis glandulosa var. torreyana inflorescences with or without nectar and in isolated (full squares) or aggregated (empty squares) trees in March 1989 at one scrubland site (Presón de los Tanques): a, Apis mellifera; b, Melissodes tristis females and c, Melissodes tristis males. Bars indicate one SE. .pn145

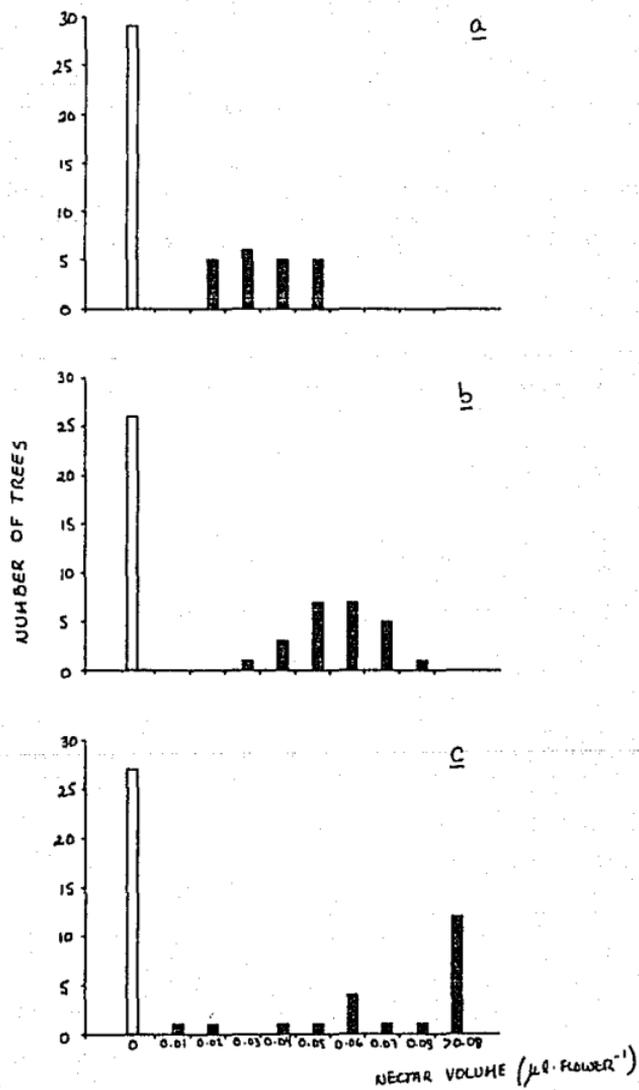


FIGURE 1
LOPEZ-PORTILLO, EQUIARTE AND MONTAÑA

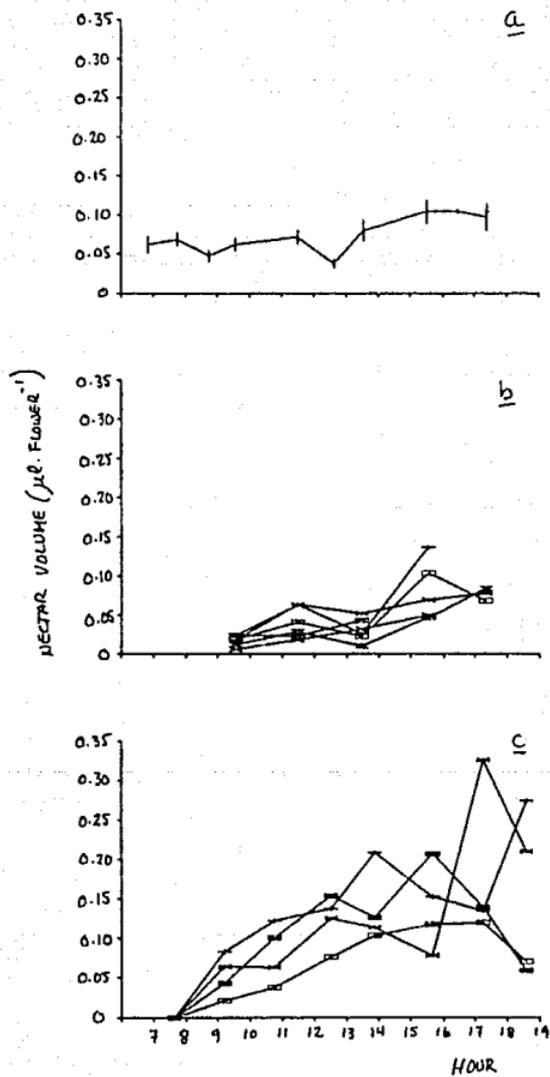


FIGURE 2
 LOPEZ-PORTILLO, EQUIARTE AND MONTAÑA

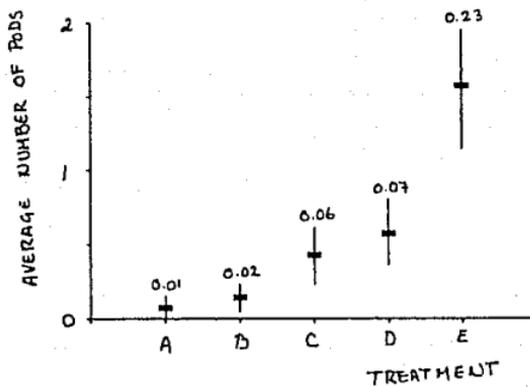


FIGURE 3
 LOPEZ-PORTILLO, EQUIARTE AND MONTADA

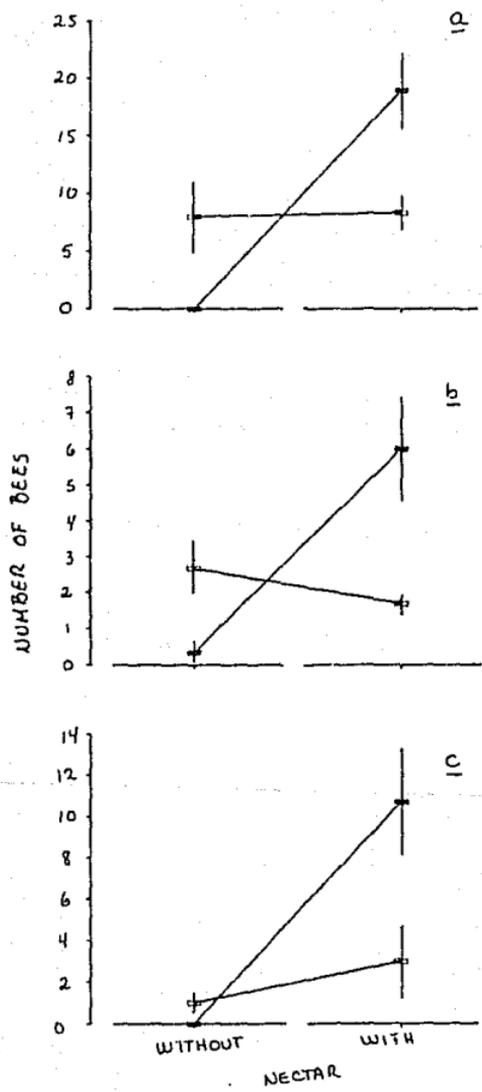


FIGURE 4
 LOPEZ-PORTILLO, EQUIARTE AND HOUTAÑA

LITERATURA CITADA

- Aitkin, M., D. Anderson, B. Francis y J. Hinde (1990) Statistical Modelling in GLIM. Oxford Statistical Science Series, Clarendon Press, Oxford. 374 pp.
- Ambouta, K. (1984) Contribution à l'Édaphologie de la Brousse Tigrée de l'Ouest Nigérien. Tesis, Doctor en Ingeniería, Pedología. Nancy, Francia.
- Ansley, R.J., Jacoby, P.W. y Lawrence, B.K. (1988) Influence of stress history on water use patterns of honey mesquite. En: Wallace, A., E. Durant y M.R. Haferkamp (eds) Proceedings of the Symposium on Shrub Ecophysiology and Biotechnology. USDA. Forest Service. General Technical Report-INT. 256, 75-82.
- Ansley, R.J., P.W. Jacoby y G.J. Cuomo (1990) Water relations of honey mesquite following severing of lateral roots: influence of location of subsurface water. Journal of Range Management 43,436-442.
- Archer, S. (1990) Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. Journal of Biogeography 17,453-462.
- Bagnold, R.A. (1941) The Physics of Blown Sand and Desert Dunes. Londres. Citado por Clayton (1965).
- Bayfield, N.G. (1984) The dynamics of heather (Calluna vulgaris) stripes in the Cairngorm Mountains, Scotland. Journal of Ecology 72,515-527.
- Bartolino, J.R. (1988) Cenozoic geology of the Eastern half of the La Flor quadrangle, Durango and Chihuahua, México. En: Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimi (ed. C. Montaña). Instituto de Ecología, México, D.F. págs. 67-97.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. (1986) Ecology. Individuals, Populations and Communities. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Begon, M. y Mortimer, M. (1981) Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bell, A.D. (1984) Dynamic morphology: a contribution to plant population ecology. En: Perspectives on Plant Population Ecology. (ed. R. Dirzo y J. Sarukhán). Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. pp. 48-65.
- Bloom, A.L. (1978) Geomorphology. A Systematic Analysis of Late Cenozoic Landforms. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, Nueva Jersey.

- Boaler, S.B. y C.A. Hodge (1962) Vegetation stripes in Somaliland. Journal of Ecology, 50,465-474. Citado por White (1970).
- Boaler, S.B. y C.A. Hodge (1964) Observations on vegetation arcs in the Northern region, Somali Republic. Journal of Ecology 52,511-544.
- Bowman, M.J. (1946) Readings in the Theory of Income Distributions. Blackston, Philadelphia. Citado por Weiner y Solbrig (1984).
- Breimer, R.F. (1988) Physiographic soil survey. En: Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimi (ed. C. Montaña). Instituto de Ecología, México, D.F. págs. 115-134.
- Brown, D.E. (1982) Biotic communities of the American Southwest United States and Mexico Chihuahuan Desert-scrub. Desert Plants, 4,169-179.
- Brown, J.R. y 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 (Berlin) 80,19-26.
- Brown, J.R. y Archer, S. (1990) Water relations of perennial grass and seedling vs. adult woody plants in a subtropical savanna, Texas. Oikos 57,366-374.
- Bush, J.K. y O.W. Van Auken (1990) Growth and survival of Prosopis glandulosa seedlings associated with shade and herbaceous competition. Botanical Gazette 151,234-239.
- Bush, J.K. y O.W. Van Auken (1991) Importance of time of germination and soil depth on growth of Prosopis glandulosa (Leguminosae) seedlings in the presence of a C₄ grass. American Journal of Botany 78,1732-1739.
- Caldwell, M.M., J.H. Manwaring y S.J. Durham (1991) The microscale distribution of neighbouring plant roots in fertile soil microsites. Functional Ecology 5,765-772.
- Canfield, R. (1941) Application of line interception in sampling range vegetation. Journal of Forestry 39,388-394.
- Carlquist, S. (1975) Ecological Strategies of Xylem Evolution. University of California Press. Berkeley. Citado por Zimmermann (1978).
- Clos-Arceuduc, M. (1956) Etude sur photographies aériennes d'une formation végétale Sahélienne: La Brousse Tigrée. Bulletin Institute Francois du Afrique Noire, Sér. A, 10,677-684. Citado por White (1970).

- Cody, M.L. (1986) Structural niches in plant communities. En: Community Ecology (ed. J. Diamond y T.J. Case). Harper and Row, Nueva York, pp. 381-405.
- Cornejo-Oviedo, E., Gronski, S. y Felker, P. Mature mesquite (Prosopis glandulosa var. glandulosa) stand description and preliminary effects of understory removal and fertilization on growth. Journal of arid environments 4, 339-351.
- Cornet, A. (1988) Principales características climáticas. En: Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimi (ed. C. Montaña) Instituto de Ecología, México, D.F. págs. 45-76.
- Cornet, A.F., J.P. Delhoume y C. Montaña (1987) Vegetation patterns and soils in the Mapimi Bolson (Chihuahuan Desert - Mexico). Part I: Vegetation Arcs. En: Second Symposium on Resources of the Chihuahuan Desert Region, United States and Mexico (ed. A.M. Powell). Serie 13, Chihuahuan Desert Research Institute. Alpine, Texas. pp. 1-18.
- Cornet, A.F., J.P. Delhoume y C. Montaña (1988) Dynamics of striped vegetation patterns and water balance in the Chihuahuan desert. En: Diversity and Pattern in Plant Communities (ed. H.J. During, M.J.A. Werger y J.H. Willems). SPB Academic Publishing, La Haya, Holanda. pp. 221-231.
- Cornet, A.F., J.P. Delhoume, C. Montaña y J. López-Portillo (1992) Water flows and the dynamics of desert vegetation stripes. En: Landscape Boundaries. Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows (ed. A.J. Hansen y F. Di Castri). Ecological Studies 92, Springer Verlag, Alemania. pp. 327-345.
- Diaconis, P. y Efron, B. (1983) Computer intensive methods in statistics. Scientific American 248, 116-130. Citado por Weiner y Solbrig (1984).
- Dye, A.J. y Hanson, J.D. (1978) Photosynthetic rates of honey mesquite in arid grasslands. En: Proceedings of the First International Rangeland Congress (ed. D.N. Hyder). pp. 411-413.
- Efron, B. (1981) Nonparametric estimates of standard error: the jackknife, the bootstrap and other methods. Biometrika 68, 589-599.
- Eissenstat, D.M. y Caldwell, M.M. (1988) Competitive ability is linked to rates of water extraction. Oecologia (Berlin) 75, 1-7.

- Ezcurra, E. y C. Montaña (1990) Los recursos naturales renovables en el norte arido de México. En: Medio ambiente y desarrollo en México (ed. E. Leff). Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Humanidades, U.N.A.M-Grupo Editorial Miguel Angel Porrúa. México. pp. 297-327.
- Fisher, C.E. (1977) Mesquite and modern man in Southwestern North America. En: Mesquite. Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems (ed. B.B. Simpson). pp. 177-188. Dowden, Hutchinson y Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Fonteyn, P.J. y Mahall, B.E. (1978) Competition among desert perennials. Nature 275,544-545.
- Fonteyn, P.J. y Mahall, B.E. (1981) An experimental analysis of structure in a desert plant community. Journal of Ecology 69,883-896.
- Fowler, N. (1986) The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. Annual Review of Ecology and Systematics 17,89-110.
- García, E. (1973) Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. UNAM, México, 246 pp. Citado por Cornet (1988)
- Greenwood, J.E.G.W. (1957) The development of vegetation patterns in Somaliland Protectorate. Geographical Journal 123,465-473. Citado por Boaler y Hodge (1964).
- Greig-Smith, P. (1979) Pattern in vegetation. Journal of Ecology 67,755-779.
- Hallé, F. (1988). Architectural variation at the specific level in tropical trees. En: Tropical Trees as Living Systems (ed. P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 209-221.
- Hallé, F. y Oldeman, R.A.A. (1970) Essai sur L'Architecture et la Dynamique de Croissance des Arbres Tropicaux. Masson, Paris. Citado por Tomlinson (1978).
- Hanson, J.D. y Dye, A.J. (1980) Diurnal and seasonal patterns of photosynthesis of honey mesquite. Photosynthetica 1, 1-7.
- Harper, J.L. (1977) Population Biology of Plants. Academic Press, Londres, 892 pp.
- Harper, J.L. (1985) Module, branches, and the capture of resources. En: Population biology and evolution of clonal organisms (ed. J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook). Yale University Press, New Haven y Londres. pp. 1-33.

- Harper, J.L y Bell, A.D. (1979) The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. En: Population dynamics (ed. R.M. Anderson, B.D. Turner y L.R. Taylor). Symposium of the British Ecological Society 20,29-52. Blackwell, Oxford. Citado por Jones y Harper (1987).
- Heatherly, L.G. y Russel, W.J. (1979) Effect of soil water potential of two soils on soybean emergence. Agronomic Journal 71,980-982. Citado por Mengel y Kirkby (1982)
- Heitschmidt, R.K, Ansley, R.J., Dowhower, S.L., Jacoby, P.W y Price, D.L. (1988) Some observations from the excavation of honey mesquite root systems. Journal of Range Management 41,227-231.
- Hemming, C.E. (1965) Vegetation arcs in Somaliland. Journal of Ecology 53,57-68.
- Hendrix, S.D. (1988) Herbivory and its impact on plant reproduction. En: Plant Reproductive Ecology. Patterns and Strategies (ed. J. Lovett Doust y L. Lovett Doust). Oxford University Press. Nueva York, Oxford. pp. 246-263.
- Ives, R. (1946) Desert ripples. American Journal of Science 244,492-501.
- Janke, B. (1976) Zum problem der vegetationsstreifen (Brousse-Tigreé) in semiariden Afrika. Die Erde 1,31-46.
- Jackson, R.B. y M.M. Caldwell (1989) The timing and degree of root proliferation in fertile-soil microsites for three cold-desert perennials. Oecologia 81,149-153.
- Jackson, R.B., J.H. Manwaring y M.M. Caldwell (1990) Rapid physiological adjustment to localized soil enrichment. Nature 344,58-60.
- Jennrich, R. y Sampson, P. (1979) Analysis of variance and covariance including repeated measures (BMDP 8V). En: Biomedical Computer Programs, P-Series (ed. W.J. Dixon y M.B. Brown). University of California Press, Berkeley. pp. 540-580.
- Johnson, H.B. y Mayeux, H.S. (1991) Prosopis glandulosa and the nitrogen balance of rangelands: extent and occurrence of nodulation. Oecologia 84,176-185.
- Jones, M. y Harper, J.L. (1987a) The influence of neighbours on the growth of trees. I. The demography of buds in Betula pendula. Proceedings of the Royal Society of London B232,1-18.
- Jones, M. y Harper, J.L. (1987b) The influence of neighbours on the growth of trees. II. The fate of buds on long and short shoots in Betula pendula. Proceedings of the Royal Society of London B232,19-33.

- Knoop, W.T. y Walker, B.H. (1985) Interactions of woody species and herbaceous vegetation in a Southern African savanna. Journal of Ecology 73,235-253.
- Lorenz, M.O. (1905) Methods for measuring the concentration of wealth. American Statistical Association 9,209-19. Citado por Weiner y Solbrig (1984).
- Litchfield, W.H. y J.A. Mabbutt (1962) Hardpan in soils of semi-arid Western Australia. Journal of Soil Science 13,148-159.
- Mabbutt, J.A. y P.C. Fanning (1987) Vegetation banding in arid Western Australia. Journal of Arid Environments 12,41-59.
- Malette, L. (1987) Effects of bud demography and elongation patterns on Betula cordifolia near the tree line. Ecology 68,1251-1261.
- Malette, L. (1992) Plasticity of modular reiteration in Potentilla anserina. Journal of Ecology 80,231-239.
- MacMahon, J.A. y Schimpf, D.J. (1981) Water as a factor in the biology of the North American desert plants. En: Water in Desert Ecosystems (ed. D.D. Evans y J.L. Thames). IBP. Dowden, Hutchinson y Ross Inc. Stroudsburg. pp. 114-171.
- Mares, M.A., Enders, F.A., Kingsolver, J.M., Neff, J.L. y Simpson, B.B. (1977) Prosopis as a niche component. En: Mesquite. Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems (ed. B.B. Simpson). pp. 123-149. Dowden, Hutchinson y Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Mauchamp, A. (1992) L'hétérogénéité Spatiale, sa Dynamique et ses Implications dans un Mosaïque de Végétation en Zone Aride. Tesis de Doctorado, Universidad de Montpellier, Francia.
- Mengel, K. y Kirkby, E.A. (1982) Principles of Plant Nutrition. International Potash Institute. Berna, Suiza. Tercera edición.
- Meyer, R.E., Morton, J.L, Haas, R.H., Robison, E.D. y Riley, T.E. (1971) Morphology and anatomy of honey mesquite. Texas Agricultural Experimental Station Technical Bulletin 1423, 186 pp. Citado por Mooney et al. (1977)
- McAuliffe, J.R. (1986) Herbivore-limited establishment of a Sonoran desert tree, Cercidium microphyllum. Ecology 67,276-280.
- Monod, T. (1954) Modes 'contracté' et 'diffus' de la végétation Saharienne. En: Biology of Deserts (ed. J.L. Cloudsley-Thompson). Institute of Biology, London. pp. 35-44. Citado por Walter y Stadelmann (1974).
- Montaña, C. (1992) The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. Journal of Ecology 80,315-327.

- Montaña, C. y R.F. Breimer (1988) Major vegetation and environmental units. En: Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimi (ed. C. Montaña). Instituto de Ecología, México, D.F. pp. 99-114.
- Mooney, H.A., B.B. Simpson y O.T. Solbrig (1977) Phenology, Morphology, Physiology. En: Mesquite. Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems (ed. B.B. Simpson). Dowden, Hutchinson y Ross, Stroudsburg, Pennsylvania. pp. 26-43.
- Nilsen, E.T., Sharifi, M.R. y Rundel, P.W. (1987) Leaf dynamics in an evergreen and a deciduous species with even-aged leaf cohorts from different environments. The American Midland Naturalist 118,48-55.
- Noy-Meir, I. (1985) Desert Ecosystem Structure and Function. En: Hot Deserts and Arid Shrublands, Ecosystems of the World, 12A. (eds M. Evenari, I. Noy-Meir y D.W. Goodall). Elsevier, Amsterdam. pp. 93-103.
- Richter, H. (1976) The water status in the plant experimental evidence. En: Water and Plant Life (ed. O.L. Lange, L. Kaappen y E.D. Sculze). Ecological Studies 19. Springer-Verlag, Nueva York. pp. 42-58. Citado por MacMahon y Schimpf (1981).
- Robberecht, R. Mahall, B.E., Nobel, P.S. (1983) Experimental removal of intraespecific competitors- effects on water relations and productivity of a desert bunchgrass, Hilaria rigida. Oecologia (Berlin) 60,21-24.
- Ruiz de Esparza, R. (1988) Lista de especies vasculares. En: Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo y Agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimi (ed. C. Montaña). Instituto de Ecología, México, D.F. pp. 225-239.
- Rzedowski, J. (1978) Vegetación de México. Limusa, México, D.F.
- Rzedowski, J. (1988) Análisis de la distribución geográfica del complejo Prosopis (Leguminosae, Mimosoideae) en Norteamérica. Acta Botánica Mexicana 3,7-19.
- Schmidt-Nielsen, K. (1964) Desert Animals. Clarendon Press, Oxford, Inglaterra. Citado por Mares et al. 1977
- Sen, A. (1973) On Economic Inequality. Clarendon Press, Oxford, Inglaterra. Citado por Weiner y Solbrig (1984).
- Simpson, B.B. y Solbrig, O.T. (1977) Introduction. En: Mesquite. Its biology in two desert scrub ecosystems (ed. B.B. Simpson), pp. 1-25. Dowden, Hutchinson y Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.

- Slayter, R.O. (1961) Methodology of a water balance study conducted on a desert woodland (Acacia aneura F. Muell) community in central Australia. Proceedings of the Madrid Symposium, UNESCO Arid Zone Research, pp. 15-26. Citado por Boaler y Hodge (1964).
- Sprugel, D.G., T.M. Hinckley y W. Schaap (1991) The theory and practice of branch autonomy. Annual Review of Ecology and Systematics 22,309-334.
- Studhalter, R.A. (1955) Tree growth: some historical chapters. Botanical Review 21,1-72. Citado por Harper(1977)
- Tomlinson, P.B. (1978) Branching and axis differentiation in tropical trees. En: Tropical trees as living systems (ed. P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 187-207.
- Tomlinson, P.B. (1987) Architecture of tropical plants. Annual Review of Ecology and Systematics 13,1-21.
- Tongway, D.J. y J.A. Ludwig (1990) Vegetation and soil patterning in semi-arid mulga lands of Eastern Australia. Australian Journal of Ecology 15,23-34.
- Van Auken, O.W. y Bush, J.K. (1987) Influence of plant density on the growth of Prosopis glandulosa var. glandulosa and Buchloe dactyloides. Bulletin of the Torrey Botanical Club 114,393-401.
- Vorhies, C.T. y Taylor, W.P. (1933) Life history and ecology of jack rabbits, Lepus alleni and Lepus californicus in relation to grazing in Arizona. Arizona Agricultural and Experimental Station Technical Bulletin 49, 117 pp. Citado por Mares et al. (1977).
- Waisel, Y., N. Liphschitz y Z. Kuller (1972) Patterns of water movement in trees and shrubs. Ecology, 53,520-523.
- Walter, H. y E. Stadelmann (1974) A new approach to the water relations of desert plants. En: Desert Biology (ed. G.W. Brown Jr.). Academic Press. Nueva York. pp. 213-310.
- Watson, M.A. y B.B. Casper (1984) Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. Annual Review of Ecology and Systematics 15,233-258.
- Weiner, J. (1985) Size hierarchies in experimental populations of annual plants. Ecology 66,743-752.
- Weiner, J. y O.T. Solbrig (1984) The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. Oecologia (Berlin) 61,334-336.

- 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 58,549-553.
- White, L.P. (1971) Vegetation stripes on sheet wash surfaces. Journal of Ecology. 59,615-622.
- White, J. (1984) Plant metamerism. En: Perspectives on Plant Population Ecology (ed. R. Dirzo y J. Sarukhán). Sinauer Press, Massachusetts, EE.UU.AA. pp. 15-47.
- Wickens, G.E. y 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 10,34-53.
- Worrall, G.A. (1960) Tree patterns in the Sudan. Journal of Soil Science 11,63-67. Citado por Boaler y Hodge (1964).
- Zar, J.H. (1984) Biostatistical Analysis. Segunda edición. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey.
- Zimmermann, M.H. (1978) Structural requirements for optimal water conduction in tree stems. En: Tropical Trees as Living Systems (ed. P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 517-532.