



UNIVERSIDAD NACIONAL DE EDUCACIÓN A DISTANCIA
FACULTAD DE CIENCIAS

Máster Universitario en Física de Sistemas Complejos

*Patrones de vegetación en diferentes modelos
discretos y continuos para regiones
áridas y semiáridas*

Trabajo Fin de Máster

12 Créditos ECTS

Septiembre 2014

Autor: Pedro Alonso Palicio

Director: Víctor Fairén Le Lay

Índice

1. Introducción	1
2. Estudios de campo en patrones bandeados	3
2.1. Morfología y variedades de bandas de vegetación	3
2.2. Lugares de formación y desarrollo de bandas de vegetación	4
2.3. Origen de las bandas	5
2.4. Ascensión de las bandas	6
2.5. Redistribución del agua en las zonas del tiger bush	7
2.6. Eficiencia y productividad del tiger bush	13
2.7. Observaciones sobre IBR	15
2.8. Efectos de la privación de escorrentía sobre el tiger bush	16
3. Modelos discretos	19
3.1. Modelo de Thiéry et al. (1995)	19
3.1.1. Características	19
3.1.2. Resultados	20
3.2. Modelo de Dunkerley (1997)	21
3.2.1. Características	21
3.2.2. Resultados	21
3.3. Modelo de Ludwig et al. (1999)	23
3.3.1. Características	23
3.3.2. Resultados	24
3.4. Modelo de Esteban y Fairén (2006)	24
3.4.1. Características	24
3.4.2. Resultados	26
3.5. Modelo de Kéfi et al. (2007)	28
4. Modelos continuos	31
4.1. Modelo de Rietkerk et al. (2002)	31
4.1.1. Descripción del modelo	31
4.1.2. Resultados	32
4.2. Modelo de Rietkerk modificado	35
4.3. Modelo de Gilad et al. (2004)	37
4.3.1. Descripción del modelo	37
4.3.2. Soluciones del modelo	38
4.3.3. Resultados para una especie	39
4.3.4. Resultados para comunidades de leñosas y herbáceas	40
4.3.5. Características de las bandas de vegetación	42
4.4. Modelo de Kéfi et al. (2007)	43
4.4.1. La aproximación de campo medio	44
4.4.2. La aproximación de pares	45
4.4.3. Resultados de ambas aproximaciones	46
4.5. Modelo de Baudena y Rietkerk (2012)	47
4.5.1. Descripción del modelo	47
4.5.2. Resultados	48
5. Modelo de von Hardenberg et al. (2001)	51
5.1. Descripción del modelo	51
5.2. Patrones obtenidos	51
5.3. Ascensión de las bandas	53
5.4. Estabilidad del laberinto para superficies inclinadas	59
5.5. Biestabilidad, histéresis y efectos de la desertificación	59
6. Conclusiones	63
7. Apéndice A: Integración numérica	66
8. Apéndice B: Análisis de Estabilidad Lineal para el modelo de Gilad et al.	66
9. Apéndice C: Análisis de Estabilidad Lineal para el modelo de Rietkerk et al.	67
10. Apéndice D: Biestabilidad en el modelo de Rietkerk et al. modificado	69
11. Apéndice E: Análisis de Estabilidad Lineal para el Modelo de Baudena y Rietkerk	70

Prefacio

El presente informe resume la investigación llevada a cabo durante año y medio sobre la presencia de patrones de vegetación en zonas con escasez de agua. El primer apartado está pensado para transmitir los conceptos básicos de la formación de patrones, sobretodo en el ecosistema conocido como “*tiger bush*”. La siguiente sección presenta los resultados de diversas investigaciones de campo sobre bandas de vegetación, con el objetivo de poder establecer una correspondencia entre la modelización, la simulación y las observaciones sobre patrones reales. Las secciones 3 y 4 constituyen un repaso a modo de *review* de diferentes modelos -tanto discretos como continuos- desarrollados durante los últimos veinte años (el más antiguo data de 1995). El quinto apartado se corresponde con la parte más personal de las investigaciones; ya que no sólo se reproducen los resultados originales del modelo de von Hardenberg et al. (2001), sino que además se examina con más detalle la estabilidad de los laberintos y la ascensión de bandas sobre terrenos con pendiente. Finalmente, tras las conclusiones se encuentra una serie de apéndices donde se desarrollan cálculos relacionados con varios modelos. Aunque los apéndices no sean completamente necesarios para entender el resto del proyecto, he decidido incluirlos al considerarlos una parte muy personal de este trabajo, y su incorporación me otorga mayor libertad para explicar los modelos desde un punto de vista propio.

La originalidad en la aplicación de la Física a problemas de Ecología supuso la principal motivación para dedicarme a este proyecto. Gracias a este trabajo he podido descubrir que el campo de la Física es más amplio y abierto de lo que estaba acostumbrado a pensar, y que no sólo se limita a las disciplinas convencionales de Astrofísica, Meteorología, Mecánica, Óptica o Relatividad entre otros muchos ejemplos. En este sentido, el *Máster en Física de Sistemas Complejos* al que este proyecto pone fin ha supuesto una experiencia muy grata en cuanto a la peculiaridad del temario se refiere. Jamás hubiese pensado que pudiera existir relación alguna entre la Física y la Sociología, la Economía, la Inteligencia Artificial o (cómo no) la Ecología.

La investigación llevada a cabo no habría sido posible sin la ayuda de los Departamentos de Física de los Materiales y Física Fundamental de la Universidad Nacional de Educación a Distancia (UNED), cuyas enseñanzas durante el Máster me han resultado de gran utilidad.

En especial, tengo que agradecer a Víctor Fairén su inagotable paciencia en la tutorización de este proyecto; así como las orientaciones y los materiales proporcionados.

Finalmente, debo agradecer a mi familia todo el apoyo recibido durante las diferentes etapas de la investigación, sobretodo en las incontables horas de simulación y supervisión de los códigos.

Abstract

In arid and semi-arid regions a wide range of patterns (like spots, labyrinths or holes) is observed. This pattern formation can be seen as a result of scale-dependent feedbacks between organisms and the environment. If the feedback is negative it leads to competition; otherwise, organisms help others through facilitation, improving water storage or reducing stress.

It is known that banded vegetation can develop on gentle hill slopes in water-limited regions; for example, tiger bush is observed in semi-arid regions of Niger. Thiéry et al. (1995) explain such patterns in terms of surface water redistribution. Bare interband zones are covered by a biological crust that does not allow water infiltration. The excess of surface water flows downhill and is infiltrated in the first vegetation zone it found, because of the lack of biological crust under the canopy. In addition, termite activities related with plant growth increase soil porosity and destroy surface crusts.

Runoff generated in bare soils favors upslope borders of banded pattern, and new plants tend to develop in these zones, so water consumption rises. Furthermore, down slope plants do not receive enough water to get alive and vegetated cover starts to disappear. As a consequence, upslope movement is expected.

Several models have been proposed in order to explain band migration and other features. Whereas discrete models take into account interactions between neighboring plants, continuum models are based on coupled partial differential equations whose dynamical variables describe biomass or water densities. Tools of pattern formation theory can be used to study continuum models besides numerical solutions.

As an introduction, we give a brief description of banded pattern features, and we discuss several field experiments about water redistribution and tiger bush vegetation. After that, we review both discrete and continuum models in order to establish correspondences with field observations. To conclude, our own results using the model of von Hardenberg et al. (2001) are presented. Advanced calculus is explained in final appendixes.

1. Introducción

La formación de patrones en un fenómeno ubicuo en la naturaleza, de donde las ondulaciones en desiertos de arena, las calles de nubes en la atmósfera o los dibujos en el pelaje de cebras y leopardos son sólo algunos ejemplos. En el contexto de la Ecología, las interacciones entre seres vivos y su entorno también pueden conducir a la aparición de patrones. De este modo, encontramos formaciones como islas de coral alineadas con la dirección predominante de las corrientes, laberintos de plantas vasculares en turberas (Rietkerk et al., 2004) o bandas de árboles separadas por lenguas de nieve en las Montañas Rocosas (Rietkerk y van de Koppel, 2008). En particular, en las regiones áridas y semiáridas donde el agua es un recurso escaso, la distribución de la vegetación en forma de *spots*, laberintos o huecos entre otros supone un mecanismo de supervivencia ante condiciones ambientales adversas. Por ejemplo, el agrupamiento en forma de parches permite una mayor concentración de agua por infiltración y una menor pérdida por evaporación debido a las sombras. Las similitudes entre patrones de distinta naturaleza (universalidad), como pueden ser los parches de vegetación y las manchas en la piel de los leopardos, incita a pensar que son producidas por las mismas inestabilidades (Meron 2012).

Ante la escasez de agua, las interacciones locales entre individuos son positivas (facilitación), mientras que a mayor escala las plantas de distintos parches compiten por los recursos (interacción negativa o competencia). Entre los recursos (en este caso agua) y la vegetación pueden aparecer mecanismos de realimentación (o *feedbacks*) positivos: una mayor vegetación puede capturar y aprovechar más cantidad de agua e incrementar su crecimiento.

En las regiones áridas y semiáridas encontramos tres *feedbacks* positivos a escala local: el aumento de las raíces (conforme las plantas crecen sus raíces se alargan permitiendo la captura de agua de zonas más alejadas), la infiltración (el suelo bajo la cubierta vegetal filtra la escorrentía creada en zonas poco pobladas), y finalmente la reducción de evaporación por sombras (mayores cantidades de vegetación implican sombras mayores y menores pérdidas de agua). Este último mecanismo no da origen a la formación de patrones ya que no involucra movimientos de agua. Los mecanismos de aumento de las raíces y de infiltración pueden ser considerados, en el contexto de la formación de patrones, como mecanismos de activación de corto alcance e inhibición de largo alcance. Las investigaciones de Rietkerk y van de Koppel (2008) señalan a estos *feedbacks* negativos como condición necesaria en la formación de patrones.

Un ejemplo característico de patrones en regiones áridas y semiáridas son las bandas del “*tiger bush*” o “*brousse tigrée*” nigerino. El patrón del “*tiger bush*” se caracteriza por una serie de bandas o arcos vegetales alineados perpendicularmente a la pendiente (figura 1). Los estudios de campo realizados sobre estos patrones revelan distintas cortezas superficiales según la zona del mosaico que se esté examinando. Asimismo, la dependencia entre tipos de suelo y la existencia o no de cobertura vegetal implica la redistribución del agua precipitada de forma desigual a lo largo de la pendiente.

La explicación propuesta por Thiéry et al. (1995) a las bandas del “*tiger bush*” considera que las cortezas menos permeables de los tramos despoblados crean una capa de agua superficial que, debido a la pendiente, fluye en forma de escorrentía ladera abajo hasta que alcanza una franja vegetal. Dado que la corteza bajo la vegetación es muy porosa, una gran parte de la escorrentía se filtra abasteciendo de agua a las plantas.

El mecanismo de redistribución del agua propuesto por Thiéry et al. (1995) implica un desplazamiento de las bandas aguas arriba bastante cuestionado en la literatura. Sin embargo, estudios de campo acerca del papel de los flujos de agua superficiales en el “*tiger bush*” (Galle et al., 1999; Valentin et al., 1999; Seghieri y Galle, 1999) y mediciones indirectas de la ascensión por medio de la técnica del isótopo ^{137}Cs (Chappell et al., 1999) apoyan la explicación de Thiéry et al. (1995).

Por otra parte, otras investigaciones de campo apuntan al agrupamiento en forma de patrones no sólo como una forma más eficiente en la captura de agua; sino a una mayor productividad de biomasa (Ludwig et al., 1999; Valentin y d’Herbès, 1999).

Para comprender la dinámica del “*tiger bush*” y otros ecosistemas con escasez de agua (como sabanas y bosques semiáridos de Australia) se han propuesto varios modelos que intentan reproducir el comportamiento de tales ecosistemas. Dependiendo de las variables del modelo, se distingue entre modelos discretos y modelos continuos. En los modelos discretos a cada parcela de ecosistema se le asocia la celda de una malla. Cada celda se encuentra en un cierto estado dependiendo de las características de su cobertura vegetal, de la cantidad de agua infiltrada, del estado del terreno, etc. La evolución de cada celda depende de las interacciones con otras celdas (generalmente las más próximas) y del estado de estas. Aunque los estados de una celda puedan referirse a plantas individuales (por ejemplo en el modelo de Thiéry et al., 1995), no siempre es necesario trabajar a escala tan pequeña, pudiendo considerar varios ejemplares en una misma celda.

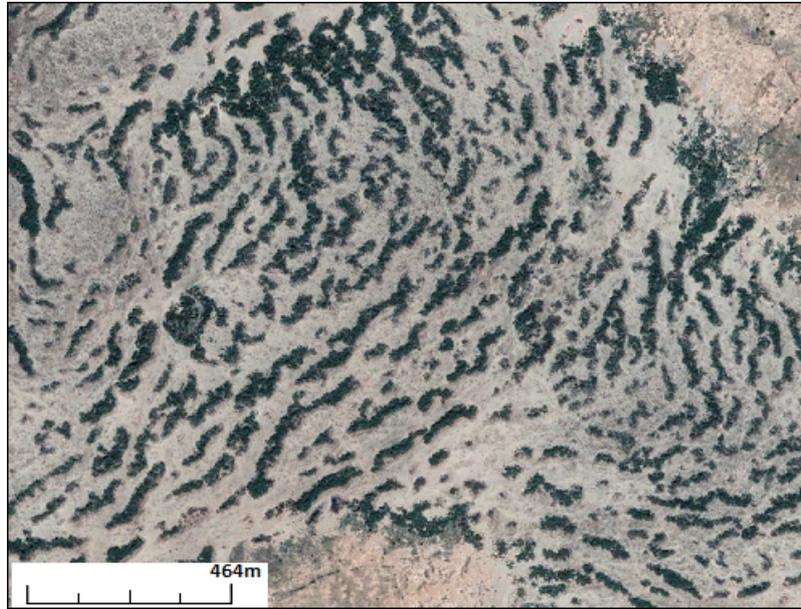


Figura 1: Imagen vista satélite del “tiger bush” nigerino (coordenadas 13.54621° N, 2.71544° E). ©Digital Cobe (2014).

Los modelos continuos, por el contrario, describen la dinámica del ecosistema por medio de ecuaciones diferenciales en derivadas parciales acopladas, necesitando de técnicas de integración para su resolución. Las variables dinámicas de los modelos continuos describen procesos a pequeña escala (por ejemplo densidades de biomasa o de agua) aunque no tratan con plantas de forma individual. En estos modelos la formación de patrones responde a un mecanismo de ruptura de simetría sobre la solución uniforme por parte de las inestabilidades.

Una gran ventaja de los modelos continuos frente a los discretos es la posibilidad de aplicar herramientas matemáticas ampliamente desarrolladas para ecuaciones diferenciales; tal es el caso del análisis de estabilidad lineal y la Teoría de patrones desarrollada por Alan Turing en 1952 en el contexto de las reacciones químicas y la diferenciación celular. Por el contrario, el modelado continuo no proporciona información sobre las fases del ciclo vital de las plantas.

Los objetivos de este estudio son, en primer lugar, comprobar la eficacia de los distintos modelos discretos y continuos a través de la relación entre sus predicciones y las observaciones de campo, especialmente en lo referente al ecosistema “tiger bush”. En segundo lugar, dada su simplicidad se desarrolla de forma especial el modelo continuo propuesto por von Hardenberg et al. (2001), incluyendo resultados propios centrados en las bandas de vegetación y en su ascensión.

Las secciones 3 y 4 están dedicadas a la explicación de varios modelos discretos y continuos ideados para regiones áridas y semiáridas. Para el caso particular de los modelos continuos, se dispone de una serie de apéndices donde se detallan los cálculos relacionados con la estabilidad lineal de sus soluciones homogéneas. El modelo de von Hardenberg et al. (2001) y los resultados obtenidos de nuestras propias simulaciones se encuentran en la sección 5. Finalmente, se incorporan las conclusiones sobre la eficacia de los modelos en relación a las observaciones de campo en la sección 6.

2. Estudios de campo en patrones bandeados

2.1. Morfología y variedades de bandas de vegetación

Los patrones bandeados están formados por rayas de vegetación (espesura) separadas entre sí por franjas completamente despobladas (interbandas). Estas bandas tienden a orientarse en la dirección perpendicular a la pendiente, pudiendo agruparse de forma concéntrica en torno a los puntos más altos del terreno. De manera excepcional, algunas bandas observadas en Mali están orientadas de forma perpendicular a la dirección del viento dominante.

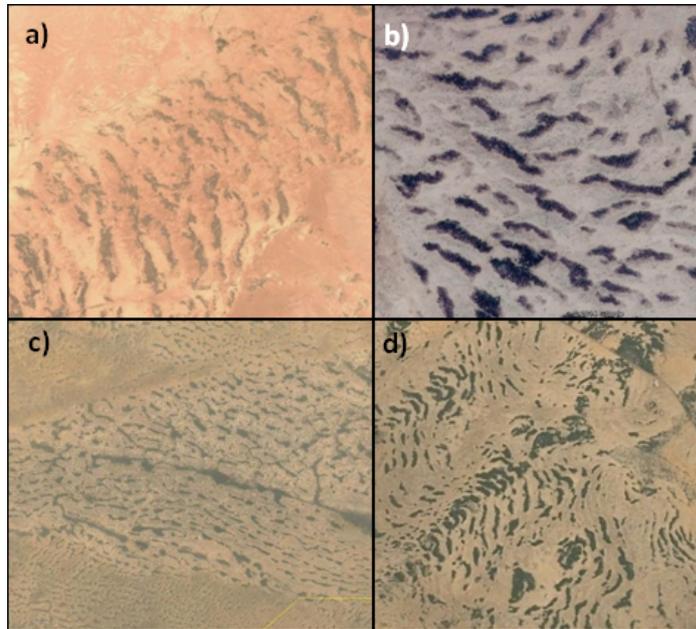


Figura 2: Diferentes ejemplos de patrones bandeados. Caso a): Imagen captada en Somalia con coordenadas (9.58687° N, 49.19915°E), ©DigitalGlobe (2014). Caso b): Patrón bandeado en Níger con coordenadas (13.72472° N, 2.67217° E), ©CNES/Astrium (2014). Caso c): Bandas de vegetación en Mali (15.13087° N, 0.70015° O), ©CNES/Spot Image (2014). Caso d): Patrón de bandas en Níger (14.20741° N, 2.50891° E), ©CNES/Spot Image (2014).

Los patrones bandeados pueden presentar múltiples morfologías dependiendo del grado de bandeo, el tamaño de sus componentes o el contraste entre estos. De este modo, en Valentin et al. (1999) se distingue entre el típico patrón bandeado y el patrón de banda ancha (*broad-banded pattern*), cuyas diferencias se deben a ligeros valores de la pendiente. Igualmente, Ludwig et al. (1999) distinguen sobre suelo australiano grandes bandas (*strands*) frente a rayas más cortas (*stripes*) y pequeños parches (*stipples*), similares a los *spots* presentes en Níger (ver figura 3). Esta variedad de formas, unida a la posible coexistencia de dos o más distribuciones en una misma región, dificulta la clasificación de los patrones bandeados y lo convierte en una tarea subjetiva.

Como alternativa a la clasificación subjetiva, en Valentin et al. (1999) se propone utilizar el índice de diversidad DI calculado como:

$$DI = \frac{1}{\sum p_i^2} \quad (1)$$

siendo p_i la fracción de transecto ocupado por el i -ésimo componente de la banda.

De este modo, C. Valentin et al. (1999) encuentran que $DI < 1.23$ para patrones bandeados siempre que la pendiente sea superior al 0.2%. Para pendientes inferiores, DI se reduce drásticamente debido a que se trata de *spots* en lugar de bandas.

En lo que respecta a las publicaciones, la parcial falta de información sobre ciertos aspectos de las bandas y la ausencia de imágenes donde discriminar el patrón, hacen que no esté claro si se trata de una misma variante de vegetación bandeada o no (véase figura 2).

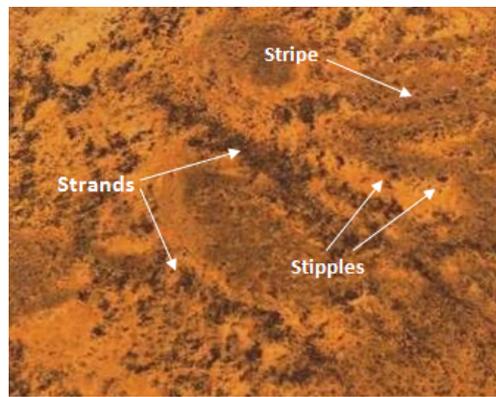


Figura 3: Ejemplos de patrones distinguidos en Ludwig et al. (1999) para zonas semiáridas de Nueva Gales del Sur. Coordenadas de la imagen: (30.26505° S, 144.85918° E), © CNES/Spot Image (2014).

2.2. Lugares de formación y desarrollo de bandas de vegetación

A pesar de que la mayor parte de los estudios se centran en los patrones de África y Australia, también se han observado bandas en México, Estados Unidos y España. Asimismo, se cree probable que puedan desarrollarse en diversas zonas de Sudamérica y Asia (véase Valentin et al., 1999).

De forma general, los patrones bandeados tienden a desarrollarse en regiones áridas o semiáridas, con una precipitación media anual entre 50 y 750 mm, y en terrenos con ligeras pendientes uniformes (0.2 – 2%) que permitan el flujo de agua sin estancamiento. Excepcionalmente, las bandas observadas en el sureste de España se encuentran sobre terrenos de pendiente más elevada, de entre 10° y 30° (Valentin et al., 1999).

El ejemplo más característico de patrón bandeado es el “*tiger bush*” o “*brousse tigrée*” africano. El “*tiger bush*” cubre una superficie de 22000 km² y está situado entre las latitudes 13°N y 15°N; lo que en Níger equivale a un tercio de la superficie del Sahel.

En estas regiones, el 90% de la precipitación anual tiene lugar durante los tres meses de estación húmeda (desde julio hasta mediados de septiembre); mientras que el 10% restante se corresponde a la estación seca. Asimismo, la precipitación se caracteriza por una distribución monomodal y una fuerte variabilidad con la latitud (de 400 mm/año anuales en el norte y 750 mm/año en el sur). Las lluvias se producen aleatoriamente en forma de tormentas convectivas locales mientras que las sequías regionales son periódicas.

El *tiger bush* se encuentra exclusivamente sobre una meseta recubierta de laterita compuesta de arenisca del Terminal Continental. La capa más superficial del terreno está sustentada por ferricretas sobre grava de laterita, con endurecimiento de la plintita a roca ferruginosa. En los primeros 250 cm de profundidad la composición del suelo es de 56% arena y 27% arcilla; mientras que por debajo (250 – 550 cm) el suelo es más franco y homogéneo. Se trata de terrenos ácidos (pH < 5), escasos en nutrientes y con baja capacidad de almacenar agua debido a la gran cantidad de fragmentos gruesos; sin embargo, en las zonas bajo la vegetación la acidez es menor (pH entre 5 y 6) y el suelo es rico en humus.

Típicamente, en cada intervalo banda-interbanda se distinguen cinco zonas en función de las características del suelo y de la vegetación (ver figura 4).

La primera zona comenzando desde la parte pendiente abajo de la franja vegetal es la zona degradada D, también llamada frecuentemente zona de senectud. La zona degradada está recubierta por un reducido número de arbustos (su cobertura es inferior al 40%). La corteza característica de esta zona es la corteza de tamizado estructural, formada por la acción de las intensas lluvias y de la escorrentía. La corteza estructural se compone de tres capas (de ahí su abreviatura ST3): la capa más profunda contiene partículas finas que reducen la porosidad e infiltrabilidad del suelo, la capa intermedia está formada por granos densamente compactados con poros vesiculares y, finalmente, la capa más superficial está constituida por arena gruesa sin compactar.

Las partes superior y media de la interbanda se corresponden con la zona de escorrentía R y no presentan vegetación alguna. En esta zona se suceden varios tipos de cortezas conforme se desciende la pendiente. En primer lugar se encuentra la dura corteza de erosión, originada tras la eliminación de la arena suelta por acción de la escorrentía o del viento, y formada por partículas finas compactadas. Aunque estas cortezas no permiten la germinación de las semillas, organismos como las cianobacterias *chroococcus limnecus* o algas pueden desarrollarse, oscureciendo la tonalidad roja característica y provocando una nueva erosión pendiente abajo. Seguidamente se encuentra una corteza de fragmentos gruesos (corteza de grava) incrustados en una estructura similar a la de la

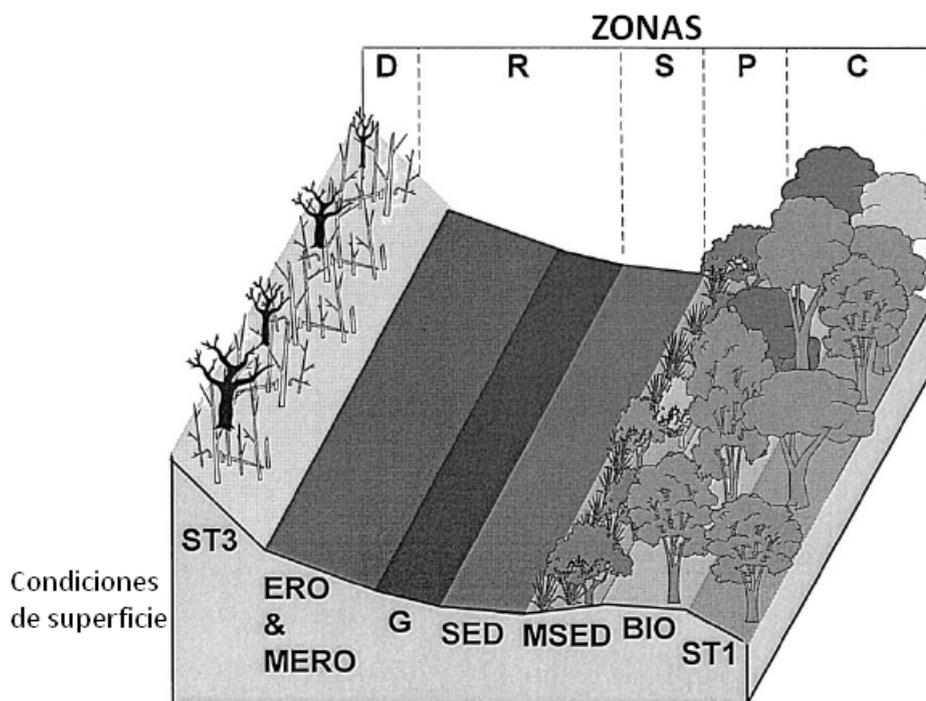


Figura 4: Diferentes zonas en las que se descompone la unidad banda-interbanda propia del *tiger bush* según Thiéry et al. (1995). Esquema extraído de Valentin y d'Herbès (1999).

corteza estructural. En todos estos tipos de corteza la infiltrabilidad es muy baja y se favorece la aparición de escorrentía.

La zona de sedimentación (S) se halla en la parte inferior de las interbandas y puede presentar vegetación en forma de hierba anual en su parte más baja. La corteza sedimentaria, compuesta por partículas compactas y de tamaño creciente con la profundidad, recubre antiguas cortezas de erosión y grava. Esta zona se caracteriza también por la formación de placas cóncavas en su superficie debido al secado.

Las rupturas en la corteza sedimentaria de la zona pionera (P) permiten la aparición de hierba, constituyendo la parte más superior de la franja vegetal. Conforme la vegetación se desarrolla la corteza sedimentaria se va destruyendo, y las concavidades propias de la zona S son destruidas volviendo el terreno más liso. La actividad de las termitas aumenta la porosidad con la consecuente subida de infiltrabilidad. La zona pionera se caracteriza también por mostrar irregularidades en su parte superior: “cabos” poblados por ejemplares de *Guiera senegalensis* y “bahías” recubiertas de hierba anual.

Por último, el núcleo o zona central (C) de las bandas contiene una densa vegetación (entre un 60 % y un 100 %), un sotobosque de pequeños arbustos y un recubrimiento de hierba. Los restos originados por las plantas protegen el suelo del impacto de la lluvia, mientras que la actividad de las termitas destruye la corteza en casi su totalidad, aumentando la porosidad e infiltrabilidad del suelo.

Aunque la descomposición del par banda-interbanda en las zonas D, R, S, P y C (Thiéry et al., 1995) está bastante extendida, en algunos trabajos nos encontramos con simplificaciones que reducen el número de zonas.

2.3. Origen de las bandas

Aunque existen hipótesis que hacen referencia al transporte aéreo (debido a las observaciones en Mali y Jordania) o a un lavado de la superficie, la mayoría de los autores consideran el flujo superficial de agua como requisito esencial en la formación y mantenimiento de las bandas. Según esta idea, las interbandas desprovistas de vegetación actuarían como fuentes mientras que las franjas vegetales como sumidero.

Las finas partículas que conforman la interbanda reducirían la permeabilidad al agua de lluvia, creando una corriente superficial que se desplaza pendiente abajo. Dado que la superficie es más rugosa bajo la vegetación, las irregularidades favorecerían la infiltración del agua y la retención de sedimentos. Como consecuencia, en las partes superiores de las franjas el aporte de agua propiciaría la colonización por nuevos individuos; mientras que en el resto (partes central e inferior de las bandas) el agua comenzaría a escasear destruyendo la vegetación. Globalmente, se observaría movimientos de ascensión en las bandas.

En apoyo de esta explicación se encuentra que el agua infiltrada en las bandas excede entre 1.5 y 2.5 veces la precipitación local (Hemming 1995, Cornet et al. 1988, Bromley et al 1997).

2.4. Ascensión de las bandas

El modelo de Thiéry et al. (1995) para el desarrollo de bandas de vegetación conduce a una migración de las mismas aguas arriba, lo que implicaría una modificación del terreno con el tiempo en consecuencia con el tramo de banda que sustenta; es decir, una evolución de las cortezas.

Debido a las fuertes variaciones espaciales y temporales de las lluvias características de las regiones semiáridas, la monitorización de la erosión durante largos periodos de tiempo no parece viable para estimar la velocidad de ascensión de las bandas; por ello, en Chappell et al. (1999) proponen utilizar la técnica del Cesio 137 para medir el flujo neto del terreno de los últimos treinta años. El objetivo de este experimento es verificar las transiciones en la estructura del *tiger bush* y estimar la velocidad de ascensión de las bandas.

El área de estudio se encuentra a 70 km al este de Niamey, en una región caracterizada por intensas lluvias de corta duración durante la estación húmeda e importantes desplazamientos de polvo. El muestreo se realiza sobre un transecto de 70 m perpendicular a la pendiente abarcando dos franjas vegetales y la interbanda entre ambas. En total se recogen muestras de veinticuatro posiciones distribuidas de manera desigual: en la parte inferior del transecto se colocan veintiún puntos de muestreo mientras que en la parte superior sólo tres; ya que se presupone que la tasa de sedimentación es menor en esta última parte.

Las muestras se extraen en hoyos de 0.01 m² de sección y profundidad variable hasta alcanzar la capa ferruginosa. Se somete a cada muestra a un proceso de pesado, uniformización y submuestreo. Sobre estas submuestras se aplica un lavado de la materia orgánica por medio de una desintegración ultrasónica y se recoge la distribución de partículas según su tamaño: arcilla (2µm), limo (60µm) y arena (1128µm). La actividad del ¹³⁷Cs se determina con un espectrómetro de rayos gamma.

Como valor de referencia de la concentración de ¹³⁷Cs se considera una región vecina poblada únicamente por hierba anual. El motivo se debe a un exceso en la concentración de ¹³⁷Cs en la zona de la meseta, debido a una acumulación preferente bajo la vegetación. Con estas consideraciones se ha encontrado un ajuste exponencial entre la concentración específica C_i (Bq/kg) y la profundidad (en la mencionada región vecina) D_i (cm):

$$\log_{10} C_i = E - S \cdot D_i \quad (E = 0.933, S = 0.034) \quad (2)$$

El flujo neto de suelo se calcula a partir de los cambios en las concentraciones de ¹³⁷Cs a través del modelo desarrollado por Zhang et al. (1990) para pastizales. Según este modelo, de la diferencia entre la concentración de ¹³⁷Cs en un punto y el valor de referencia se estima la profundidad del terreno suprimido. La pérdida media anual de suelo Y (t/ha/año) viene dada por:

$$Y = 100 \ln(1 - X_1) / -SPE \quad X_1 = 1 - A/R \quad (3)$$

donde S es el coeficiente de forma de la distribución de profundidad, P el número de años transcurridos desde 1963, A (Bq/m²) la actividad por unidad de área en un determinado lugar y R (Bq/m²) la actividad de referencia de la zona (2066 ± 125 Bq/m²). Para que este modelo sea válido en la meseta del *tiger bush* se añade un término adicional $E = 1.5$ (proveniente de un ajuste empírico), y se considera $S = 0.144$ en vez del 0.034 del lugar de referencia. Hasta ahora con el modelo de Zhang et al. (1990) no se ha tenido en cuenta la relación entre las ganancias de suelo y la concentración de ¹³⁷Cs. Asumiendo que la concentración de ¹³⁷Cs en el material depositado bajo la vegetación es constante la ganancia anual media Y (t/ha/año) queda:

$$Y = 10 \frac{DBX_2F}{T} \quad X_2 = 1 - R/A \quad (4)$$

siendo D (m) la profundidad de la muestra, B (kg/m³) la densidad del terreno y T los años transcurridos desde 1963. El parámetro $F = 0.1$ es un ajuste que tiene en cuenta la acumulación preferente de ¹³⁷Cs bajo la vegetación.

Los resultados muestran un dominio de la proporción de limos a lo largo de todo el transecto (figura 5). En las zonas cubiertas de vegetación, el exceso de limos se debe a la deposición del polvo en suspensión; mientras que en las interbandas el aporte es causado por el flujo de agua originado tras las lluvias intensas, que arrastra material desde la zona de senectud hasta las zonas des pobladas donde la deposición por transporte aéreo es poco frecuente.

Las proporciones de arcilla y limos en la zona central (C) y en la zona de senectud (D) son muy similares, decreciendo a lo largo de la zona de escorrentía (R) en contraposición a la arena que aumenta hasta alcanzar la zona de sedimentación (S). Asimismo, se observa una clara relación entre las distribuciones de limo y ¹³⁷Cs en todo el transecto: aumento en la zona de sedimentación y disminución en las zonas R y D.

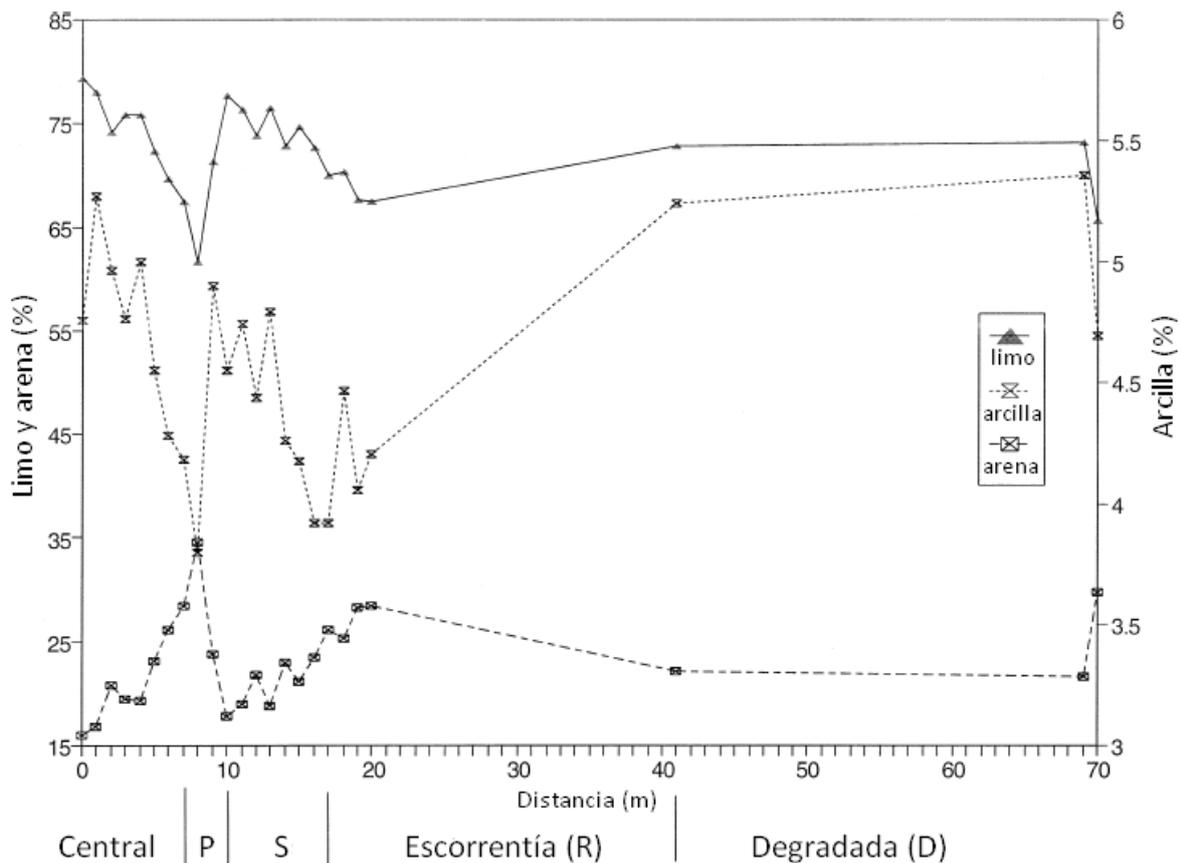


Figura 5: Porcentajes de la arena, limo y arcilla a lo largo de las distintas zonas del transecto. Gráfica obtenida de Chappell et al. (1999).

Los estudios del flujo de suelo basados en la técnica del ^{137}Cs conducen a una pérdida de terreno con valores entre -63 y $+14\text{t/ha/año}$ en prácticamente todo el transecto, siendo más intensa en las zonas de escorrentía y de degradación. El único tramo con ganancia neta de suelo (4t/ha/año de media) se encuentra en la zona de sedimentación, y es debida no sólo a la acumulación por flujos superficiales sino también al aporte de polvo.

En particular, el transecto de estudio presenta un montículo junto a la zona de ganancia que explicaría la pérdida de suelo en la parte central de la banda: la inclinación del terreno es mayor en la parte baja del montículo, y el flujo superficial originado durante las intensas lluvias arrastraría material de la zona de vegetación; a su vez, pendiente arriba el montículo crearía una barrera muy efectiva frente a flujos poco intensos, favoreciendo la sedimentación, reduciendo el desnivel de la pendiente y propiciando la germinación de semillas, con el consecuente desplazamiento de las bandas colina arriba. Mediante pruebas de dendrocronología sobre un ejemplar de *Guiera senegalensis* próximo al montículo se ha comprobado como el material se ha estado depositando al menos durante los últimos diecinueve años. Asumiendo que la distancia entre el borde superior de la zona S y el centro del montículo (entre siete u ocho metros) coincide con la migración de las bandas en los últimos diecinueve años, se estima la velocidad de ascensión en $0.37 - 0.42 \text{ m/año}$.

Mediante la pérdida total de suelo durante los últimos treinta y dos años (F) se puede calcular la distancia desde el centro del montículo (M) como

$$M = -0.0618F + 2.1902 \quad (5)$$

Aplicando (5) sobre los extremos de las zonas de sedimentación ($F = -63.82\text{kg/m}^2$) y de escorrentía ($F = -103.03\text{kg/m}^2$) resulta una ascensión de 6.1 y 8.6m ; es decir, velocidades entre 0.19 m/año y 0.27 m/año .

2.5. Redistribución del agua en las zonas del tiger bush

Para verificar la hipótesis de la redistribución del agua en el patrón *tiger bush* S. Galle et al. (1999) realizan medidas de la cantidad e intensidad de las lluvias en un área de $200 \times 200\text{m}^2$ al noroeste de Niamey, abarcando tres arcos de vegetación. La pendiente media en esa zona es del 0.2% con valores comprendidos entre el 0.06% y el 0.5% . La duración del proceso de medición abarca cuatro estaciones húmedas y tres estaciones secas. Las distribuciones de lluvia obtenidas (ver figura 6) muestran periodos continuos de precipitación (distribución monomodal) interrumpidos durante intervalos de menos de 20 días, y siempre al principio o al final de la estación húmeda. La precipitación media para cada año es de 425 mm (1992), 490 mm (1993), 678 mm (1994) y 538 mm (1995).

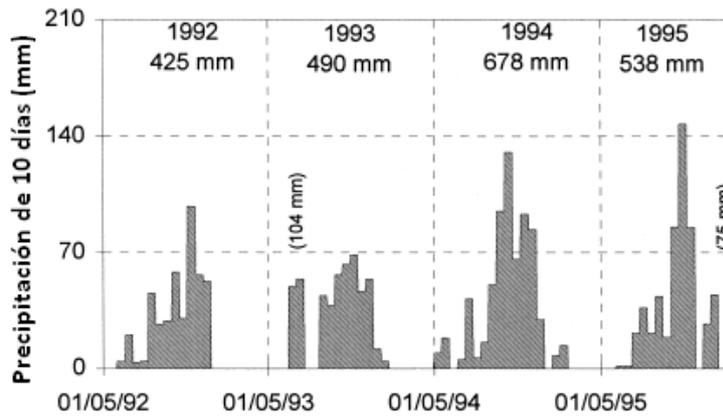


Figura 6: Registro de precipitación (lluvias durante diez días) para los años de investigación (1992-1995). En la parte superior se muestran las precipitaciones anuales medias. Gráfica obtenida de Galle et al. (1999).

En lugar de la delimitación convencional de cinco zonas para la unidad banda-interbanda, los autores de Galle et al. (1999) prefieren trabajar con cuatro regiones (zona despoblada, borde superior de la franja vegetal, cuerpo o núcleo de vegetación y zona de senectud).

La medición de la escorrentía se lleva a cabo mediante la instalación de tanques de $1m^3$ situados en la parte inferior de parcelas delimitadas con marcos de hierro hundidos 10 cm en el suelo. Puesto que se asume que no existen flujos superficiales de agua sobre el terreno cubierto de biomasa, los medidores son instalados únicamente en la interbanda y en los terrenos superior e inferior de las franjas vegetales. Para el caso de la interbanda se coloca un segundo tanque a fin de almacenar el exceso de agua del primero. El contenido de cada tanque es medido tras las tormentas.

Los perfiles de humedad se miden empleando sondas encajadas en agujeros de su mismo diámetro para garantizar un fuerte contacto con el terreno. Cada una de las cuatro zonas de la unidad banda-interbanda contiene al menos un tubo de acceso. En una primera línea la profundidad de los tubos varía de 0.90 m a 120 cm; mientras que en la segunda es de 3.40 m, a excepción del centro de la banda donde la profundidad es de 5.40 m.

Durante la época de lluvias el muestreo se realiza tras las tormentas. En caso de que no se produzcan precipitaciones la frecuencia de muestreo se disminuye a una vez por semana (en la estación húmeda) o a una vez al mes (en la estación seca).

Los ajustes a las mediciones de escorrentía revelan un valor umbral de la precipitación por debajo de la cual no se crean flujos de agua (ver figura 7):

$$Runoff = \begin{cases} 0 & P < P_T \\ \alpha(P - P_T) & P \geq P_T \end{cases} \quad (6)$$

Estos valores críticos para la precipitación (P_T) difieren según la zona que estemos considerando. Una vez la precipitación rebasa este umbral, la escorrentía aumenta linealmente, siendo la pendiente α dependiente también de la región del transecto: es máxima en la zona despoblada (70%), se reduce en la parte inferior de la vegetación (42%) y es mínima en el extremo superior (15%). Contrariamente, el valor umbral de la precipitación aumenta en sentido contrario: $5 \pm 1mm$ (interbanda), $15 \pm 4mm$ (zona de senectud) y $30 \pm 10mm$ (zona superior de la banda vegetal). El ajuste por funciones a trozos se usará para modelar la escorrentía a partir de la precipitación.

Los perfiles de agua contenida en el suelo (figura 8) revelan una cantidad fuertemente ligada al terreno que no puede ser aprovechada por las plantas ni redistribuida. Con independencia de las precipitaciones durante la estación lluviosa, estos mínimos permanecen constantes año tras año. El máximo de agua, en cambio, sí depende de la actividad durante la estación lluviosa. La diferencia entre el máximo y el mínimo de agua retenida en el subsuelo caracteriza la infiltración y la cantidad aprovechable para las plantas.

Dependiendo de la zona de la unidad banda-interbanda, la cantidad de agua disponible varía significativamente. En la zona despoblada, por ejemplo, el agua infiltrada no supera los 50 cm de profundidad. En la parte superior de la banda de vegetación se almacena una gran cantidad de agua con infiltraciones muy variables con la precipitación, así se alcanzan los 80 cm de profundidad en 1993 hasta los 2.4 m de 1994 (año especialmente lluvioso). En el núcleo central de la banda el frente de infiltración rebasa la profundidad mínima de los tubos de muestreo (5.40 m), y es la zona con la mayor cantidad de agua acumulada. Finalmente, la zona de senectud retiene poca cantidad de agua aunque supera a la interbanda.

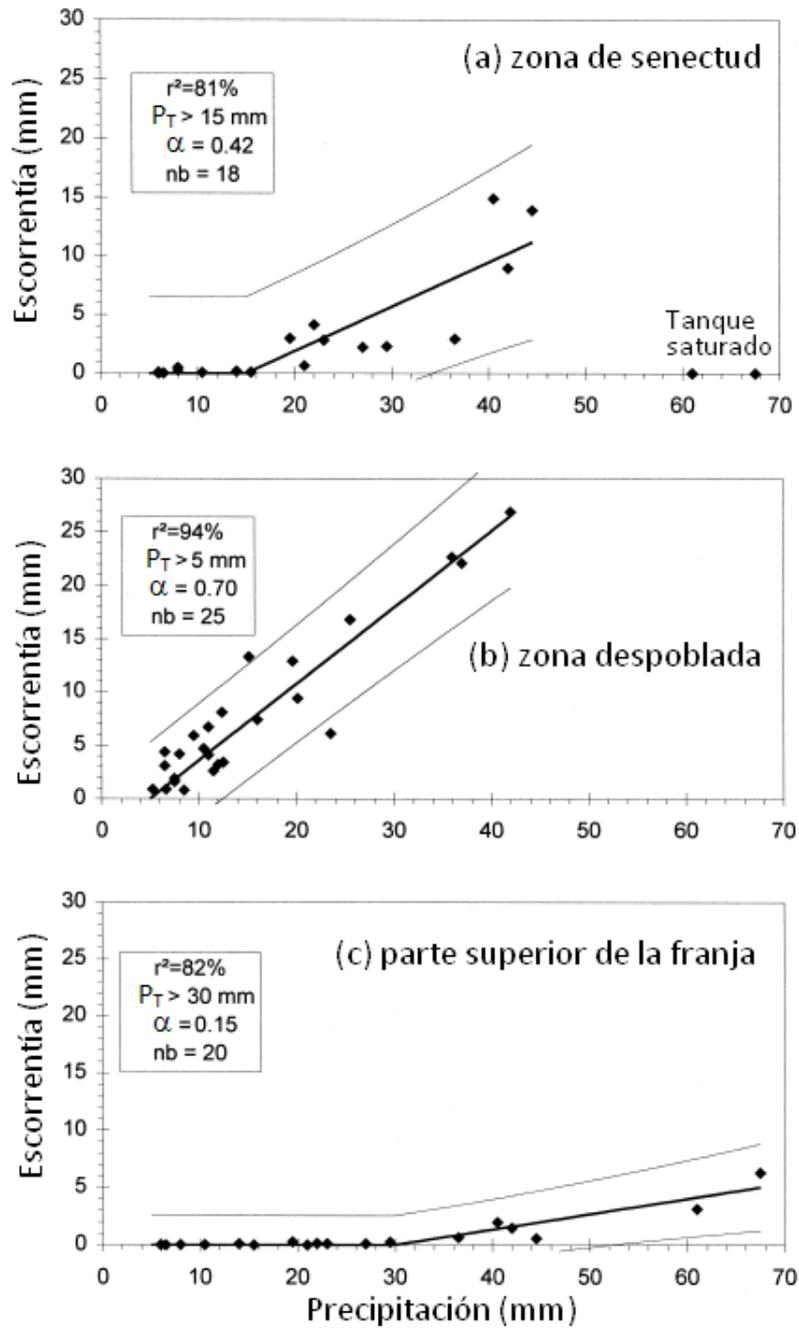


Figura 7: Relación obtenida entre la escorrentía generada en cada zona con la precipitación media. Recordemos que se asume que en la zona central no se producen flujos superficiales de agua. Gráfica y ajustes de Galle et al. (1999).

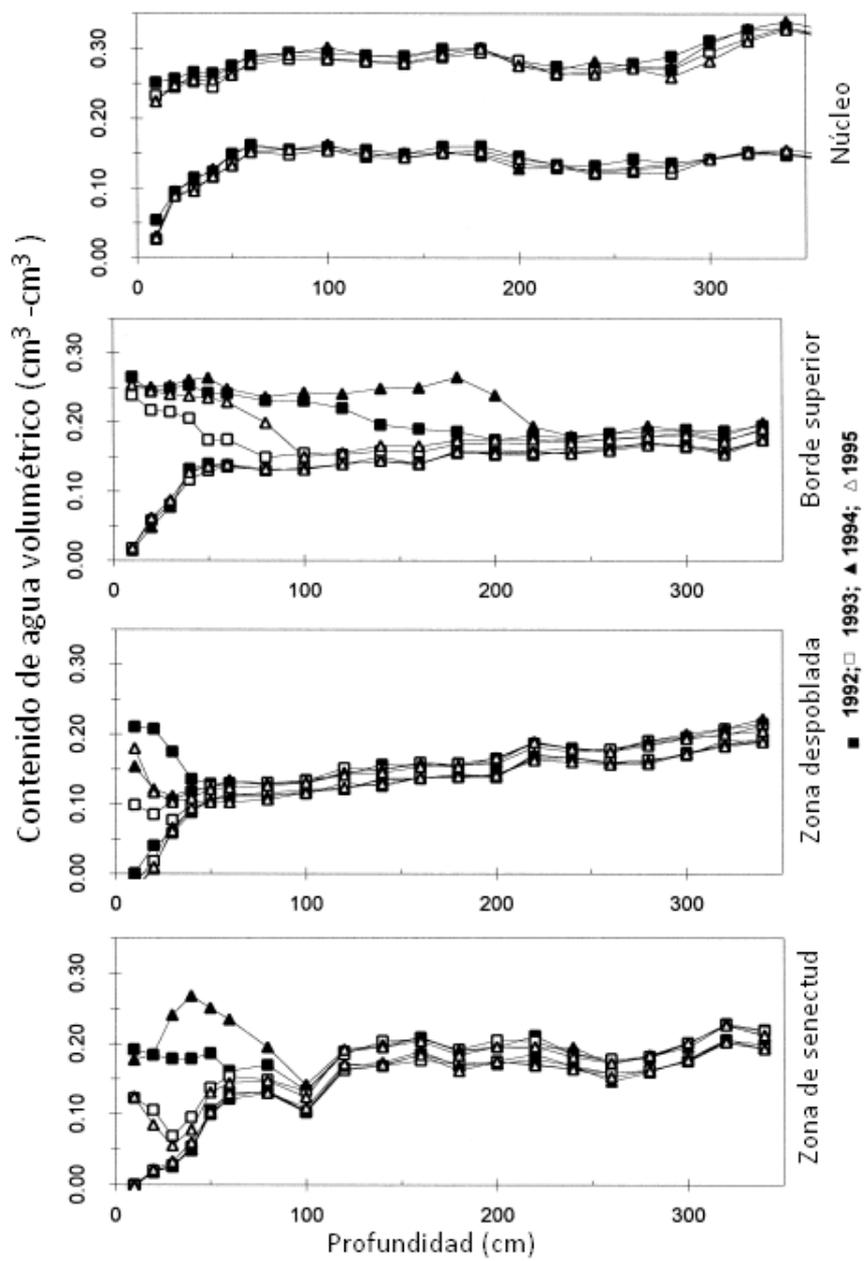


Figura 8: Rango anual en el agua contenida bajo el suelo para cada una de las cuatro zonas. Gráfica extraída de Galle et al. (1999).

En cada región del *tiger bush* la infiltración se debe al balance del agua precipitada y de los flujos como:

$$\text{Infiltración} = \text{Precipitación} + \text{Flujo entrante} - \text{Flujo saliente} \quad (7)$$

La precipitación es medida y el flujo saliente se obtiene por medio del ajuste (6), pero el cálculo del flujo entrante requiere una serie de hipótesis: no existen flujos laterales de agua (toda la escorrentía se desplaza pendiente abajo), el núcleo central de las bandas actúa como sumidero y no se producen flujos salientes de este. Con estas consideraciones, teniendo en cuenta que todo flujo entrante se corresponde con el flujo saliente de una zona anterior se llega a una expresión para la infiltración en la zona z de:

$$\text{Infiltración} = \text{Precipitación} - F_{\text{sal}}(z) \quad (8)$$

válido para las “zonas fuente” (interbanda, borde superior y zona de senectud). Para la “zona sumidero” (núcleo de vegetación) se tiene:

$$\text{Infiltración} = \text{Precipitación} + F_{\text{ent}} = \text{Precip.} + \sum_z \frac{L_z}{L_{\text{núcleo}}} F_{\text{sal}}(z) \quad (9)$$

siendo F_{sal} y F_{ent} los flujos salientes y entrantes respectivamente. Puesto que todas las áreas tienen igual ancho (el transecto es rectangular), sólo participan las longitudes de cada tramo L_z .

Por otro lado, la infiltración también equivale a la variación en el contenido de agua del terreno (ΔS), más el drenaje (D) y la evapotranspiración real (ETR). La variación ΔS puede medirse con sondas. El drenaje, por contra, debe asumirse cero en todas las regiones a pesar de que puede darse en el núcleo de vegetación; sin embargo, la aproximación $D = 0$ es válida en los extremos superior e inferior de las bandas y en la zona despoblada.

La evapotranspiración real se calcula por el método desarrollado por Monteny et al. (1997) como:

$$\frac{ETR}{ETP} = \begin{cases} (0.6)^{-1} S/S_{\text{máx}} & 0 < S/S_{\text{máx}} \leq 0.6 \\ 1 & 0.6 < S/S_{\text{máx}} \leq 1 \end{cases} \quad (10)$$

siendo ETP el potencial de evapotranspiración y $S/S_{\text{máx}}$ la fracción de agua disponible.

La comparativa entre la infiltración calculada por el modelo planteado (ecuaciones 8 y 9), y la obtenida a través de la medición de ΔS corregida de ETR (ecuación 10) revelan un buen ajuste en la interbanda, donde un gran número de puntos está contenido dentro del nivel de confianza del 95 % (ver figura 9).

Para la parte superior de la banda las mediciones muestran una gran dispersión con respecto al ajuste por funciones a trozos. La explicación a este comportamiento puede deberse a la gran variación que llega a experimentar el agua retenida por el terreno, a juzgar por la correlación entre el error y la cantidad de agua almacenada (Galle et al., 1999). Por otro lado, también es atribuible al crecimiento de vegetación ya que la hierba anual presente en esa zona ralentiza el flujo de agua hacia el núcleo y aumenta la infiltración. Además, la actividad de las termitas ligada al desarrollo de vegetación aumenta la porosidad del terreno y destruye la corteza. En consecuencia, es posible que al final de la estación de lluvias parte de la escorrentía quede retenida en esta zona debido a la aparición de vegetación.

En la zona central de la banda el modelo logra ajustar con bastante precisión las observaciones. Se confirma que esta zona actúa como sumidero de la escorrentía originada pendiente arriba llegando a mostrar una infiltración cuatro veces superior a la precipitación. Estas condiciones permiten, por ejemplo, explicar el desarrollo de especies como la *Gardenia sokotensis* y la *Combretum nigricans* sin darse las condiciones climáticas óptimas.

Las contribuciones relativas a este sumidero están dominadas por la interbanda (62 %), seguida de la zona de senectud (10 %) y la zona superior de la franja (1 %). La lluvia directa es responsable del 27 % restante de agua infiltrada.

Por último, en la zona de senectud el modelo proporciona una infiltración demasiado alta para precipitaciones elevadas. La explicación a este comportamiento radica en que para lluvias muy intensas el núcleo de vegetación también se comporta como fuente (idea rechazada en las hipótesis para el flujo entrante), la escorrentía originada en la zona central alimentaría de agua la parte degradada.

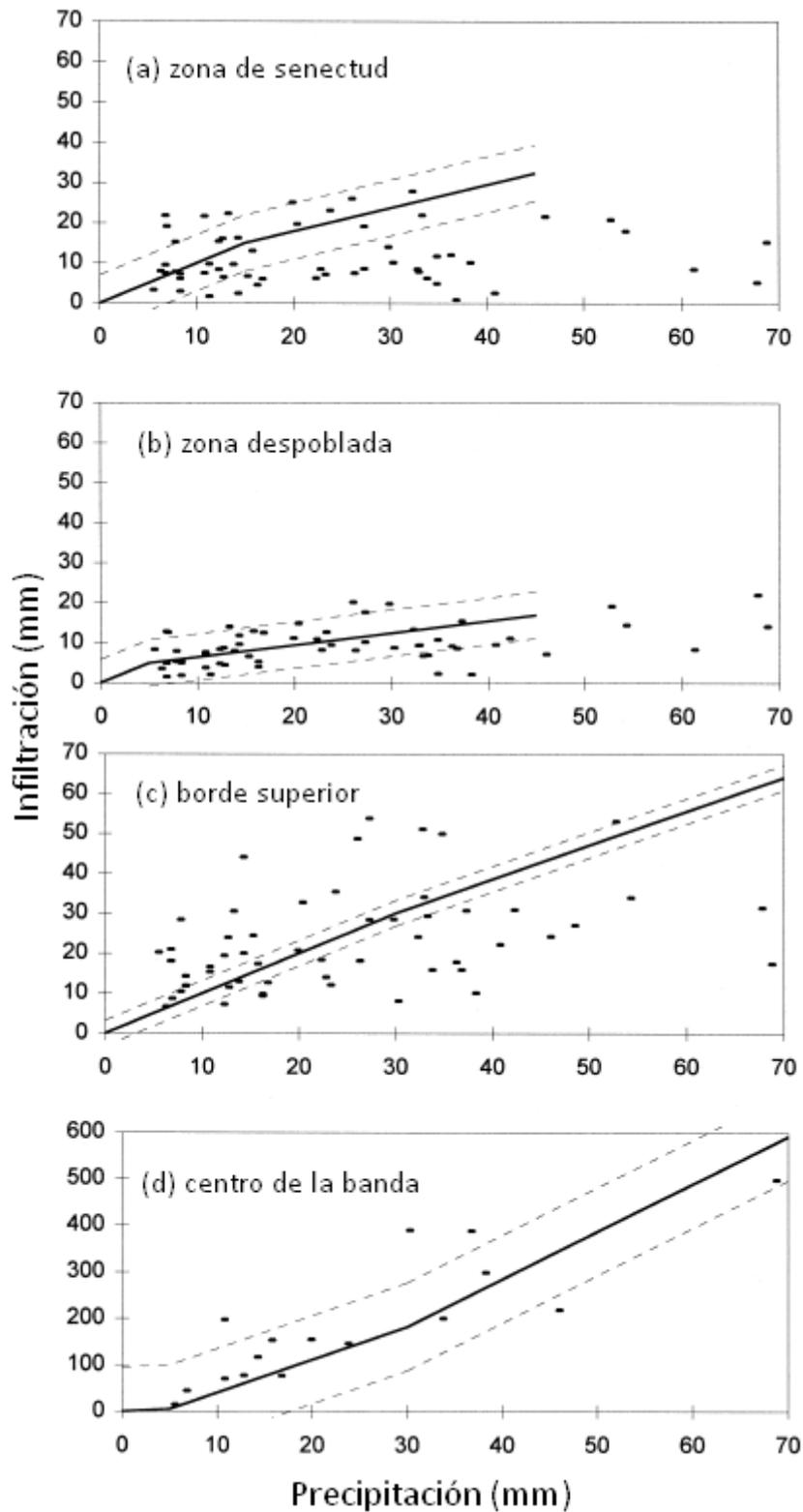


Figura 9: Comparativa entre las mediciones de infiltración (puntos) con las predicciones del modelo (ec. 6, línea continua). Las líneas discontinuas indican el intervalo de confianza del 95%. Figuras obtenidas de Galle et al. (1999).

2.6. Eficiencia y productividad del tiger bush

C. Valentin y J. M. d' Herbès (1999) se centran en la influencia de la lluvia en la producción de biomasa del *tiger bush* nigerino. Su zona de trabajo está distribuida a lo largo de un rectángulo de 200 km de longitud orientado de norte a sur y situado al este de Niamey (figura 10). En total se reparten diez transectos locales situados en nueve puntos diferentes (en Dingazi hay dos transectos), cada uno de los cuales abarca cinco longitudes de onda empezando desde la zona de senectud de la banda superior. Dentro de cada longitud de onda se hace la distinción entre las cinco zonas convencionales de cortezas y vegetación propuestas por Thiéry et al. (1995) (D, R, S, P y C). El fitovolumen $PV(m^3)$ para cada una de estas zonas se calcula como

$$PV_z = s \cdot l_z \cdot Sc_z \cdot MSh_z \quad (11)$$

siendo l_z (cm) la longitud del transecto, Sc_z (%) la cobertura del suelo y MSh_z (m) la altura media de la vegetación leñosa. Los subíndices z indican la zona dentro del transecto, y el parámetro s (anchura del transecto) se corresponde con la unidad ($s = 1$ m).

Para calcular la fitomasa WM (kg) a partir del fitovolumen $PV(m^3)$ se multiplica este último por el factor de conversión 1.64 kg/m^3 .

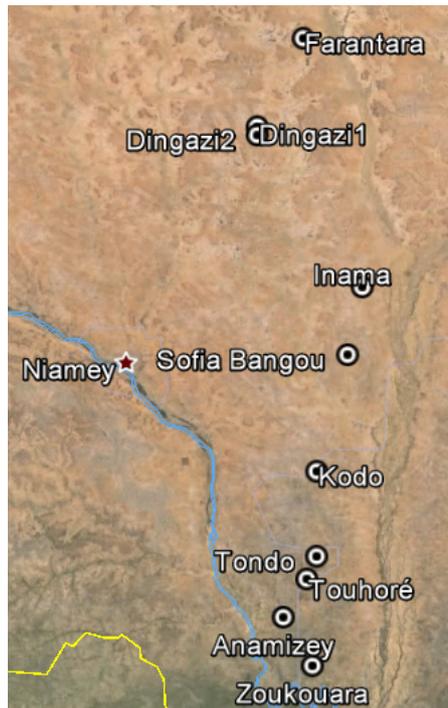


Figura 10: Lugares de colocación de los transectos en Valentin y d'Herbès (1999). En Dingazi se ubican dos transectos mientras que en resto de lugares sólo uno.

Dentro de la fitomasa WM conviene distinguir entre la fitomasa de leñosas por hectárea en la meseta del patrón (WMp) de su análoga en el núcleo de vegetación (WMt). La relación entre ambas viene dada por la fracción de transecto ocupada por el núcleo vegetal de las bandas (Iz): $WMp = WMt \cdot Iz$. Del mismo modo, dentro de la fitomasa por hectárea de meseta WMp debemos distinguir entre la parte observada sobre el terreno WMo y la parte que ha sido talada (WMc). El valor de WMc se estima a partir de la explotación forestal a 150 km a la redonda de Niamey, asumiendo ciertas simplificaciones sobre el transporte de madera, intensidad de la tala y fracción de *tiger bush* afectada.

Aparte de la masa de vegetación leñosa, también es necesario conocer el historial de precipitaciones de la zona. Como se ha mencionado a principios de sección, la climatología en la región del *tiger bush* se caracteriza por una gran variación latitudinal de las precipitaciones. Lebel et al. (1992) estimaron un aumento de 100 mm en la precipitación anual media por cada descenso de un grado en latitud, considerando el régimen de precipitación de los años 1950 a 1989. A partir de los hallazgos de Sivakumar et al. (1993), se encuentra una relación empírica entre la precipitación media anual Ra_{sp} y la latitud L_s (expresada en grados) en un intervalo de p años:

$$Ra_{sp} = Ra_{np} - 179.12 (L_s - 13.5) \quad (12)$$

El valor de Ra_{np} (lluvia anual promediada sobre p años) en Niamey se calcula a partir del registro de pluviometría disponible para la capital nigerina desde 1905.

p (años)	R ²
5	0.71
7	0.81
8	0.83
10	0.82
15	0.73

Tabla 1: Correlaciones obtenidas para el ajuste de WMt(MIn) a un polinomio de segundo grado para varios periodos de tala. Tabla construida a partir de la información proporcionada en Valentin y d’Herbès (1999).

Para modelar la distribución de agua en las distintas zonas se hacen una serie de simplificaciones. En primer lugar se agrupan como zonas de escorrentía a las regiones D, R, S y P (ver figura 4); mientras que la franja vegetal constituye la zona de infiltración. En segundo lugar, la infiltración (In) y los flujos entrantes (On) y salientes (Off) se calculan a partir del modelo de Casenave y Valentin (1992). Dadas las similitudes entre las cortezas tipo ERO y MERO (cuya diferencia fundamental es la presencia de algas y musgos) se agrupan bajo una misma clase. Por último, para la primera zona de escorrentía (la situada en la parte más alta del transecto) se supondrá que no recibe flujo de agua de zonas superiores.

Conviene destacar que a diferencia del modelo de Galle et al. (1999) (visto en 2.5), en esta ocasión las propiedades de infiltración y transporte de agua dependen del tipo específico de corteza, y no de las zonas en que se divide cada longitud de onda. Por ejemplo, para el modelado de la infiltración y el flujo de agua en la zona R debemos tener en cuenta los coeficientes de flujo saliente $Rc(\%)$ (*run-off*) y de infiltración $Ic(\%) = 1 - Rc$ propios de las cortezas ST3, G, ERO, y MERO (ver figura 4).

Finalmente, las ecuaciones para este modelo son:

$$Off_z = Ra \sum_{s=1}^n Rc_s C_s \quad (13a)$$

$$On_z = Off_{z-1} (l_{z-1}/l_z) \quad (13b)$$

$$In_z = Ic_z (Ra + On_z) \quad (13c)$$

El parámetro $l_z(\%)$ se corresponde con la fracción de longitud abarcada por la zona z , $Ra(\text{mm})$ es la precipitación anual media y $Rc_s(\%)$ y $C_s(\%)$ son, respectivamente, el coeficiente de *run-off* y la fracción de superficie para la corteza tipo s . Para una zona z , el sumatorio presente en (13a) se corresponde con el coeficiente medio de run-off Rc_z ; siendo $Ic_z = 1 - Rc_z$ el coeficiente de infiltración en dicha zona.

A partir de las ecuaciones (13) se define la eficiencia en la captura de agua WHE (Water Harvesting Efficiency) como el cociente entre la infiltración In y la precipitación Ra particularizado a la región de infiltración:

$$WHE = \frac{In}{Ra} = I_{iz} \left(1 + Rc_{rz} \frac{Rz}{Iz} \right) \quad (14)$$

Considerando en (14) el promedio de la infiltración sobre las cinco longitudes de onda y la precipitación anual media sobre los últimos quince años Ra_{15} (como consecuencia de una mejor correlación en el estudio del IBR, ver sección 2.7), las simulaciones arrojan una dependencia lineal en la eficiencia WHE con Ra_{15} :

$$WHE = -0.0064Ra_{15} + 5.386 \quad (R^2 = 0.72) \quad (15)$$

Otros resultados de las simulaciones son la dependencia con Ra_{15} del cociente Rz/Iz (ver ecuación 16), de la fracción de área ocupada por el núcleo de las franjas (ec. 17), y la relación polinómica entre la fitomasa WMt y la infiltración media MIn (ec. 18).

$$Rz/Iz = -0.0136Ra_{15} + 9.96 \quad (R^2 = 0.79) \quad (16)$$

$$Iz = 0.0008Ra_{15} - 0.1237 \quad (R^2 = 0.75) \quad (17)$$

$$WMt = -0.0001MIn^2 + 0.29MIn - 129.85 \quad (R^2 = 0.83) \quad (18)$$

La ecuación (18) considera la tala de árboles durante un periodo de ocho años; ya que el ajuste a un polinomio de segundo grado mostraba mayor correlación (véase tabla 1 para otros intervalos de tiempo).

La expresión 17 implica un núcleo de vegetación de área nula para $Ra_{15} \approx 155$ mm; por otra parte, el sistema pasa a ser ineficiente si $WHE < 1$, lo que según (15) equivale a $Ra_{15} > 685$ mm. De acuerdo con estos resultados el *tiger bush* sólo podría existir en regiones cuya precipitación media se encuentre en el rango de valores de 155 mm a 685 mm.

A pesar de que es posible encontrar una expresión analítica para $WMt(Ra_{15})$ empleando (13c), (14), (18) y (16), la dependencia es compleja. Sin embargo, $WMt(Ra_{15})$ admite una buena aproximación a un polinomio de grado cuatro. Si consideramos la fitomasa de las plantas leñosas sobre toda la meseta el resultado para $WMp(Ra_{15}) = WMt \cdot Iz$ debería ser un polinomio de quinto grado, cuya representación se muestra en la figura 11. De acuerdo con esta representación gráfica, la producción del *tiger bush* alcanzaría un máximo cuando $Ra_{15} \approx 550$ mm, por encima de la cual decae bruscamente. En Valentin y d'Herbès (1999) se compara la productividad del *tiger bush* nigerino con otras distribuciones que no presentan patrón, y se verifica que el *tiger bush* resulta menos eficiente que las plantaciones industriales de Sahel al rebasar $Ra_{15} = 550$ mm.

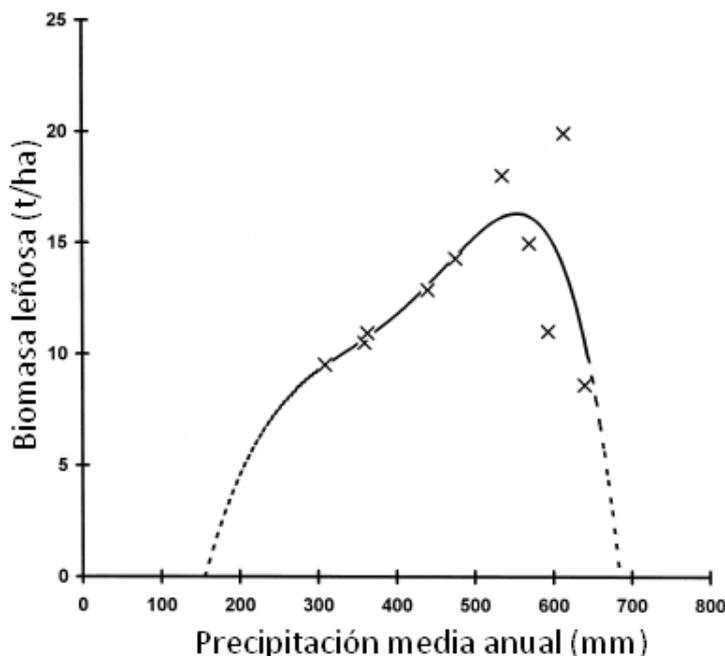


Figura 11: Producción de fitomasa leñosa por hectárea de meseta (WMp) de *tiger bush* frente a la precipitación media. Existe un máximo de productividad cerca de los 550mm anuales. De acuerdo con la extrapolación del ajuste (línea discontinua) el *tiger bush* queda confinado a regiones con precipitación entre 155mm y 685mm. Figura obtenida de Valentin y d'Herbès (1999).

2.7. Observaciones sobre IBR

Los estudios de Valentin y d'Herbès (1999) sobre las imágenes aéreas de los nueve lugares con patrón bandeado de la figura 10, captadas entre 1950 y 1992, así como las observaciones de campo (1995) revelan una gran dependencia del cociente interbanda/banda (ó IBR por sus siglas en inglés) con la precipitación (véase expresión 19). Como periodo de tiempo sobre el que promediar la cantidad de agua precipitada, los autores se decantan por un periodo de 15 años al mostrar una mayor correlación en los ajustes (ver tabla 2 para el resto de años).

$$IBR = 4.13 \exp(-0.0026Ra_{15}) \quad (R^2 = 0.76) \quad (19)$$

De acuerdo con la figura (12), por debajo de $Ra_{15} = 350$ mm el cociente IBR experimenta un gran crecimiento. La tendencia decreciente al aumentar Ra_{15} indica que las bandas de vegetación requieren de áreas menores para capturar el agua precipitada (fundamentalmente en las interbandas, donde la escorrentía es más pronunciada) en ambientes más húmedos.

p (años)	R ²
5	0.60
10	0.64
15	0.76
20	0.68

Tabla 2: Correlaciones obtenidas en el ajuste a exponencial de $IBR(Ra_p)$ para varios años. Tabla construida a partir de la información disponible en Valentin y d'Herbès (1999).

Ra (mm)	IBR
400-450	2.1
450-600	1.2
600-800	0.9

Tabla 3: IBR en función de la precipitación anual media obtenidos por Ambouta (1984).

Para este estudio concreto, los valores del cociente IBR están comprendidos entre 0.51 y 2.33 en función de las condiciones climáticas. Estos resultados concuerdan con las mediciones de Ambouta (1984) sobre la misma región (ver tabla 3), donde además se verifica que IBR se reduce conforme la precipitación aumenta. En regiones aún más áridas como Jordania, White (1969) informa de bandas con un IBR todavía mayor, comprendido entre 5 y 20. En Australia, Slatyer (1961) también encuentra formaciones bandeadas con un IBR relativamente alto, entre 3 y 5 para una región de precipitación media anual de 250 mm. Sin embargo, este resultado parece deberse a la existencia de plantas perennes, flores anuales y árboles aislados que estorban en la creación de escorrentía sobre las interbandas. Las simulaciones de Yizhaq et al. (2005) revelan una ley exponencial para *IBR* similar al ajuste de Valentin y d'Herbès (1999).

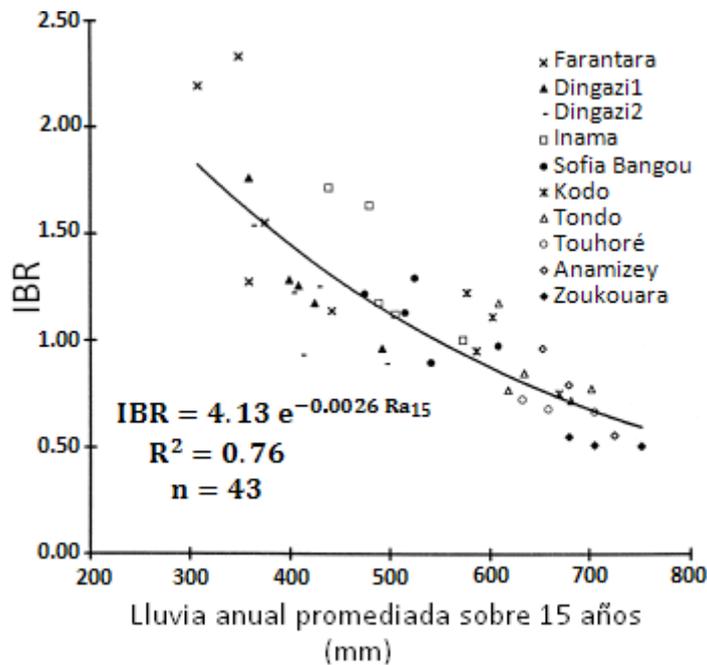


Figura 12: Dependencia del cociente IBR con la lluvia anual promediada sobre 15 años Ra_{15} . Figura obtenida de Valentin y d'Herbès (1999).

2.8. Efectos de la privación de escorrentía sobre el tiger bush

En las subsecciones anteriores se ha comprobado como la redistribución de recursos, en forma de flujos de agua desde las zonas menos pobladas hasta la cubierta central de la vegetación, es el mecanismo subyacente que mantiene al ecosistema conocido como *tiger bush*. Sin embargo, los estudios previamente comentados no consideraban los efectos de la supresión de la escorrentía superficial; a lo sumo tenían en cuenta una alteración en la precipitación media (cambios en la eficiencia de la captura del agua, variaciones en IBR, menor producción de biomasa leñosa o la desaparición del *run-off* entre otros).

A lo largo de los años 1992 a 1995, J. Seghieri y S. Galle (1999) privaron a un transecto de *tiger bush* de flujo superficial mediante un muro (de 40m de largo, 60 cm de alto, 20 cm de espesor y 25cm enterrado en el suelo), y comprobaron los cambios debidos a su construcción contrastando con un transecto de control (no afectado por el muro, permitiendo el flujo aguas abajo).

La zona de estudio consiste en dos transectos de 50×40 m sitios en una región del suroeste nigerino (a unos 75 km al noreste de Niamey). Cada uno de los transectos abarca una banda vegetal y su respectiva interbanda superior. La zona superior de la franja vegetal está poblada por una cobertura anual y ejemplares de *Guiera senegalensis*; mientras que en la parte central domina la especie *Combretum micranthum*.

Los perfiles de humedad se extraen a partir de sondas. En total se instalan ocho tubos de acceso: uno en cada zona (tramo despoblado, parte superior de la banda vegetal, núcleo y zona de senectud) para cada transecto. La

monitorización abarca un periodo de cuatro años con intervalos de lecturas dependientes de los eventos lluviosos (uno, dos y cuatro días tras la precipitación). En la estación seca el muestreo se reduce a una vez al mes.

El recuento de vegetación se realiza sobre las partes superior y central de las bandas, subdividiendo el terreno en parcelas de 5×20 cm e identificando los ejemplares de cada especie. La frecuencia de muestreo oscila entre una y dos veces por semana, y la población abarca desde las plántulas identificables hasta ejemplares marchitos.

El recuento revela dos especies dominantes y un tercer grupo de varias especies minoritarias. Las dos especies herbáceas dominantes son *Microchloa indica* (L. F.) P. Beauv (Gramineae) y *Cyanotis lanata* Benth (Commelinaeae) con un 67 % y 21 % de los individuos respectivamente.

La fenología y el potencial hídrico en las hojas se registró para la especie *Guinera senegalensis* entre 1994 y 1995, y sólo en 1995 para los individuos de *Combretum micranthum*. En cada transecto, la fenología se monitorizó para diez ejemplares de *Guiera senegalensis* en la zona pionera y veinte de *Combretum micranthum* sitios en el núcleo central de la banda. De entre esos individuos se seleccionan tres ejemplares de *Guiera senegalensis* y cinco de *Combretum micranthum* para registrar el potencial hídrico en sus hojas. El potencial hídrico en las hojas medido antes del amanecer indica la disponibilidad de agua en la zona de enraizamiento; mientras que el mínimo de potencial se corresponde a con el máximo estrés atmosférico e hídrico.

Tras la construcción del muro, el aumento en la infiltración conforme se desciende hacia la vegetación se mantiene; así como el decrecimiento hacia la zona de senectud. Comparando los dos transectos, a pesar de que se hayan observado diferencias en la cantidad de agua disponible para los arbustos (hasta un metro de profundidad), los autores atribuyen esta diferencia a la heterogenidad espacial al observarse discrepancias similares en la capa superficial (0-10 cm) antes y después de la construcción del muro.

Tras la privación de escorrentía se mantuvieron iguales las densidades de *Microchloa indica* entre la zona central de la banda y su extremo superior. Aunque se registraron diferencias en las densidades de *Cyanotis lanata* entre los dos transectos, el orden de magnitud de estas se mantuvo pese al efecto barrera del muro. Finalmente, tampoco se encontraron diferencias relevantes en la fenología del *Combretum micranthum*.

El efecto más notable como consecuencia del bloqueo de escorrentía es la reducción en el agua almacenada, en comparación para cada zona con el transecto de control (figura 13). El frente de infiltración es más superficial, sobretodo en la zona central de la banda: mientras que en el trasecto de control el frente de humedad rebasa los 5.40 m, en el transecto sin flujo superficial no sobrepasa los 2 m de profundidad, llegando a alcanzar valores de 1.20 m en 1995. Los porcentajes máximos de humedad y la cantidad de agua disponible para los arbustos (0-100 cm) se han visto reducidos en el transecto bloqueado con respecto al de control.

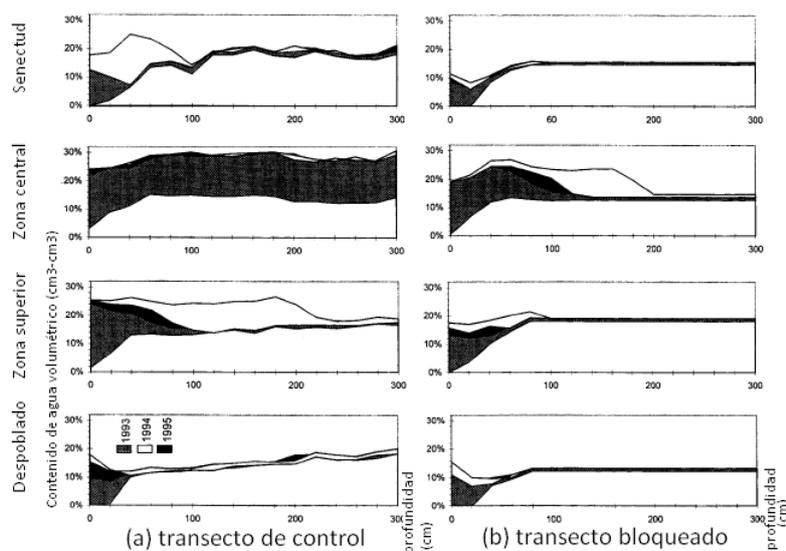


Figura 13: Mínimo y máximo perfil de humedad para las cuatro zonas de la unidad banda-interbanda: zona de senectud, zona central de la franja, zona pionera y zona despoblada. Figura extraída de Seghieri y Galle (1999).

En lo que respecta a las poblaciones de individuos, en la tabla 4 se muestra cómo la privación de escorrentía ha invertido la diferencia en las densidades medias de *Microchloa indica*. Sin embargo, esto puede deberse a la barrera que supone el muro para la distribución de semillas; ya que en la capa más superficial del terreno el agua disponible no varía entre los transectos de control y bloqueado. La proliferación de plantas anuales aguas arriba del

	Antes	Después
Transecto de control	195 individuos/m ²	430 individuos/m ²
Transecto bloqueado	862 individuos/m ²	361 individuos/m ²

Tabla 4: Densidades medias de *Microchloa indica* antes y después de la construcción del muro. Se observa que el bloqueo de la corriente superficial de agua invierte el dominio entre los transectos. Datos obtenidos de Seghieri y Galle (1999).

muro apoya esta explicación. La especie *Guiera senegalensis* también ha visto reducido el número de ejemplares florecientes y dadores de frutos una vez se ha desprovisto de la escorrentía (ver figura 14). En líneas generales, la densidad del núcleo en el transecto bloqueado decayó un 50% tras la construcción del muro.

La construcción del muro también implica una reducción del potencial hídrico en las hojas de *Guiera senegalensis* y *Combretum micranthum*, reduciéndose rápidamente en los periodos entre lluvias e indicando un mayor estrés hídrico en la zona de enraizamiento.

Los ciclos vitales de la especie *Guiera senegalensis* también han visto recortadas la duración y el número de individuos en fase reproductiva (con floración). En menor medida, la fase de renovación de hojas también se ha visto alterada con una menor duración de la máxima producción.

Los ejemplares de *Combretum micranthum* se han visto menos afectados por el muro ya que se encuentran mayoritariamente en la zona central, donde la infiltración aún es alta y la capa entre 0 y 1 m de profundidad (hasta donde alcanzan las raíces de los arbustos) aún contiene agua suficiente para completar su ciclo vital; además, dado que la escorrentía de agua hacia la zona de senectud es despreciable, la lluvia incidente sobre la superficie central de la banda es suficiente para mantener individuos de *Combretum micranthum*.

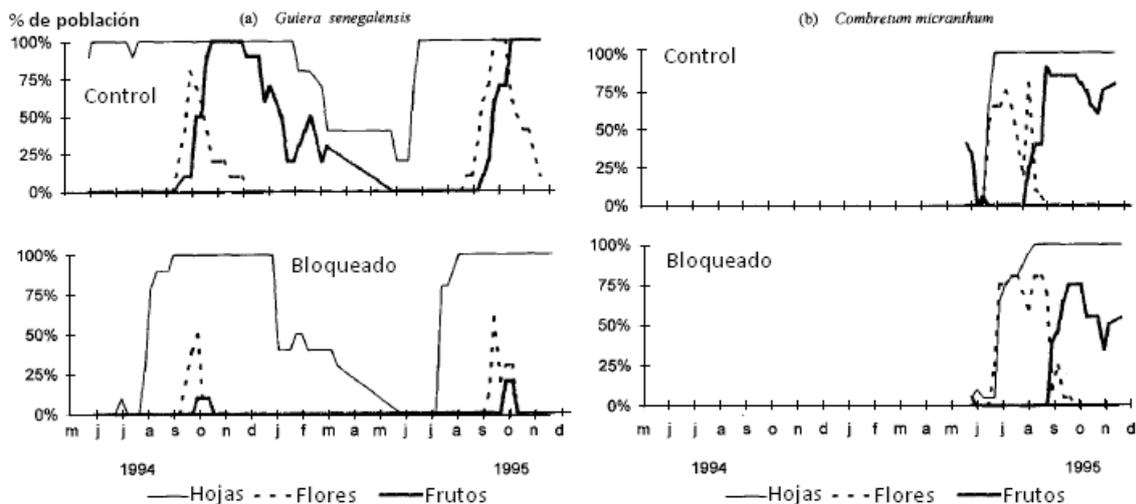


Figura 14: Fenología de las especies *Guiera senegalensis* (a) y *Combretum micranthum* (b) en ambos transectos tras la construcción del muro. Figura extraída de Seghieri y Galle (1999).

3. Modelos discretos

3.1. Modelo de Thiéry et al. (1995)

3.1.1. Características

Un modelo especialmente pensado para el *tiger bush* es el propuesto por Thiéry et al. (1995). Debido a la imposibilidad de realizar observaciones de larga duración, se necesitan modelos que simulen las posibles transiciones y relaciones, tanto espaciales como temporales, entre el *tiger bush* y otras distribuciones propias de la zona.

El modelo de autómatas celulares propuesto en Thiéry et al. (1995) está inspirado en “*el juego de la vida*” de Conway (1976) y se basa en considerar ciertas competencias (interacciones negativas) y colaboraciones (interacciones positivas) entre individuos.

Para modelar el *tiger bush* se considera una malla regular a la que se asocia una matriz. Los componentes de esta matriz indican el estado del árbol (considerada la única especie dominante) sito en la correspondiente celda de la malla. Para este caso en particular, existen cuatro estados posibles: el estado 0 (ausencia de árbol o ejemplar muerto), estado 1 (árboles jóvenes y viejos), estado 2 (pequeños o adultos sometidos a estrés) y el estado 3 (ejemplar adulto en condiciones óptimas).

Sea $S_{i,j}^k$ el estado del árbol en la posición (i, j) en el instante k , su evolución a $S_{i,j}^{k+1}$ viene determinada por los estados de sus vecinos en el tiempo k . Para cada punto de la malla, las interacciones con el resto de celdas están definidas por la matriz de convolución $C_{m,n}$. Si un componente de $C_{m,n}$ es positivo la interacción es favorable; por el contrario si es negativo hay competencia.

Para la construcción de la matriz de convolución $C_{m,n}$ se deben asumir una serie de hipótesis. En primer lugar, se asume que la escorrentía fluye hacia abajo; es decir, no hay movimiento lateral de las masas de agua. En segundo lugar, de las observaciones se deduce que las regiones de vegetación densa tienden a crear un entorno favorable para su desarrollo. Finalmente, aunque se den las condiciones óptimas, la fenología de cada planta limita su tasa de crecimiento; es por ello por lo que se introducen unos límites superior H e inferior B a la variación en $S_{i,j}^k$. La matriz de convolución utilizada depende únicamente de dos parámetros adimensionales: a (competencia con los individuos del tramo superior) y b (facilitación lateral). Los valores de a y b están normalizados a la cooperación con la segunda celda inferior (ver expresión 20).

$$\begin{array}{ccc}
 0 & -a & 0 \\
 b & * & b \\
 0 & 3 & 0 \\
 0 & 1 & 0
 \end{array} \tag{20}$$

Se define un factor de calibración c para regular las transiciones. Un factor de transición demasiado alto permitirá demasiadas transiciones, y con c muy bajo no habrá casi cambios. El valor de c considerado es de 0.4.

Inicialmente se necesita una matriz de estados $S_{i,j}^0$, que puede contener valores aleatorios o extraídos de imágenes aéreas.

Sea el estado $S_{i,j}^k$, su transición al tiempo $k + 1$ viene dado por:

$$S_{i,j}^{k+1} = S_{i,j}^k + \text{Máx} \left(B, \text{Mín} \left(H, c \sum_{n,m} C_{m,n} S_{i+m,j+n}^k \right) \right) \tag{21}$$

con m y n extendidos a las componentes no nulas de $C_{m,n}$. El modelo es completamente determinista: el estado final sólo depende de la configuración inicial de estados $S_{i,j}^0$, de la matriz de convolución $C_{m,n}$ y del número de iteraciones.

Aunque las condiciones de contorno son periódicas, se aconseja trabajar con matrices grandes a fin de reducir efectos de borde.

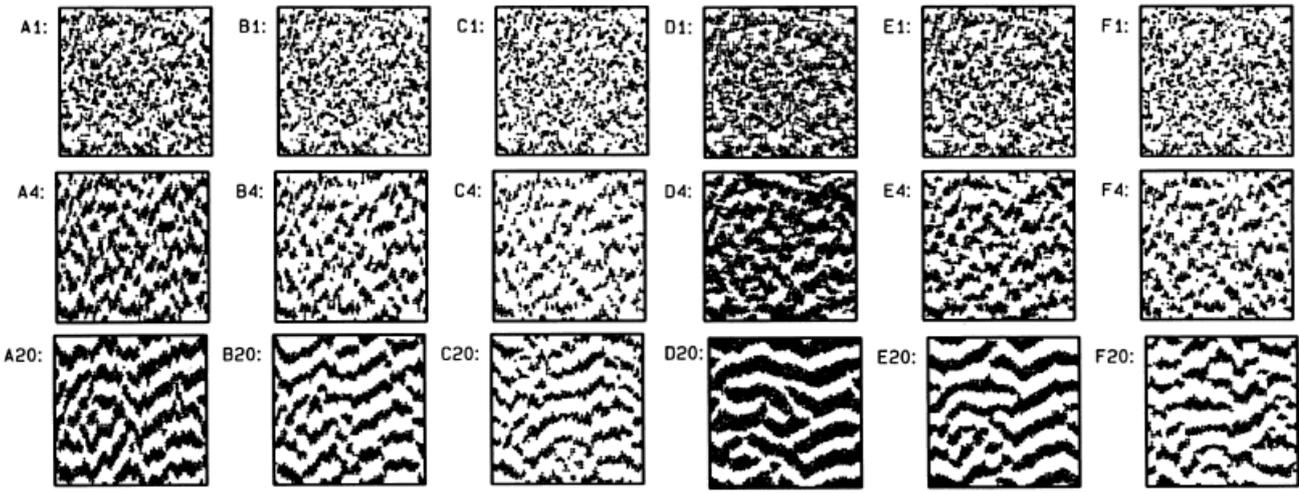


Figura 15: Patrones obtenidos tras $k=1, 4$ y 20 iteraciones. Las combinaciones de parámetros son las siguientes: $a = 2$ (A, D), $a = 4$ (B, E), $a = 8$ (C, F), $b = 1$ (A, B, C) y $b = 4$ (D, E, F). Patrones extraídos de Thiéry et al. (1995).

3.1.2. Resultados

Comenzando con una misma distribución aleatoria con un 30% de ocupación, se ejecuta la simulación para distintas combinaciones de a , b y número de iteraciones (ver nota al pie de la figura 15).

Las imágenes de los estados $S_{i,j}^k$ finales revelan una gran variedad de patrones: desde los árboles dispersos para $k = 1$ hasta los diferentes tipos de bandas tras 20 iteraciones. Podemos apreciar como las bandas son más nítidas a menor competencia superior (parámetro a) y a mayor colaboración lateral (parámetro b). Asimismo, se observan pequeñas agrupaciones o “islas” de vegetación para los valores más altos de a ($a = 4, 8$) y $k = 20$.

Figura	a	b	Número promedio de grupos	Anchura promedio de grupos	Densidad de grupos	Densidad de celdas aisladas	Densidad de vegetación	Densidad de despoblación	Velocidad media
A1	2	1	5.893	2.973	0.313	0.060	0.373	0.627	0.469
B1	4	1	4.429	2.762	0.218	0.092	0.310	0.690	0.328
C1	8	1	3.607	2.644	0.170	0.107	0.277	0.723	0.269
A4	2	1	5.304	4.249	0.402	0.009	0.411	0.589	0.636
B4	4	1	4.625	3.490	0.288	0.017	0.305	0.695	0.773
C4	8	1	3.893	2.917	0.203	0.031	0.234	0.766	0.905
A20	2	1	5.089	5.274	0.479	0.002	0.481	0.519	0.715
B20	4	1	5.393	4.073	0.392	0.002	0.394	0.606	0.685
C20	8	1	5.232	3.143	0.294	0.017	0.311	0.689	0.636
D1	2	4	7.196	3.588	0.461	0.074	0.535	0.465	0.543
E1	4	4	5.518	3.032	0.299	0.093	0.392	0.608	0.421
F1	8	4	4.179	2.739	0.204	0.108	0.312	0.688	0.316
D4	2	4	6.982	4.248	0.530	0.035	0.565	0.435	0.243
E4	4	4	5.607	3.252	0.326	0.041	0.367	0.633	0.420
F4	8	4	4.625	3.023	0.250	0.039	0.289	0.711	0.637
D20	2	4	5.393	5.825	0.561	0.002	0.563	0.437	0.382
E20	4	4	5.607	4.315	0.432	0.001	0.433	0.567	0.436
F20	8	4	5.125	3.453	0.316	0.019	0.335	0.665	0.511

Tabla 5: Parámetros estadísticos asociados a las bandas correspondientes a las imágenes de la figura 15. Datos extraídos de Thiéry et al. (1995).

Para cuantificar el bandeo se define el *grupo* como el conjunto de dos o más celdas vecinas, pertenecientes a la misma vertical, que se mantienen pobladas durante al menos dos iteraciones. Todas aquellas celdas ocupadas que no pertenecen a un *grupo* se dice que están aisladas. Los *grupos* adyacentes forman un *cúmulo*, y las bandas se corresponden con cúmulos extendidos horizontalmente.

A partir del ancho vertical de los *grupos* se pueden estimar las anchuras de las bandas; ya que la detección computacional de estas requiere de algoritmos más sofisticados que para los *grupos*. En las simulaciones se encuentra

que el promedio en la anchura de los grupos disminuye rápidamente conforme a (competencia con los vecinos superiores) aumenta; y que a su vez aumenta ligeramente para valores elevados de b (cooperación lateral).

El valor medio del número de grupos (estimación del número de bandas promedio) converge a 5.1 – 5.6 tras una veintena de iteraciones. En la tabla 5 se recogen las mediciones sobre los resultados finales de las simulaciones de la figura 15. La última columna de la tabla 5 recoge las velocidades de ascensión, calculadas a partir del cambio en la posición del centro de gravedad de los grupos entre iteraciones. Se observa que la velocidad es mayor para valores menores de b .

3.2. Modelo de Dunkerley (1997)

3.2.1. Características

Uno de los mayores interrogantes sobre los patrones bandeados está en su origen. No existe un claro consenso sobre si se trata de coberturas uniformes que han sido degradadas por causas climáticas, animales o humanas; o si por el contrario suponen una forma de colonizar terrenos hasta entonces desprovistos de vegetación.

Algunos modelos basados en autómatas celulares son capaces de proporcionar patrones bandeados desde configuraciones iniciales diversas. El modelo de Goodspeed y Winkworth (1978) pretende simular los bosques de *Acacia aneura* presentes en climas semiáridos de Australia. Las simulaciones de este modelo se realizan sobre una malla de 50×50 celdas. El 70 % del exceso de agua en estas celdas pasa a la celda inmediatamente inferior; mientras que el 30 % desciende en diagonal a partes iguales. No se consideran flujos laterales.

La precipitación anual promedio varía de 40 mm a cero durante el tiempo de simulación, equivalente a doscientos años. La pendiente del terreno se fija en 45° y como configuración inicial todas las celdas contienen un árbol.

Una vez completada la simulación, únicamente 37 ejemplares sobreviven (menos del 15 %) y su distribución no parece asemejarse claramente a las bandas. En Dunkerley (1997) se atribuye este resultado a la falta de difusión lateral de agua.

El modelo presentado por Dunkerley (1997) se simula sobre una matriz de 50×50 celdas, cada una de las cuales equivale a 1 m^2 de superficie. No se consideran condiciones de contorno periódicas. En aquellas celdas que no contengan vegetación, sólo se absorbe un 10 % del agua precipitada, mientras que la escorrentía pasa íntegramente a las celdas inferiores.

Si las celdas están pobladas, se absorbe todo el agua y se comparte con los primeros vecinos (10 %) y con los segundos (5 %) a ambos lados y pendiente abajo.

Como en las celdas situadas en el perímetro el número de primeros y segundos vecinos es menor (recordemos que no se consideran condiciones de contorno periódicas), recibirán menores cantidades de agua y aparecerán efectos de borde. No obstante, los resultados muestran que tales efectos son minoritarios en comparación con la malla completa.

En cada iteración, si una celda contiene menos agua que 1.2-3.5 veces la lluvia se considera que no puede albergar vegetación. En cambio, cuando el agua contenida en estas entre dentro del rango de 0.6-1.2 veces la lluvia se permite la germinación y crecimiento de las plantas. Las variaciones en estos umbrales de humedad responden a un intento de permitir la germinación en regiones deshabitadas; de otra forma las celdas vacías no se colonizarían.

Al final de cada iteración se tiene en cuenta la pérdida anual por transpiración y evaporación: las celdas deshabitadas pierden todo el agua almacenada mientras que aquellas que albergan plantas mantienen 10 mm. Como condición inicial se fija un porcentaje de ocupación y se pueblan celdas de forma aleatoria.

3.2.2. Resultados

Los resultados de la simulación arrojan patrones claramente bandeados (figura 16), con un total de siete u ocho franjas en toda la malla. La parte superior de las bandas (zona pionera según el criterio de Thiéry et al., 1995) está bien definida a través de filas densamente pobladas. Las partes inferiores, en cambio, son más difusas al estar formadas por un menor número de celdas ocupadas. El patrón bandeado se obtiene independientemente de la ocupación inicial: bien desde una configuración inicial débilmente poblada que prospera, o bien como una distribución densa que se degrada.

Entre los efectos de borde, se observa una rápida desaparición de la vegetación en las filas superiores de la malla, debido a que sólo disponen del agua de lluvia (no hay escorrentía). Por contra, esta región cede grandes cantidades de agua al flujo descendente haciendo posible la proliferación de plantas pendiente abajo.

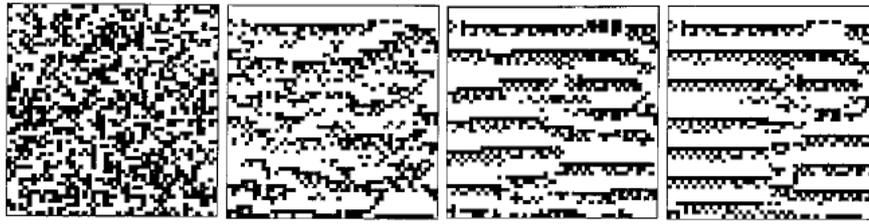


Figura 16: Patrones bandeados obtenidos para el modelo con umbral de germinación de 70 mm, umbral para la supervivencia de 260 mm, precipitación media anual 100 mm. De izquierda a derecha: configuración inicial, patrón a 5, 20 y 40 iteraciones. Figura obtenida de Dunkerley (1997).

Aparte de las bandas completas de vegetación, en ocasiones también se observan agrupaciones de vegetación en forma de parches o pequeñas franjas; sobretodo cuando la ocupación inicial es baja (inferior al 20%). Otros efectos observados son las desviaciones en la orientación de las bandas, y fusiones o bifurcaciones entre éstas.

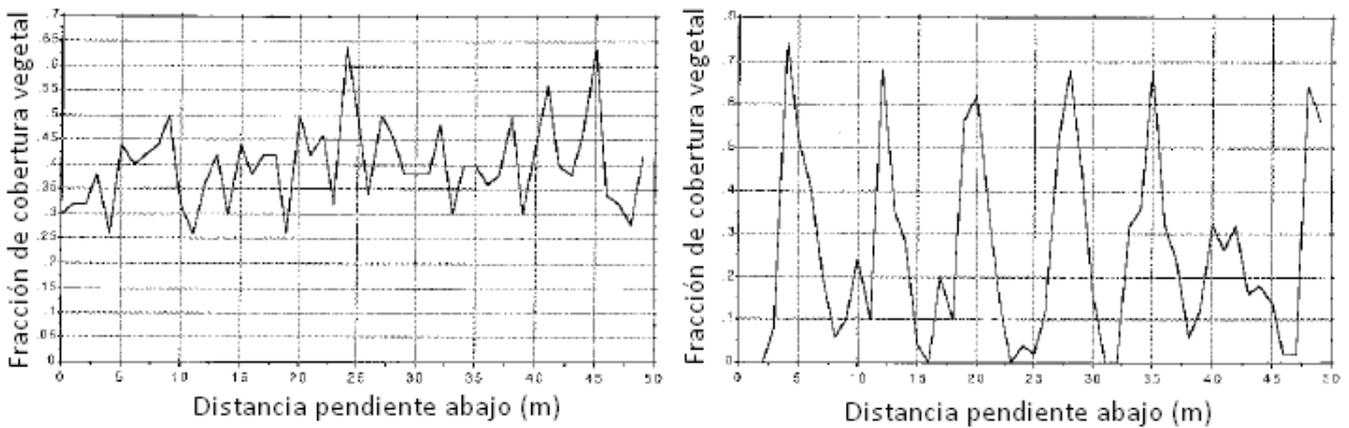


Figura 17: Cobertura vegetal promedio en la dirección de la pendiente para la configuración inicial (izquierda) y para el estado tras 20 iteraciones (derecha). Nótese cómo la fracción de cobertura vegetal es más alta en las bandas. Imagen extraída de Dunkerley (1997).

En una simulación en particular (70 mm de humedad umbral de germinación, 260 mm de umbral de supervivencia y precipitación media de 100 mm/año), partiendo de una distribución aleatoria con un 40% de ocupación se alcanza un patrón de siete bandas. Al promediar a lo largo de la dirección perpendicular a la pendiente (a lo largo de las filas) se obtienen los perfiles de la figura 17. Sobre esta figura se comprueba que la cobertura vegetal sobre las franjas aumenta con respecto a la distribución aleatoria, mientras que las zonas menos pobladas se acentúan en forma de interbandas casi vacías.

En Dunkerley (1997) también se comprueba la importancia del reparto lateral de agua desde las celdas pobladas. Al trabajar sólo con primeros vecinos (recordemos que hasta ahora también se consideraban vecinos de segundo orden), las nuevas bandas vegetales se muestran más estrechas en la dirección de la pendiente, pero permanecen inalteradas en la perpendicular. Si se bloquea el flujo lateral, el patrón bandeado desaparece, al igual que sucedía en el modelo de Goodspeed y Winkworth (1978). Las celdas vacías adyacentes a una celda ocupada no se benefician del agua capturada por la vegetación de ésta, y por tanto su evolución sólo está influida por la precipitación y la escorrentía. Asimismo, la falta de estructura bandeada hace que se desaproveche la mayor parte del flujo del agua limitando la aparición de nuevos individuos. Para una misma precipitación media, las simulaciones con flujos laterales presentan una ocupación final del 23% frente al 14% propio de sistemas sin reparto lateral.

En cuanto al resto de parámetros, al incrementar la cantidad mínima de agua necesaria para la supervivencia de las plantas las bandas se van espaciando, debido a que no necesitan mayores áreas de producción de escorrentía (interbandas) para sustentar la vegetación. Para valores altos de este umbral mínimo, la competencia entre celdas vecinas se hace patente mostrando bandas más discontinuas. Finalmente, en el caso del umbral de germinación, su valor debe encontrarse dentro de un rango alcanzable por las celdas despobladas, de lo contrario las bandas empiezan a destruirse por la parte inferior (ni la escorrentía que atraviesa el cuerpo central de la banda ni la lluvia pueden satisfacer la demanda del tramo inferior).

Por último, en Dunkerley (1997) se realiza un breve estudio de las consecuencias de una tasa de precipitación menguante: una vez el sistema adopta un patrón bandeado se reduce la lluvia en 2 mm por iteración. Como

resultado las bandas empiezan a degradarse por su parte superior, esto deja más espacio para las interbandas y la escorrentía se hace mayor. Sin embargo, aunque las plantas inferiores se aprovechen del flujo de agua la reducción de la precipitación acaba por destruir las bandas.

3.3. Modelo de Ludwig et al. (1999)

3.3.1. Características

Ludwig et al. (1999) pretende, en primer lugar, determinar la importancia del parcheado en la captura de recursos y en la productividad frente a distribuciones sin patrón; para posteriormente evaluar la influencia del tipo concreto de parcheado: en forma de *spots* dispersos (*stipples*), de bandas cortas (*stripes*) o de bandas largas (*strands*).

Las simulaciones se llevan a cabo considerando cuatro áreas de una hectárea de superficie y 1 % de pendiente. Estas áreas a su vez están subdivididas en cien celdas cuadradas, cada una de las cuales puede estar ocupada o vacía. Como configuración inicial, en tres de estas áreas se representan los patrones tipo *stipples*, *stripes* y *strands* cubriendo el 25 % de su superficie. En el área restante no se considera ningún patrón, sino que se mantiene completamente despoblado.

Las simulaciones pretenden reproducir la redistribución del agua mediante flujos pendiente abajo, siendo posible su salida por el borde inferior (parte más baja del terreno).

Si la lluvia precipitada R sobrepasa la capacidad límite de almacenaje (SC) o la tasa de infiltración (IR) en una celda vacía se produce escorrentía ($ROff$). Esta escorrentía se desplaza hacia las celdas inferiores, y si no es capturada pasa a ser flujo saliente ($ROut$).

De forma similar, cuando la saturación de SC o de IR tiene lugar en una celda con vegetación, el $ROff$ producido pasa a la celda inferior o escapa del sistema. El flujo saliente $ROut$ tras la precipitación en el instante t responde a una función de R , IR y SC :

$$ROut_t = f(R, IR, SC)_t \tag{22}$$

Los valores referentes a la precipitación y a la temperatura fueron proporcionados por la estación meteorológica de Cobar (Nueva Gales del Sur), sita en medio de los bosques semiáridos australianos. Por otro lado, los valores de IR , SC y las profundidades del terreno se obtuvieron de los estudios de Greene (1992), y Greene y Ringrose-Voase (1992) (ver tabla 6).

Parámetro	Celda ocupada	Celda vacía
IR	60 mm/h	100 mm/h
SC	42 %	35 %
profundidad	100 cm	45 cm

Tabla 6: Valores de los parámetros IR , SC y profundidad extraídos de los trabajos de Greene (1992), Greene y Ringrose-Voase (1992).

Mediante el uso del modelo de simulación SEESAW (*A Simulation of the Ecology and Economics of Semi-Arid Woodlands*) se estima la producción anual neta de plantas (NPP). El modelo SEESAW se compone de una serie de módulos deterministas y mecanicistas, de los cuales los dos últimos (SHEEPSAW) y (ECONOSAW) no tienen relevancia en este estudio por estar centrados en la producción del ganado ovino y en asuntos financieros. Los módulos de interés son WATDYN, NITROSAW y FORSAW.

El módulo WATDYN permite calcular la salida de flujo $ROut$ promediada a un año. Este modelo utiliza una modificación de la ecuación Penman-Monteith para calcular la transpiración diaria y la evaporación.

La producción neta NPP en el instante t se calcula mediante el módulo FORSAW; para ello requiere la humedad y nitrógeno disponibles (PAM y AN , respectivamente), la temperatura del aire ($TEMPS$), la radiación solar incidente ($SOLRAD$) y la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera (CO_2). Las cantidades PAM y AN son obtenidas de los módulos WATDYN y NITROSAW respectivamente.

$$NPP_t = f(PAM, AN, TEMPS, SOLRAD, CO_2) \tag{23}$$

La producción de biomasa se simula teniendo en cuenta siete tipos de plantas: flores efímeras, flores perennes, hierbas comestibles C3, hierbas perennes C4, hierbas fibrosas C4 y arbustos comestibles. Cada uno de estos tipos de plantas presenta diferentes máximos en la tasa de fijación fotosintética, calculada a partir de la radiación solar incidente ($SOLRAD$) y corregida a través de los factores PAM , AN , $TEMPS$ y CO_2 ; siendo la humedad disponible PAM el factor que más limita el máximo en la tasa fotosintética.

FORSAW también simula la conversión de los fotosintatos en nuevas partes de las plantas (hojas, tallos y raíces), o en estructuras tales como flores, frutos y semillas. Dependiendo de las condiciones de humedad y temperatura, FORSAW también simula los procesos de germinación cuando éstas son favorables. Del mismo modo, ante condiciones desfavorables simula la muerte de las plantas. Finalmente, FORSAW tiene en cuenta el aporte de nutrientes fruto de la descomposición de biomasa.

3.3.2. Resultados

La simulación de las cuatro áreas iniciales (*stipples*, *stripes*, *strands* y carente de patrón) devuelve una mayor pérdida de flujo saliente ROut para la distribución sin parches, siendo un 25% superior a la de los patrones. Las bandas, tanto cortas (*stripes*) como largas (*strands*), resultan un 8% más eficaces en la captura de escorrentía que los parches dispersos (*stipples*). Ello es debido a que el agua fluye entre los parches de vegetación contribuyendo a aumentar ROut.

La producción anual neta (NPP) también es mayor en los patrones bandeados, ascendiendo a casi 500 kg/ha frente a los 420 kg/ha del patrón punteado (*stipples*) y los 280 kg/ha de la configuración sin parches. En términos relativos, los *stipples* y la distribución sin parches resultan un 16% y un 40% menos efectivos que las bandas.

Los parches vegetales propios de los patrones de *stipples*, *stripes* y *strands* presentan una concentración de nutrientes significativamente mayor que en las separaciones entre ellos. Sobre dichos parches, también se encuentra una mayor infiltración y productividad. La degradación y desaparición de los patrones implica la pérdida en la habilidad para recoger, retener y aprovechar materiales arrastrados por la escorrentía (semillas, sedimentos, limo, etc).

3.4. Modelo de Esteban y Fairén (2006)

3.4.1. Características

En el apartado (2.6) habíamos introducido el concepto de eficiencia en la captura de agua WHE (*Water Harvesting Efficiency*) y su importancia en el ecosistema del *tiger bush*. De igual manera, los ajustes de los datos obtenidos en experimentos de campo permitían obtener la relación de ciertas magnitudes (proporción entre las áreas de infiltración y escorrentía, WHE, fracción de la banda destinada a la infiltración, WMt, etc.) con la precipitación anual. El modelo propuesto por Esteban y Fairén (2006) es capaz de explicar las mencionadas relaciones con la precipitación; así como la dependencia del patrón bandeado con la precipitación. Aunque el modelo no trata con los diferentes tipos de cortezas de cada zona, en sus resultados se puede distinguir una región pionera, central y de degradación sobre la cobertura vegetal.

El modelo se aplica sobre una malla de 150×150 celdas con condiciones de contorno periódicas. La malla representa un terreno inclinado con una ligera pendiente, tal y como es habitual en las observaciones de patrones bandeados. Se consideran vecinas de una celda de referencia a las casillas situadas por encima, por debajo y a ambos lados de la de referencia, la cual también está incluida.

Asignando las coordenadas $x = 0$ e $y = 0$ a una celda de referencia, en el instante t esta lleva asociada un porcentaje de cobertura vegetal C_t , una columna inicial de agua superficial $Ow_t^{(0,0)}$, una cantidad de agua infiltrada $Iw_t^{(0,0)}$ y una capacidad final de humedad $Sw_t^{(0,0)}$. C_t es un parámetro adimensional que varía entre 0 (no hay vegetación) y 1 (cobertura máxima de vegetación). Las cantidades $Ow_t^{(0,0)}$, $Iw_t^{(0,0)}$ y $Sw_t^{(0,0)}$ vienen dadas en mm. La diferencia entre $Ow_t^{(0,0)}$ y $Iw_t^{(0,0)}$ representa la cantidad de agua que fluye a la celda inferior; mientras que $Sw_t^{(0,0)}$ contiene la cantidad de agua disponible para satisfacer el consumo de las plantas.

Para una celda con un $Sw_t^{(0,0)}$ dado, la máxima cobertura vegetal $C_{\text{máx}}$ que puede mantener es:

$$C_{\text{máx}}(Sw) = \begin{cases} 0 & Sw < Sw_{\text{germ}} \\ -\frac{(Sw - Sw_{\text{germ}})(Sw - 2Sw_{\text{fullcov}} + Sw_{\text{germ}})}{Sw_{\text{fullcov}} - Sw_{\text{germ}}} & Sw \in [Sw_{\text{germ}}, Sw_{\text{fullcov}}] \\ 1 & Sw \geq Sw_{\text{fullcov}} \end{cases} \quad (24)$$

donde Sw_{germ} es el umbral mínimo de humedad por debajo del cual no puede desarrollarse la vegetación; y Sw_{fullcov} introduce la saturación en la proliferación de las plantas. El valor de Sw_{fullcov} se escoge muy por encima de la precipitación media a fin de proporcionar resultados fiables en zonas semiáridas.

De los estudios de campo se sabe que la vegetación de ecosistemas como el *tiger bush* destruye la corteza superficial del terreno, lo que implica una mayor porosidad e infiltración con respecto a las zonas despobladas. Así pues, la infiltración debe ser una función creciente con la biomasa. Este modelo define un coeficiente de infiltración $\kappa(C)$ como

$$\kappa(C) = (\kappa_{\text{máx}} - \kappa_{\text{mín}}) C^{1.1} + \kappa_{\text{mín}} \quad (25)$$

que se corresponde con el porcentaje de la columna de agua que penetra bajo la superficie. La forma para $\kappa(C)$ presente en (25) presupone que todas las zonas despobladas infiltran por igual (κ_{\min}), a pesar de que las observaciones de campo demuestran que a lo largo de la unidad banda-interbanda se suceden varios tipos de cortezas (ver sección 2.2), cada uno con su coeficiente de infiltración. Igualmente, para las zonas densas de vegetación ($C \approx 1$) se supone que la infiltración no es completa, aunque sí muy elevada ($\kappa_{\max} \lesssim 1$).

Conocido $\kappa(C)$, la cantidad de agua infiltrada vendrá dada por $\kappa(C)Ow$. Para valores Ow demasiado altos (por ejemplo, tras un intenso diluvio) las celdas presentarán saturación en la vegetación ($C \approx 1$) y el exceso de agua pasará a formar parte de la escorrentía. Para evitar esta saturación, se impone un límite superior en la infiltración basado en la cantidad de agua necesaria para mantener la vegetación (suponiendo que esta no varía de un año a otro), corregida por la función “Exceso” para permitir el crecimiento de biomasa.

De la función “Exceso” sólo conocemos su representación gráfica (18), pero sabemos que es decreciente con la precipitación anual media Ra para favorecer la aparición de escorrentía en las latitudes inferiores del *tiger bush* (más lluviosas).

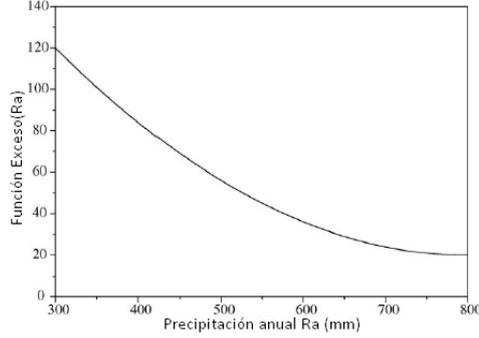


Figura 18: Representación gráfica de la función exceso extraída de Esteban y Fairén (2006).

Finalmente, al igual que los modelos de Dunkerley (1997) y Thiéry et al. (1995) (ver secciones 3.1 y 3.2) se tiene en cuenta la filtración a los vecinos laterales e inferiores; considerando el valor límite de $0.08\sigma(C)Iw^{(0,0)}$, donde $\sigma(C)$ es un factor de ponderación dependiente de la celda donante:

$$\sigma(C) = \frac{1}{1 + \exp[-14(C - 0.6)]} \quad (26)$$

En la ejecución del modelo cada intervalo de tiempo equivale a un año. El avance desde el estado en el instante t hacia $t + 1$ se compone de cuatro etapas. En la primera etapa se calcula la columna de agua superficial como la suma de la precipitación media Ra_t más la escorrentía proveniente de la celda superior, de coordenadas $(0, 1)$:

$$Ow_t = Ra_t + Ow_t^{(0,1)} - Iw_t^{(0,1)} \quad (27)$$

La segunda etapa está dedicada a la infiltración. El coeficiente $\kappa(C_{t-1})$ determina qué porcentaje de la columna superficial de agua penetra en el suelo, y la corrección $Iw_{t,\max}$ evita que una infiltración demasiado alta no provoque escorrentía:

$$Iw_t = \begin{cases} \kappa(C_{t-1})Ow_t & Ow_t < Iw_{t,\max} \\ Iw_{t,\max} & Ow_t \geq Iw_{t,\max} \end{cases} \quad (28)$$

donde $Iw_{t,\max}$ depende del agua necesaria para mantener la vegetación del tiempo $t - 1$ y de la corrección de la función “Exceso” (figura 18):

$$Iw_{t,\max} = C_{\max}^{-1}(C_{t-1}) + Exceso(Ra_t) \quad (29)$$

donde C_{\max}^{-1} se obtiene invirtiendo la función (24):

$$C_{\max}^{-1}(C) = Sw_{\text{fullcov}} - (Sw_{\text{fullcov}} - Sw_{\text{germ}})(1 - C)^{1/2} \quad (30)$$

En la tercera etapa se tiene en cuenta el agua compartida por filtración. Las celdas laterales y superior ceden una cantidad total de agua de :

$$\sum_{i \in U_d(0)} \gamma^{(i)} \sigma(C_t^{(i)}) Iw_t^{(i)} \quad (31)$$

mientras que la celda central suministra a celdas inferiores y laterales:

$$\sum_{j \in U_a(0)} \gamma^{(j)} \sigma(C_t^{(0,0)}) Iw_t^{(0,0)} \quad (32)$$

Los conjuntos $U_d = \{(1, 0), (-1, 0), (0, 1), (2, 0), (-2, 0), (0, 2)\}$ y $U_a = \{(1, 0), (-1, 0), (0, -1), (2, 0), (-2, 0), (0, -2)\}$ contienen las coordenadas de los puntos donantes y aceptadores de agua. Los parámetros γ ponderan el proceso de filtración según si las celdas involucradas son primeros o segundos vecinos. Por último, en esta etapa se añade el remanente de agua del año $t - 1$: $0.1Sw_{t-1}^{(0,0)}\sigma\left(C_{t-1}^{(0,0)}\right)$.

En la cuarta etapa se actualiza el porcentaje de vegetación como:

$$C_t = \begin{cases} C_{t-1}(1 - \alpha_1) + \alpha_1 C_{\text{máx}}(Sw_{\text{máx}}) - dC_{t-1} & \text{si } C_{t-1} \leq C_{\text{máx}}(Sw_t) \\ C_{t-1}(1 - \alpha_2) + \alpha_2 C_{\text{máx}}(Sw_{\text{máx}}) - dC_{t-1} & \text{si } C_{t-1} > C_{\text{máx}}(Sw_t) \end{cases} \quad (33)$$

donde $C_{\text{máx}}$ se calcula mediante (24).

Los parámetros α_1 y α_2 controlan el crecimiento durante la época de lluvias y la resistencia a la sequía, respectivamente. La tasa de mortandad por individuo está reflejada en el valor d . El rango de valores posibles para los tres parámetros es $[0, 1]$. Para valores de α_1 y α_2 pequeños, la cobertura vegetal apenas varía año tras año; mientras que si ambos se acercan a la unidad C_t tiende a $C_{\text{máx}}(Sw_t)$.

En la última etapa se descuentan las pérdidas por el consumo de las plantas, evaporación y transpiración fijando el remanente de agua en $0.1Sw_t^{(0,0)}\sigma\left(C_t^{(0,0)}\right)$.

3.4.2. Resultados

Las simulaciones del modelo se ejecutan para varias precipitaciones Ra fijas, abarcando desde los 240 mm hasta los 1100 mm. Para poder comparar las predicciones del modelo con los resultados de Valentin y d'Herbès (1999) se deben identificar las mismas regiones de infiltración y escorrentía; por ello se asume que una celda pertenece a la región de infiltración si su cobertura vegetal supera el valor arbitrario de 0.45. En caso contrario la celda se considera fuente de escorrentía.

La eficiencia en la captura de agua WHE se calcula como

$$WHE = \frac{1}{IzRa} \sum_{\text{celda} \in Iz} S_w(\text{celda}) \quad (34)$$

donde el sumatorio se extiende a todas las celdas de la región de infiltración.

Las cantidades Iz , Rz/Iz y WHE resultantes están representadas en las figuras 19 y 20. Sobre estas gráficas se puede comprobar como el patrón bandeado tiende a desaparecer por encima de $Ra \approx 800$ mm para dejar paso a la distribución uniforme (si $Iz \rightarrow 1$, $Rz/Iz \rightarrow 0$ o $WHE \approx 1$) y toda la banda es zona de infiltración; es decir, cubierta vegetal.

Los resultados de este modelo logran reproducir una relación lineal entre Iz y Ra para precipitaciones inferiores al umbral de 800 mm, aunque distinta a la encontrada por Valentin y d'Herbès (1999).

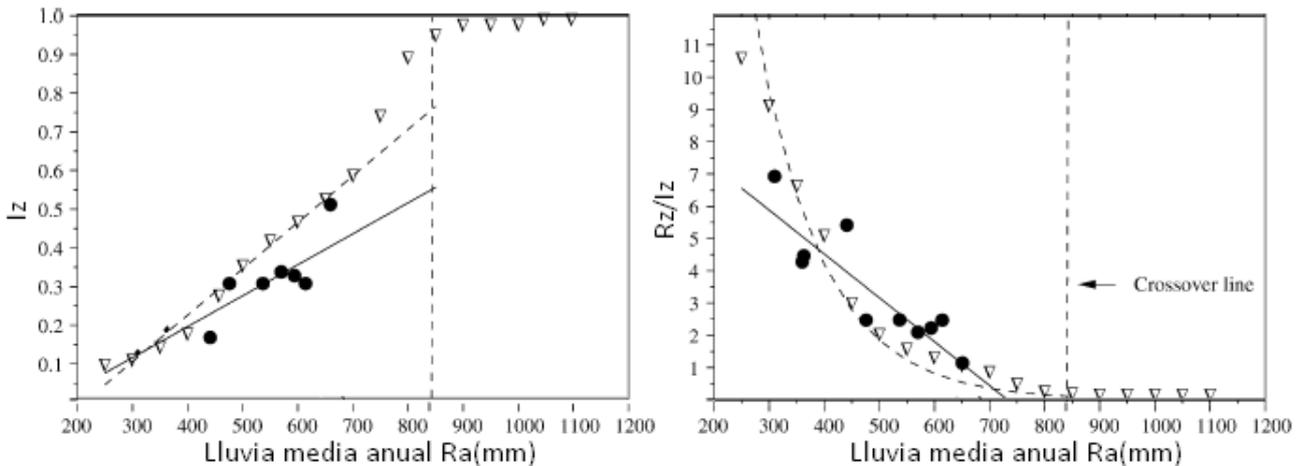


Figura 19: Fracción de banda ocupada por la zona de infiltración Iz (a la izquierda) y proporción entre área de escorrentía y área de infiltración Rz/Iz (a la derecha). Puntos sólidos y línea sólida: datos y ajuste realizados en Valentin y d'Herbès (1999). Triángulos: resultados de la simulación. Línea discontinua: ajustes de las simulaciones. Línea vertical discontinua: límite estimado para el patrón bandeado. Figura extraída de Esteban y Fairén (2006).

La proporción entre áreas de escorrentía e infiltración Rz/Iz y la eficiencia en la captura de agua WHE responden a funciones monótonamente decrecientes con Ra ; mientras que por el contrario Valentin y d'Herbès (1999) obtienen ajustes lineales (ver expresiones 16 y 15), aún a pesar de que la condición $Iz + Rz = 1$ impide tal dependencia para Rz/Iz con $I(Ra)$ lineal. En Esteban y Fairén (2006) logran explicar esta contradicción definiendo unos valores medios del coeficiente de infiltración $\bar{\kappa}$ y del agua superficial \overline{Ow}_t :

$$\bar{\kappa} = \frac{1}{Iz} \sum_{celda \in Iz} \kappa(celda) \quad \overline{Ow}_t = \frac{1}{Iz} \sum_{celda \in Iz} Ow_t(celda) \quad (35)$$

Si se desprecia la filtración, todo el agua retenida bajo el suelo debe haber sido infiltrada a través de la superficie, por tanto $Iw_t \approx Sw_t$. La estimación de WHE resulta:

$$WHE \approx \frac{\bar{\kappa} \overline{Ow}_t}{Ra} \quad (36)$$

Ahora bien, la columna de agua sobre la zona de infiltración se debe a la precipitación Ra más el flujo de la zona de escorrentía. Este flujo se corresponde con el remanente de agua que no ha sido absorbida: $(1 - \bar{\kappa})Ra$. La proporción de longitudes entre la zona de infiltración y escorrentía pondera esta cantidad, dejando a WHE como:

$$WHE \approx \bar{\kappa} \left[1 + \frac{Rz}{Iz} (1 - \bar{\kappa}) \right] \quad (37)$$

que es lineal en Rz/Iz .

Para precipitaciones bajas (comparables o inferiores al umbral de germinación) el agua precipitada sobre las celdas despobladas es insuficiente para iniciar el crecimiento de nuevos individuos y, dado su bajo coeficiente de infiltración κ_{\min} no pueden aprovechar la escorrentía proveniente de celdas superiores igualmente despobladas. Por ello, la escorrentía se ve alimentada conforme atraviesa celdas despobladas pendiente abajo.

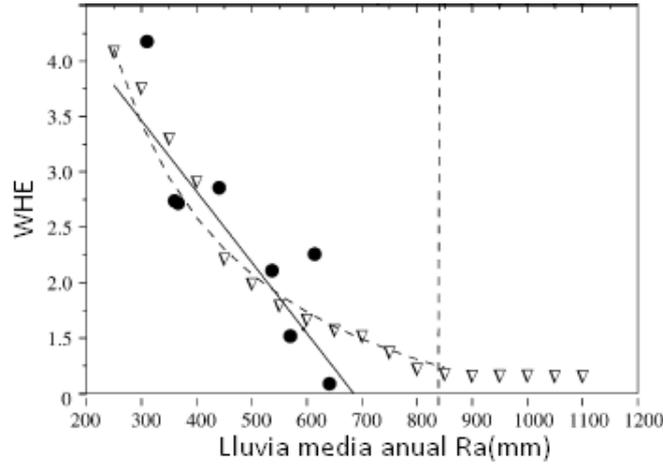


Figura 20: Eficiencia en la captura de agua WHE frente a la precipitación Ra . Puntos sólidos y línea sólida: datos y ajuste realizados en Valentin y d'Herbès (1999). Triángulos: resultados de la simulación. Línea discontinua: ajustes de las simulaciones. Línea vertical discontinua: límite estimado para el patrón bandeado. Figura extraída de Esteban y Fairén (2006).

Si en el descenso del flujo superficial de agua este se encuentra con una celda poblada, una parte del agua pasará a la vegetación ya existente, la cual comenzará a desarrollarse y a aumentar el coeficiente de infiltración según la ecuación (25), favoreciendo el mecanismo de realimentación positiva entre infiltración y crecimiento de biomasa. Puesto que sólo una pequeña parte de la escorrentía logra atravesar una celda poblada, la cantidad de agua que porta puede ser demasiado escasa para beneficiar en exceso otras celdas ocupadas. Por este motivo las bandas obtenidas de la simulación a bajo Ra son estrechas y de contorno irregular.

Si la precipitación aumenta, es posible que en una celda desnuda se rebase el umbral de germinación (bien por la cantidad de agua precipitada, de escorrentía o suma de ambas), iniciando un proceso de colonización que favorece la infiltración y el reparto de agua con celdas vecinas (laterales e inferior). Como resultado la banda se expande lateralmente y pendiente abajo, reduciendo la zona despoblada. Para precipitaciones demasiado altas ($Ra \gtrsim 800$ mm) la interbanda desaparece por completo y la distribución vegetal es uniforme.

Finalmente, el modelo de autómatas celulares propuesto por Esteban y Fairén (2006) también reproduce la ascensión de las bandas ante cambios en la precipitación. En efecto, si Ra_t aumenta la parte superior de las bandas recibe mayor cantidad de agua proveniente de una escorrentía también mayor; de modo que la vegetación tiende a colonizar esa zona ensanchando las franjas colina arriba. Si por el contrario la precipitación disminuye, la parte inferior de las bandas recibe insuficiente agua para prosperar, provocando una desaparición de la vegetación con el consecuente estrechamiento en la parte baja. El efecto combinado de estos dos fenómenos se traduce en una ascensión ante precipitaciones fluctuantes. A pesar de que otros modelos basados en autómatas celulares (como el modelo de Thiéry et al. de la sección 3.1) o en EDPs (von Hardenberg et al., 2001; Gilad et al., 2006 ó Rietkerk et al., 2002) predicen una ascensión de las bandas, estos desplazamientos no requieren de una variación temporal de la precipitación, dándose también para Ra constante.

3.5. Modelo de Kéfi et al. (2007)

Todos los modelos basados en autómatas celulares descritos hasta ahora eran deterministas: su evolución solamente estaba determinada por las condiciones iniciales y los valores de los parámetros involucrados. S. Kéfi et al. (2007) desarrollan un modelo de autómatas celulares estocástico para explicar la distribución de los parches observados en zonas áridas del clima mediterráneo (España, Grecia y Marruecos). De acuerdo con las observaciones de campo, los tamaños de estos parches $S(\text{cm})$ siguen o bien una distribución tipo ley de potencias $N(S) = cte \times S^{-\gamma}$, o bien una distribución ley de potencias truncada $N(S) = cte \times S^{-\gamma} \exp(-S/S_x)$. El parámetro γ es el exponente de la escala y $S_x(\text{cm})$ la distancia a partir de la cual $N(S > S_x)$ decrece más rápido que una ley de potencias.

Dependiendo del grado de depredación de los animales sobre la vegetación, la distribución $N(S)$ se aproxima más a una ley de potencias o a una ley de potencias truncada. Así, para cada uno de los tres países se tiene que ante bajo consumo de plantas la distribución de parches $N(S)$ se ajusta mejor a una ley de potencias (ver figura 21a, d y g); siendo los exponentes γ muy parecidos entre los tres países, indicando la posible existencia de un mecanismo común en la organización del ecosistema mediterráneo.

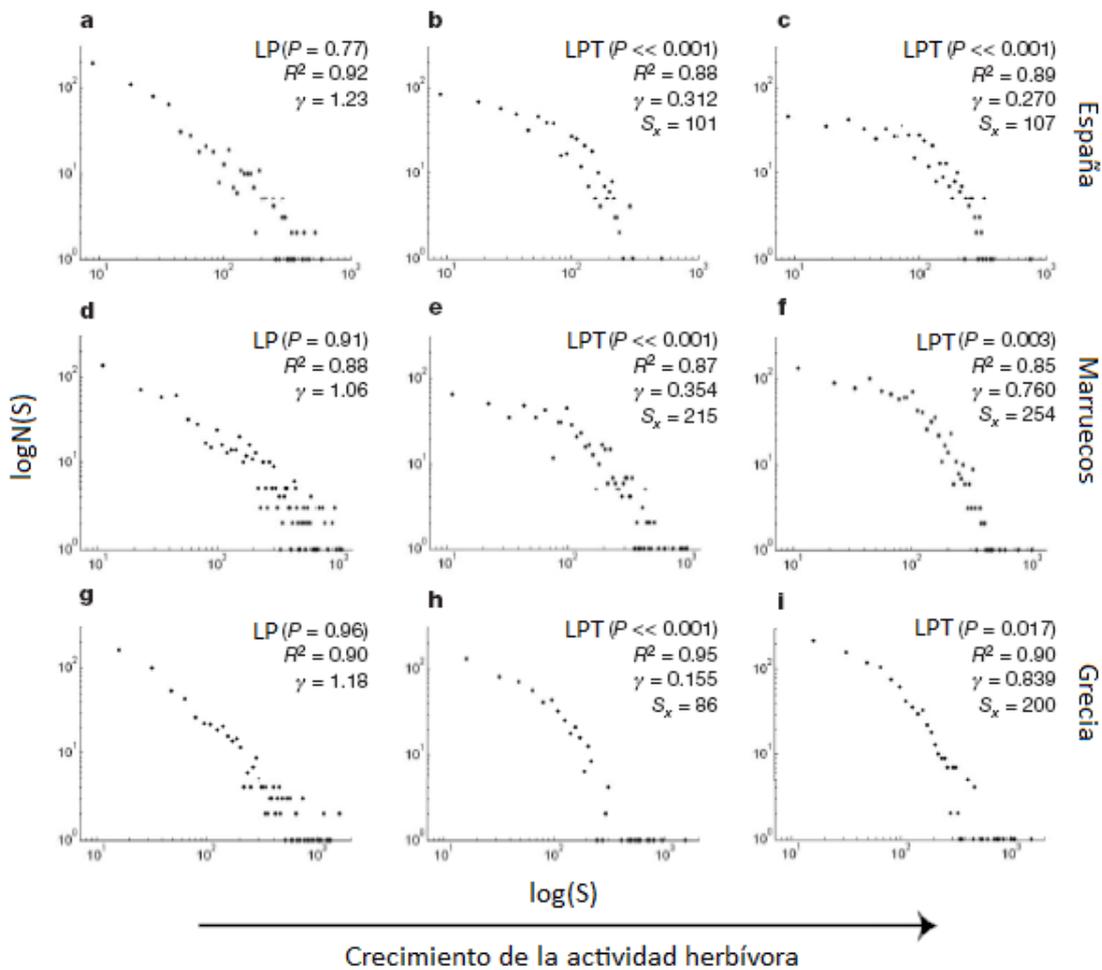


Figura 21: Ajustes de la distribución de parches según su tamaño S para los tres lugares y las tres intensidades depredadoras (en aumento hacia las figuras de la derecha). Se incluyen los parámetros de ajuste P (prueba de reducción de la suma de cuadrados), R^2 coeficiente de correlación para la ley de potencias (LP) o ley de potencias truncada (LPT), exponente γ y parámetro S_x (sólo para LPT). Gráficas presentes en Kéfi et al. (2007).

Para depredaciones medias y altas, $N(S)$ viene dado por una ley de potencias truncada (ver figuras 21*b, c, e, f, h, i*), con exponentes γ inferiores a la ley de potencias simple. Puesto que la ley de potencias truncada decrece más rápido que su versión simple (sin el término exponencial), se le atribuye una mayor falta de parches de gran tamaño: el mayor consumo de plantas por parte de herbívoros reduce la posibilidad de que los parches crezcan hasta un gran tamaño.

El modelo planteado para explicar los resultados de campo se aplica sobre una malla de 100×100 celdas, cada una de las cuales puede cambiar entre tres estados diferentes: el estado degradado (-), el estado despoblado pero susceptible de tener vegetación (0) y el estado completamente poblado (+). La probabilidad de transición en cada etapa de la simulación depende del estado de cada celda y de sus vecinos (los detalles se explican en la sección 4.4). La mortalidad por depredación herbívora es responsable de la transición del estado + al estado 0, y se asume independiente de la densidad; al igual que la degradación desde 0 hasta - causada por erosiones y formación de corteza superficial. La recuperación del estado degradado - es más favorable a mayor número de vecinos en estado + (debido a los mecanismos de facilitación). Por último, una parte de las semillas son dispersadas localmente mientras el resto se distribuye a escala global. El desarrollo de una semilla está condicionado por el estado de la celda sobre la que se encuentre (debe ser 0), así como por la competencia global por los recursos. La aridez b se corresponde con la probabilidad de recuperación de una celda despoblada sin tener en cuenta la competición.

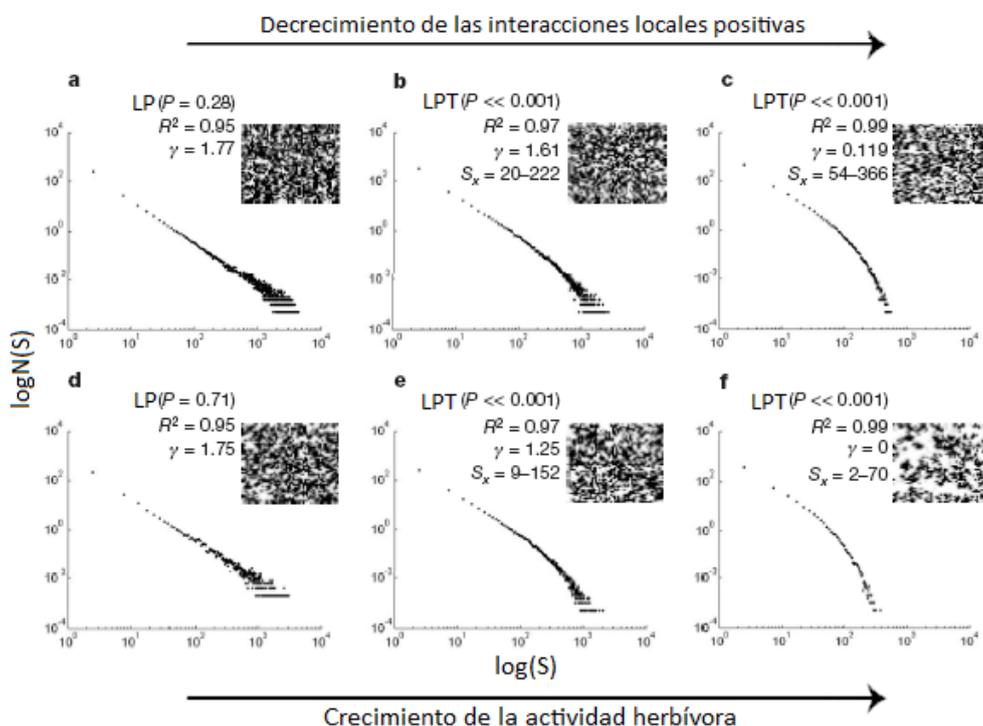


Figura 22: Ajustes de la distribución de parches según su tamaño S para varios valores de la interacción local positiva (figuras superiores, en decrecimiento hacia la derecha), y para varias intensidades de actividad herbívora (figuras inferiores, en crecimiento hacia la derecha). Los parámetros del ajuste son los mismos que en la figura 21, donde S_x viene dado en celdas (primer valor) y en centímetros (segundo valor), teniendo que 1 celda = 50 cm. Gráficas presentes en Kéfi et al. (2007).

Finalmente se considera que dos celdas en estado + pertenecen al mismo parche si comparten uno de sus lados. La clasificación de los parches según su tamaño se hace en cinco categorías.

Dependiendo de las intensidades de la actividad herbívora y de los mecanismos locales de interacción positiva (dispersión de semillas y facilitación locales) la distribución de parches $N(S)$ se ajustará a una ley de potencias simple o una truncada. En particular, se obtiene que en alta interacción local positiva frente al consumo de vegetales las distribuciones $N(S)$ siguen una ley de potencias (figuras 22*a* y *d*). Si la depredación aumenta o las interacciones locales positivas se debilitan, $N(S)$ se aleja de la ley de potencias simple y pasa a ser truncada (figuras 22*b, c, e, f*). Cualitativamente estos resultados coinciden con las observaciones de campo.

Las leyes de potencias resultantes de la simulación presentan exponentes γ mayores que en las observaciones de campo, pero todos ellos contenidos en el rango $1 < \gamma < 2$. Los exponentes de las leyes de potencias truncadas, en cambio, resultan de menor valor que en las observaciones. Finalmente, hay una coincidencia en órdenes de magnitud para S_x .

Otra aplicación del modelo hecha por Kéfi et al. (2007) es el estudio de las transiciones entre el estado cubierto de vegetación hasta el estado completamente desértico (ver figura 23). Además, dichas transiciones pueden ser continuas o abruptas dependiendo de la intensidad de depredación herbívora. Si la depredación es alta, la reducción de la probabilidad b (aumento de la aridez) por debajo de un cierto valor crítico conlleva un salto abrupto desde un ecosistema con vegetación a un estado completamente despoblado (transición discontinua). Si por el contrario la depredación es baja, la desaparición de la vegetación es progresiva conforme b disminuye (transición continua).

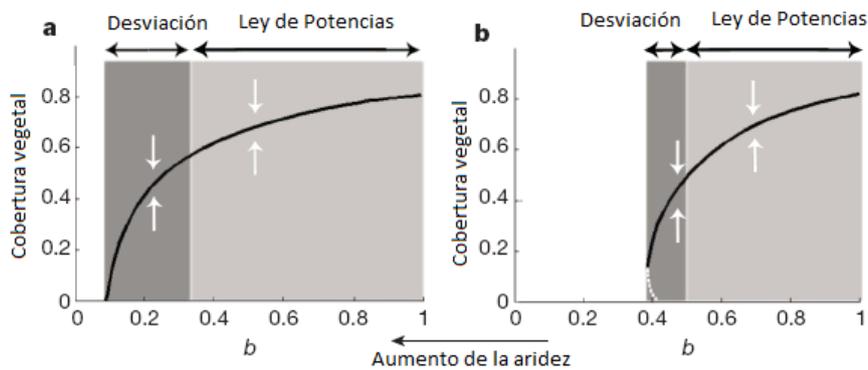


Figura 23: Imagen *a*: Fracción de malla cubierta de vegetación en función de la aridez para baja intensidad herbívora (la transición al estado despoblado es continua). Imagen *b*: La actividad herbívora es mayor y la transición a la despoblación es abrupta. Se representan la solución estable (curva negra), el tramo inestable (curva gris discontinua), la región de ajuste a ley de potencias (zona gris claro) y la región de desviación de dicho ajuste (gris oscuro). Diagramas obtenidos de Kéfi et al. (2007).

4. Modelos continuos

4.1. Modelo de Rietkerk et al. (2002)

4.1.1. Descripción del modelo

Las observaciones de campo en regiones áridas y semiáridas muestran una mayor infiltración bajo la cubierta vegetal frente a las zonas despobladas. El crecimiento de las plantas o la actividad animal asociada a ellas, como la acción de las termitas o la alimentación de los herbívoros, son mecanismos que contribuyen a destruir la corteza superficial del terreno, altamente impermeable, incrementando la infiltración. Este aumento con la cantidad de agua infiltrada es aprovechado por las plantas para su desarrollo, con el consecuente incremento en la infiltración (*feedback positivo*). R. HilleRisLambers et al. (2001) y M. Rietkerk et al. (2002) proponen un modelo considerando que el mencionado mecanismo de realimentación es suficiente para producir patrones en regiones semiáridas. Este modelo consiste en tres ecuaciones en derivadas parciales para las variables dinámicas de densidad de plantas $P(\vec{x}, t)$, agua superficial contenida en el terreno $W(\vec{x}, t)$ y agua de la capa superficial $O(\vec{x}, t)$. Las ecuaciones del modelo son:

$$\frac{\partial P(\vec{x}, t)}{\partial t} = cg_{\text{máx}} \frac{W(\vec{x}, t)}{W(\vec{x}, t) + k_1} P(\vec{x}, t) - (d + \beta)P(\vec{x}, t) + D_p \nabla^2 P(\vec{x}, t) \quad (38a)$$

$$\frac{\partial W(\vec{x}, t)}{\partial t} = \alpha O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + k_2 W_0}{P(\vec{x}, t) + k_2} - g_{\text{máx}} \frac{W(\vec{x}, t)}{W(\vec{x}, t) + k_1} P(\vec{x}, t) - r_w W(\vec{x}, t) + D_w \nabla^2 W(\vec{x}, t) \quad (38b)$$

$$\frac{\partial O(\vec{x}, t)}{\partial t} = R - \alpha O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + k_2 W_0}{P(\vec{x}, t) + k_2} + D_O \nabla^2 O(\vec{x}, t) \quad (38c)$$

El primer sumando en $\partial_t P(\vec{x}, t)$ corresponde al consumo de agua por una densidad de vegetación $P(\vec{x}, t)$; el cual se modela de la misma forma que en el modelo de von Hardenberg et al. (ver sección 5). Para terrenos con escasez de agua el consumo específico es proporcional a $W(\vec{x}, t)$ mientras que a valores altos de humedad existe un umbral de consumo $cg_{\text{máx}} P(\vec{x}, t)$. El parámetro c representa el factor de conversión en biomasa del agua consumida. El término en $-(d + \beta)P(\vec{x}, t)$ aúna la mortalidad natural (d) y la alimentación de herbívoros (β). Por último, el laplaciano en $P(\vec{x}, t)$ responde a la dispersión de la biomasa.

La infiltración obtenida en los estudios de campo depende de la vegetación, de las características del terreno y de la cantidad superficial de agua. En este y en otros modelos (por ejemplo en el modelo de Gilad et al., 2006) la infiltración es de la forma:

$$\alpha O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + k_2 W_0}{P(\vec{x}, t) + k_2} \quad (39)$$

En ausencia de vegetación la infiltración es máxima ($\alpha O(\vec{x}, t) W_0$); mientras que para $P(\vec{x}, t)$ altos la función (39) converge a $\alpha O(\vec{x}, t)$. El parámetro k_2 recibe el nombre de constante de media saturación, ya que imponiendo $P(\vec{x}, t) = k_2$ la infiltración resulta la mitad del valor máximo. La constante $W_0 \in [0, 1]$ se relaciona con el tipo de suelo: W_0 bajo para terrenos arcillosos y W_0 alto para superficies arenosas. La contrapartida experimental de (39) se encuentra en van Wijngaarden (1986) y Rietkerk (1998). Como la infiltración supone una pérdida de agua en la capa superior, encontramos el término (39) restando en el segundo miembro de $\partial_t O(\vec{x}, t)$ (38c). El segundo sumando modela el agua consumida por las plantas y es idéntico al primer término en $\partial_t P(\vec{x}, t)$, salvo por el factor c de conversión a biomasa. La resta de $r_w W(\vec{x}, t)$ supone que la evaporación y el drenaje son lineales en $W(\vec{x}, t)$. Finalmente $D_w \nabla^2 W(\vec{x}, t)$ es la difusión del agua contenida en el terreno.

La tasa de precipitación R se supone especialmente homogénea y temporalmente invariante. El intercambio de agua superficial sobre el suelo está presente en la difusión $D_O \nabla^2 O(\vec{x}, t)$. A pesar de que originalmente el modelo fue propuesto para terrenos completamente llanos, en trabajos posteriores (Rietkerk et al., 2002) se introduce el flujo de escorrentía pendiente abajo mediante la sustitución de $D_O \nabla^2 O(\vec{x}, t)$ por $\nu \partial_x O$ (con x dirección de la pendiente), siendo ν la velocidad del fluido. En (Kéfi et al., 2010) se añade un término de pérdida de flujo superficial $-l_0 O$ en $\partial_t O$ que además permite situaciones de biestabilidad (ver sección 4.2).

En lluvias de larga duración, el equilibrio se alcanza antes para la cantidad de agua superficial que para $P(\vec{x}, t)$ y $W(\vec{x}, t)$. En otras palabras, la escala de tiempo es menor para $O(\vec{x}, t)$ que para las otras dos variables dinámicas, ya que el flujo superficial se reajusta más rápido que la vegetación o que el agua subterránea. Por todo ello se asume que $O(\vec{x}, t)$ se halla siempre en el estado estacionario, imponiendo $\partial_t O(\vec{x}, t) = 0$ en (38c).

Las ecuaciones del modelo (38) dependen de trece parámetros, mientras que en su forma adimensional (40) sólo intervienen siete.

$$\frac{\partial P(\vec{x}, t)}{\partial t} = \frac{W(\vec{x}, t)}{W(\vec{x}, t) + 1} P(\vec{x}, t) - bP(\vec{x}, t) + D_{p0} \nabla^2 P(\vec{x}, t) \quad (40a)$$

$$\frac{\partial W(\vec{x}, t)}{\partial t} = \alpha O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + W_0}{P(\vec{x}, t) + 1} - k \frac{W(\vec{x}, t)}{W(\vec{x}, t) + 1} P(\vec{x}, t) - rW(\vec{x}, t) + D_{w0} \nabla^2 W(\vec{x}, t) \quad (40b)$$

$$\frac{cg_{\max}}{\alpha} \frac{\partial O(\vec{x}, t)}{\partial t} = R_s - O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + W_0}{P(\vec{x}, t) + 1} + \nabla^2 O(\vec{x}, t) \quad (40c)$$

La solución espacialmente homogénea y trivial al sistema de ecuaciones (40) es:

$$\bar{P} = 0 \quad \bar{W} = R_s/r \quad \bar{O} = R_s/W_0 \quad (41)$$

que se mantiene estable siempre que $R_s < rb/(1-b)$ (ver apéndice 9). La solución no trivial es:

$$\bar{W} = \frac{b}{1-b} \quad \bar{O} = R_s \frac{\bar{P} + 1}{\bar{P} + W_0} \quad \bar{P} = \frac{R_s - r\bar{W}}{kb} \quad (42)$$

Del análisis de estabilidad lineal se demuestra que la aparición de patrones como resultado de perturbar la solución (42) está condicionada por el signo de la función $F(Q^2)$ dada por:

$$F(Q^2) = D_{p0} Q^2 \times [kA + r + D_{w0} Q^2] - A \left[\frac{Q^2}{C + Q^2} B - kb \right] \quad (43)$$

donde \vec{Q} es el vector de onda asociado a las perturbaciones. Si $F(Q^2) < 0$ el estado homogéneo no trivial será inestable y se formará patrón. Para simplificar se han definido las cantidades A , B y C como

$$A = \frac{\bar{P}}{(\bar{W} + 1)^2} \quad B = \frac{1 - W_0}{(\bar{P} + 1)^2} \bar{O} \quad C = \frac{\bar{P} + W_0}{\bar{P} + 1} \quad (44)$$

Del análisis funcional de $F(Q^2)$ se pueden extraer resultados importantes. Examinando sus dos primeras derivadas comprobamos que $F(Q^2)$ pasa de ser una función decreciente a creciente, y que $F''(Q^2) > 0$ para todo valor de Q . La situación límite de transición de estado uniforme a patrón vendrá determinada por aquellas combinaciones de parámetros tales que $F(Q^2) = 0$ y $F'(Q^2) = 0$.

4.1.2. Resultados

La integración numérica de (38) para distintas precipitaciones anuales medias permite obtener toda la gama de patrones observados (ver figura 24): *spots* ($R=0.75$), laberinto ($R=1$), huecos ($R=1.25$) y bandas transversales a la pendiente ($R=1$, $\nu=10$ m/d). Para éstas últimas se observa una ascensión aguas arriba.

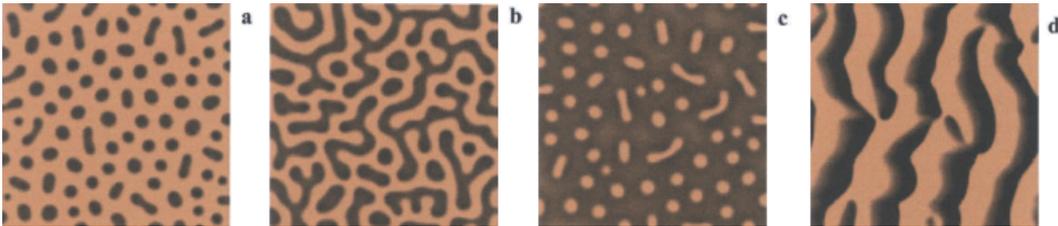


Figura 24: Patrones obtenidos con el modelo de Rietkerk et al. (2002). Valores de los parámetros: $c = 10$, $g_{\max} = 0.05$, $k_1 = 5$, $D_p = 0.1$, $\alpha = 0.2$, $k_2 = 5$, $W_0 = 0.2$, $r_w = 0.2$, $D_w = 0.1$, $D_O = 100$, $d = 0.25$, $\nu = 10$ (sólo el caso d). Precipitaciones de $R = 0.75$ (caso a o *spots*), $R = 1.0$ (caso b o laberinto), $R = 1.25$ (caso c o huecos) y $R = 1.0$ (caso d o bandas). Figuras extraídas de Rietkerk et al. (2002).

Los resultados obtenidos son similares a los vistos en el modelo de von Hardenberg et al. (2001), sin embargo difieren en la escala. Las heterogeneidades de la figura 24 son del orden de unos pocos metros, mientras que los patrones 46 presentan parches de varios centímetros. La diferencia de entre uno y dos órdenes de magnitud se debe a que von Hardenberg et al. (2001) no considera el desplazamiento lateral del flujo superficial (en la sección 5 veremos que en el modelo von Hardenberg et al. (2001) no existe ninguna variable dinámica para la columna de agua sobre el suelo).

Los autores de HilleRisLambers et al. (2001) centran su estudio en las combinaciones de D_p (dispersión de plantas) y β (mortalidad específica por consumo animal) que permiten la formación de patrones. El valor máximo de depredación que soporta el sistema es $b_{lim} = R_s / (r + R_s)$, ya que por encima de este valor la expresión (42) conduce a $\bar{P} < 0$ (en realidad la solución trivial $\bar{P} = 0$ pasaría a ser estable, mientras que la no trivial no tendría sentido físico).

Sobre un diagrama D_p - β se pueden distinguir hasta tres regiones con distinta distribución vegetal (ver figuras 25 y siguientes): En la región 1 la cobertura es uniforme. Sobre la región 2 la intensa actividad herbívora imposibilita el desarrollo de vegetación. Por último, la región 3 corresponde al agrupamiento en forma de patrones.

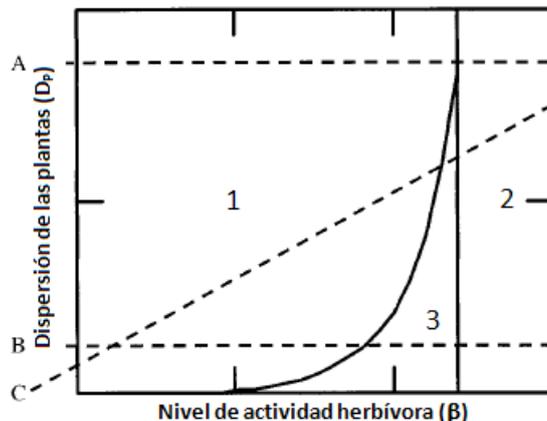


Figura 25: Diagrama D_p - β sobre el que se distingue una región uniformemente poblada (región 1), otra despoblada (2) y otra con patrones (3). Parámetros utilizados: $c = 10$, $g_{m\acute{a}x} = 0.05$, $k_1 = 3$, $d = 0.1$, $\alpha = 0.1$, $k_2 = 5$, $W_0 = 0.1$, $D_w = 1$, $D_O = 10^4$, $r_w = 0.1$. Diagrama extraído de HilleRisLambers et al. (2001).

Las líneas discontinuas de la figura 25 representan ejemplos de dispersiones de plantas. Para valores altos de D_p (recta A), la creciente actividad herbívora desplaza el sistema desde el recubrimiento vegetal uniforme hasta la despoblación total. Por el contrario, si D_p es bajo (recta B) el consumo animal permite una situación intermedia en la que se obtienen patrones. La recta C se corresponde con la hipótesis de Belsky (1986) según la cual la dispersión de hierbas clonales se ve favorecida por la actividad animal. Si esta hipótesis fuese correcta la formación de patrones quedaría confinada a un rango muy estrecho de β (pico superior de la región 3).

El diagrama D_p - β de la figura 25 ha sido obtenido para una precipitación R fija¹ sobre un terreno con infiltración mínima en las áreas despobladas de $W_0 = 0.1$. Para estudiar cómo afectan R y W_0 a las posibilidades de obtener un patrón de vegetación, se repite el análisis en el diagrama D_p - β (ver figura 26). El aumento de la precipitación permite una mayor depredación (la región 2 aparece a mayores β) pero reduce las combinaciones de D_p y β que permiten patrón (el área de la zona 3 es menor). Aunque de forma menos notable se observa que terrenos con valores bajos de W_0 , propios de suelos arcillosos o francosos, son más propensos a la formación de patrones que los suelos arenosos (W_0 alto).

Por otro lado, el parámetro k_2 presente en la infiltración regula la forma en que la vegetación reduce la impermeabilidad de las áreas despobladas conforme se van colonizando. Altos valores de k_2 implican una menor infiltración y viceversa. Sobre el diagrama D_p - β (figura 27) se observa que a menores valores de k_2 , la infiltración es mayor y la distribución vegetal es más propensa a la uniformidad (área de la región 1 mayor cuanto menor sea k_2). Consecuentemente, la formación de vegetación se ve favorecida por infiltraciones bajas (la región 3 aumenta con k_2). Para un nivel de depredación dado, la vegetación puede mantener la cubierta vegetal uniforme más fácilmente cuanto mayor sea la infiltración.

Dado que las hierbas perennes presentan un k_2 menor que las hierbas anuales (incrementan más fácilmente la infiltración), la aparición de patrones es más favorable para estas últimas.

Finalmente, la efectividad en el aprovechamiento de agua está determinada por k_1 : menor k_1 supone un consumo y crecimiento mayores. En poblaciones con k_1 alto la completa extinción ocurre para actividades herbívoras menores (la región 2 de la figura 28 crece fuertemente con k_1), y la aparición de patrones vegetales requiere de menores β .

¹Aunque no proporcionada en el artículo HilleRisLambers et al. (2001).

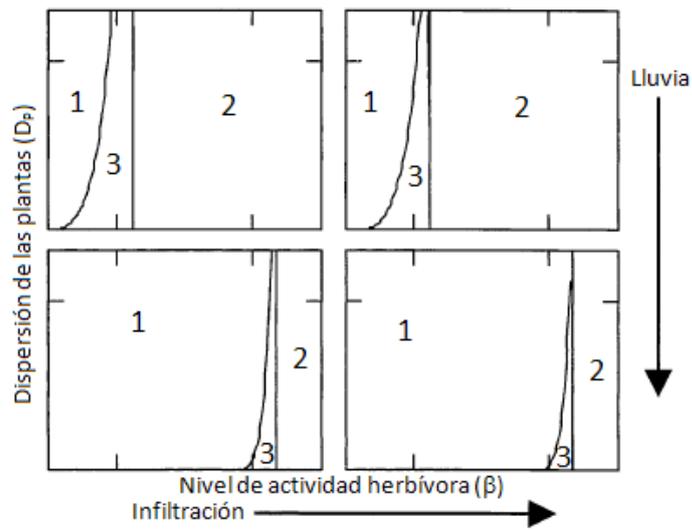


Figura 26: Diagrama D_p - β para varias combinaciones de precipitación ($R = 0.05$ y 0.15) e infiltración ($W_0 = 0.05$ y 0.15). El resto de parámetros mantienen los valores de la figura 25. Gráfica obtenida de HilleRisLambers et al. (2001).

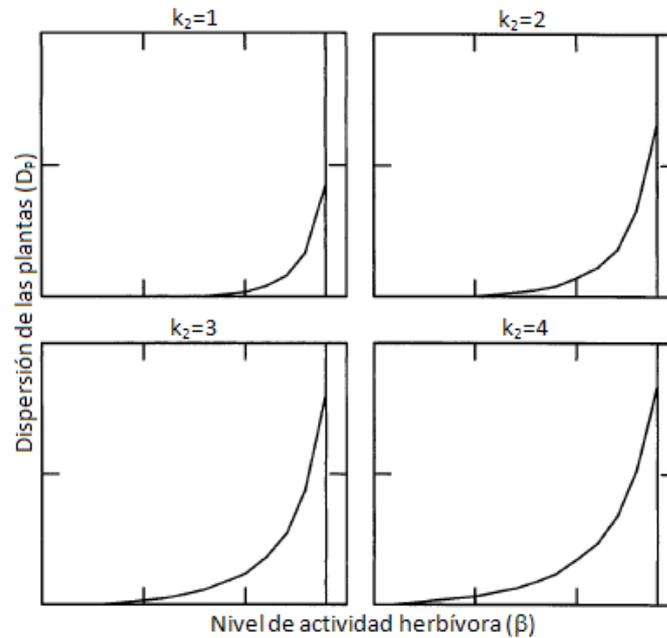


Figura 27: Diagrama D_p - β para varias combinaciones de k_2 . $R = 2$ y el resto de parámetros (salvo k_2) mantienen los valores de la figura 25. Gráfica presente en HilleRisLambers et al. (2001).

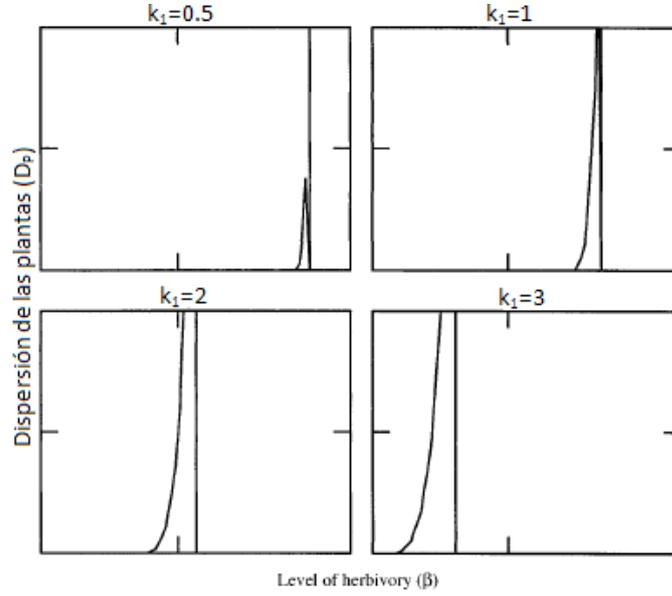


Figura 28: Diagrama D_p - β en función de k_1 . Se usan los mismos parámetros que en gráficas anteriores. Gráfica extraída de HilleRisLambers et al. (2001).

4.2. Modelo de Rietkerk modificado

El modelo original de Rietkerk et al. (2002) considera la infiltración como un proceso inevitable para todo el agua superficial, sin haber pérdidas. Como consecuencia, conforme aumentamos la precipitación desde valores bajos el estado despoblado ($\bar{P} = 0$, $\bar{W} = R/r_w$, $\bar{O} = R[\alpha W_0]^{-1}$) deja de ser estable y el sistema evoluciona hacia una cobertura uniforme, correspondiente a una solución homogénea no trivial del modelo. Esta nueva solución comienza a ser estable cuando $\bar{P} = 0$ ya no lo es, no pudiendo darse nunca un rango de valores de R para el que ambas situaciones (vegetación uniforme y estado despoblado) puedan coexistir de forma estable (biestabilidad).

La incorporación de un término de pérdida del agua superficial supone una intensificación del mecanismo de realimentación positivo entre infiltración y crecimiento vegetal, ya que se hace más necesaria la influencia de las plantas para infiltrar una cantidad de agua que, de lo contrario, se perdería.

Kéfi et al. (2009) modificaron el modelo original de Rietkerk et al. (2002) añadiendo el término de pérdida $-l_0 O(\vec{x}, t)$ en la ecuación para el agua superficial, con el fin de demostrar que la biestabilidad y la aparición de patrones están relacionados en este nuevo modelo. Las ecuaciones del nuevo modelo quedan:

$$\frac{\partial P(\vec{x}, t)}{\partial t} = cg_{\text{máx}} \frac{W(\vec{x}, t)}{W(\vec{x}, t) + k_1} P(\vec{x}, t) - dP(\vec{x}, t) + D_p \nabla^2 P(\vec{x}, t) \quad (45a)$$

$$\frac{\partial W(\vec{x}, t)}{\partial t} = \alpha O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + k_2 W_0}{P(\vec{x}, t) + k_2} - g_{\text{máx}} \frac{W(\vec{x}, t)}{W(\vec{x}, t) + k_1} P(\vec{x}, t) - r_w W(\vec{x}, t) + D_w \nabla^2 W(\vec{x}, t) \quad (45b)$$

$$\frac{\partial O(\vec{x}, t)}{\partial t} = R - \alpha O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + k_2 W_0}{P(\vec{x}, t) + k_2} - l_0 O(\vec{x}, t) + D_o \nabla^2 O(\vec{x}, t) \quad (45c)$$

donde se ha redefinido el parámetro d para que abarque a la mortalidad natural y a la debida al consumo herbívoro.

Prescindiendo de las componentes espaciales, las ecuaciones (45) presentan dos soluciones uniformes. La solución trivial es

$$\bar{P} = 0 \quad \bar{W} = \frac{\alpha W_0 R}{(\alpha W_0 + l_0) r_w} \quad \bar{O} = \frac{R}{\alpha W_0 + l_0} \quad (46)$$

y se demuestra que es estable siempre que:

$$R < \frac{r_w d k_1 (l_0 + \alpha W_0)}{\alpha W_0 (c g_{\text{máx}} - d)} \quad (47)$$

La expresión para la solución no trivial es más complicada puesto que resulta de obtener las raíces de un polinomio de segundo grado en P :

$$\bar{W} = \frac{d k_1}{c g_{\text{máx}} - d} \quad \bar{O} = \frac{R(\bar{P} + k_2)}{\alpha(\bar{P} + k_2 W_0) + l_0(\bar{P} + k_2)} \quad A\bar{P}^2 + B\bar{P} + C = 0 \quad (48)$$

$$A = \frac{d}{c}(\alpha + l_0) \quad B = \frac{d}{c}(\alpha k_2 W_0 + l_0 k_2) + (\alpha + l_0) r_w \frac{d k_1}{c g_{\text{máx}} - d} - R \alpha \quad C = r_w \frac{d k_1}{c g_{\text{máx}} - d} (\alpha k_2 W_0 + l_0 k_2) - R \alpha k_2 W_0$$

Como hemos mencionado, la incorporación del término $-l_o O$ en la ecuación para $\partial_t O$ resalta la importancia del feedback positivo entre infiltración y crecimiento de biomasa, lo que a su vez favorece la situación de biestabilidad (Kéfi et al., 2010). La biestabilidad aparece como consecuencia de rebasar un umbral de vegetación mínimo que permita concentrar el suficiente agua para asegurar la supervivencia, e iniciar así el feedback positivo entre captura de agua y crecimiento; por ello, el parámetro que determina principalmente la biestabilidad en este modelo es W_0 . De la sección (4.1.1) sabemos que un W_0 elevado (próximo a la unidad) implica un débil contraste entre la infiltración en zonas vegetales y des pobladas (feedback positivo poco eficiente); por el contrario, si $W_0 \approx 0$ el mecanismo de realimentación positivo se refuerza. Por esta razón, el estudio se centra en el diagrama R - W_0 . El resto de parámetros no influye en la existencia de la biestabilidad, sino en su tamaño sobre el diagrama R - W_0 Kéfi et al. (2010).

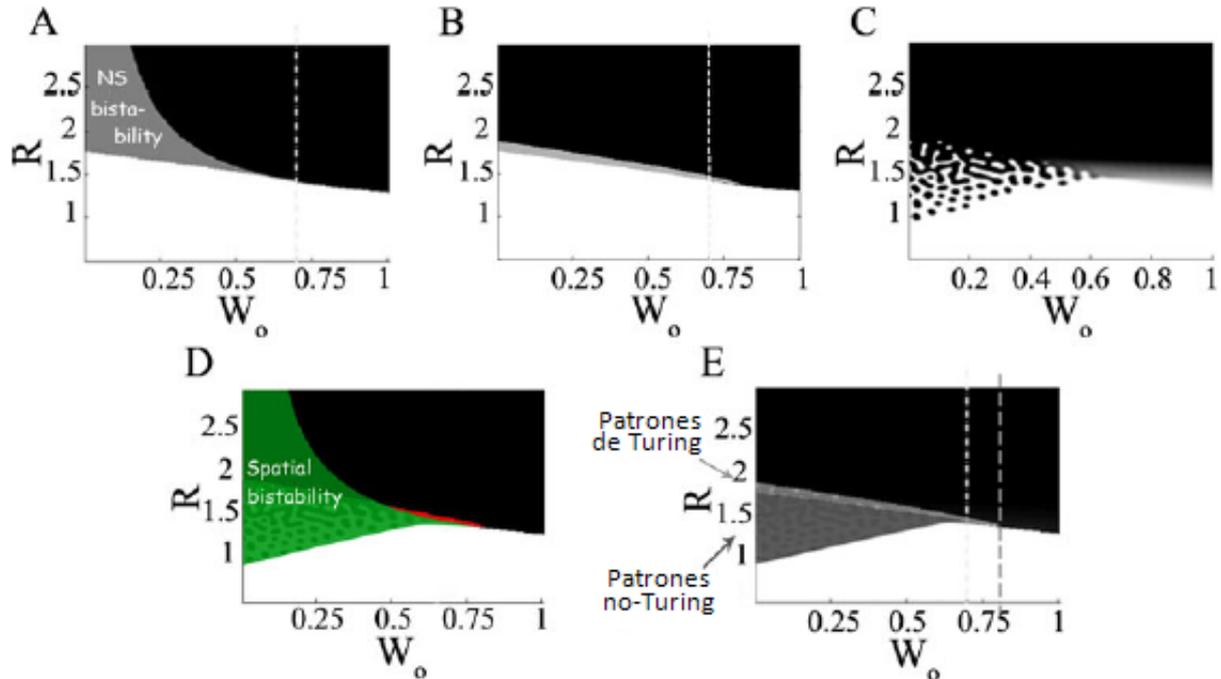


Figura 29: Delimitación de las regiones del diagrama R - W_0 según los patrones que puedan encontrarse. *Figura a*: Modelo sin términos espaciales. *Figura b*: Regiones según su estabilidad de Turing. *Figura c*: Incorporación de los patrones no-Turing. *Figura d*: Regiones de estabilidad y biestabilidad para el modelo espacial (ecuaciones 45). La zona roja indica los patrones de Turing fuera de la biestabilidad. *Figura e*: acotación de las regiones de patrones de Turing y no-Turing. La línea gris claro discontinua ($W_0 = 0.7$) separa las transiciones abruptas ($W_0 < 0.7$) de las continuas ($W_0 > 0.7$) en el modelo sin términos espaciales; análogamente, en el modelo con términos espaciales está la línea gris oscura de la *figura e*. Valores de los parámetros: $c = 10$, $g = 0.05$, $k_1 = 5$, $\alpha = 0.2$, $d = 0.25$, $l_o = 0.06$, $k_2 = 5$ y $r_w = 0.2$. Ilustración obtenida de Kéfi et al. (2010).

Continuando con el modelo sin términos espaciales, la figura 29a representa las regiones de dominio exclusivo del estado despoblado (región blanca), la solución no trivial (48) (región negra) y la zona de biestabilidad de ambas (región gris). La línea a trozos blanca ($W_0 = 0.7$) separa las transiciones discontinuas (a la izquierda) de las transiciones continuas (a la derecha); o lo que es lo mismo, para $W_0 > 0.7$ no existe ningún valor de R en el que coexistan estables los dos estados.

Consideremos a partir de ahora el modelo (45) completo con las difusiones.

La figura 29b incluye la región de inestabilidades de Turing calculadas a partir del análisis de estabilidad lineal, aplicando perturbaciones no homogéneas sobre las soluciones uniformes (46) y (48). Cotejando las figuras (29a y b) observamos que la aparición de patrones se produce sobre la región de biestabilidad desierto-vegetación uniforme ($W_0 < 0.7$), y como única solución estable ($W_0 > 0.7$).

Los patrones de Turing no son las únicas heterogeneidades que pueden mantenerse estables. Existen otras soluciones cuyo origen reside en las no linealidades del modelo que, a diferencia de los patrones de Turing, no pueden ser predichas en el análisis de estabilidad lineal. La forma de obtener esos patrones es la integración numérica. La figura 29c representa la región donde se dan sendos tipos de patrones. Como se puede comprobar, las formaciones no-Turing extienden la región de los patrones hacia situaciones extremas, donde el modelo no espacial sólo permitía el estado despoblado. La figura 29e muestra los límites de cada región. Podemos comprobar como al existir patrones

no-Turing para $W_0 > 0.7$, el modelo espacial presenta un rango mayor de valores de W sobre los que se producen transiciones abruptas (zona a la izquierda de la línea gris discontinua).

Las simulaciones verifican que el estado despoblado se mantiene estable en las mismas regiones independientemente de que se tengan en cuenta las componentes espaciales del modelo. De este hecho se deduce que el área de biestabilidad espacial es la suma de la región de patrones no-Turing y de la zona de biestabilidad del modelo no espacial. Los patrones no-Turing sólo se dan en coexistencia con $P = 0$.

El hecho de que los patrones se produzcan sobre la zona de biestabilidad sirve como indicación del estado de deterioro o recuperación del ecosistema. Por ejemplo, si partiendo de una distribución uniforme la precipitación se reduce progresivamente, para valores bajos de W_0 (inferiores al valor máximo de W_0 en la zona de biestabilidad espacial, correspondiente a la línea discontinua gris de la figura 29e), se empezarán a formar patrones de huecos, laberintos y parches hasta que, finalmente, se produzca una transición discontinua hacia el despoblamiento total. A partir de entonces, aunque la precipitación aumente no se recuperará el patrón.

Aunque la agrupación en forma de patrones permita la supervivencia de la vegetación en peores condiciones, dado que estos se encuentran sobre una zona de biestabilidad, las perturbaciones podrían provocar una transición hacia otros estados.

4.3. Modelo de Gilad et al. (2004)

4.3.1. Descripción del modelo

El modelo propuesto por Gilad et al. (2004) para la formación de patrones vegetales considera las mismas variables dinámicas que el modelo de Rietkerk et al. (2002)² de densidad de biomasa $b(\vec{r}, t)$, densidad de agua contenida en el suelo $w(\vec{r}, t)$ y la altura de la escorrentía de agua superficial $h(\vec{r}, t)$. Las derivadas temporales de estas tres cantidades conforman las ecuaciones del modelo de Gilad:

$$\frac{\partial b}{\partial t} = G_b b(1 - b) - b + \delta_b \nabla^2 b \quad (49a)$$

$$\frac{\partial w}{\partial t} = Ih - \nu(1 - \rho b)w - G_w w + \delta_w \nabla^2 w \quad (49b)$$

$$\frac{\partial h}{\partial t} = p - Ih + \delta_h \nabla^2 (h^2) + 2\delta_h \nabla h \cdot \nabla \zeta + 2\delta_h h \nabla^2 \zeta \quad (49c)$$

En (49) todas las cantidades están expresadas en forma adimensional. Las ecuaciones para $b(\vec{r}, t)$ y $w(\vec{r}, t)$ son similares a las presentes en el modelo de von Hardenberg et al. (sección 5). El término en G_b es la tasa de crecimiento de biomasa, y su parte no lineal ($\sim b^2$) incluye la competencia entre individuos por los recursos³. El sumando $-b$ se corresponde con la tasa de mortandad (normalizada a la unidad en esta forma adimensional) y el laplaciano $\nabla^2 b$ modela la dispersión de los individuos.

Por otro lado, para $\partial_t w$ reconocemos la infiltración Ih , la evaporación (segundo sumando) reducida por sombras según el término en ρ , la reducción de agua por su consumo ($-G_w w$) y el transporte por difusión ($\sim \nabla^2 w$) en suelos no saturados. Las ecuaciones para $\partial_t b$ y $\partial_t w$ son fenomenológicas; en cambio, la ecuación para $\partial_t h$ se obtiene de la teoría para flujos de agua superficiales e incluye la tasa de precipitación p , la infiltración I , y términos dependientes de las derivadas de la función de topografía del terreno $\zeta(\vec{r})$ (altura del terreno en el punto \vec{r}).

La forma de modelar los mecanismos de realimentación positiva son también una novedad en el modelo de Gilad. Mientras que en el modelo de Rietkerk et al. (2002) la tasa de crecimiento se relaciona con la densidad de agua por medio de $\sim W(\vec{r}, t) [W(\vec{r}, t) + k_1]^{-1}$, en el modelo de Gilad se tiene en cuenta la capacidad de las plantas para absorber agua más allá de su entorno. Por ello, la tasa de crecimiento para la biomasa en (49a) se corresponde con un término no local al depender de la densidad de agua w en todos los puntos del dominio:

$$G_b(\vec{r}, t) = \nu \int_{\Omega} g(\vec{r}, \vec{r}', t) w(\vec{r}', t) d\vec{r}' \quad (50)$$

donde $g(\vec{r}, \vec{r}', t)$ regula, en el instante t , el crecimiento de la biomasa situada en \vec{r} inducido por la absorción del agua localizada en el punto \vec{r}' . Asimismo, la tasa del consumo de agua G_w en el punto \vec{r} está condicionada por todas las plantas (ubicadas en \vec{r}') capaces de extraer agua de \vec{r} :

$$G_w(\vec{r}, t) = \gamma \int_{\Omega} g(\vec{r}', \vec{r}, t) b(\vec{r}', t) d\vec{r}' \quad (51)$$

²Aunque las variables dinámicas sean las mismas, siempre respetaremos la notación original de cada modelo.

³Nótese que la reducción de unidades asumida establece como densidad máxima de biomasa $b = 1$; de lo contrario el término $G_b b(1 - b)$ se torna negativo, actuando como una tasa de mortandad.

Aunque existen varias formas de escoger $g(\vec{r}, \vec{r}', t)$ la más común es la exponencial gaussiana de la forma⁴:

$$g(\vec{r}, \vec{r}', t) = \frac{1}{2\pi} \exp\left(-\frac{|\vec{r} - \vec{r}'|^2}{2\sigma^2}\right) \quad (52)$$

donde σ puede asociarse a una distancia característica relacionada con la longitud de las raíces en función de la biomasa. Puesto que una mayor cantidad de masa vegetal implica raíces más largas, la dependencia de σ con b debe ser monótonamente creciente. La forma más simple para σ es la relación lineal $\sigma = 1 + \eta b$, donde la mínima longitud para las raíces es la unidad⁵ y η se corresponde con $\eta = \left.\frac{\partial\sigma}{\partial b}\right|_{b=0}$. El factor $(2\pi)^{-1}$ se introduce a efectos de normalización cuando $b = 0$.

El segundo *feedback* positivo es la infiltración. En terrenos despoblados la superficie del suelo está cubierta por una corteza de microorganismos conocidos como cyanobacterias. Estas cyanobacterias liberan una sustancia pegajosa capaz de apelmazar las partículas del terreno y la materia orgánica, reduciendo la permeabilidad de la superficie. En presencia de vegetación, las sombras y los restos de las plantas bloquean la luz solar impidiendo el desarrollo de esta corteza biológica. El resultado es un contraste en la infiltración entre las zonas escasamente pobladas (infiltración alta) y las zonas cubiertas de vegetación (baja infiltración). El agua se desliza sobre la corteza construida por las cyanobacterias y penetra en el terreno en las inmediaciones de la vegetación, actuando esta como sumideros de las corrientes superficiales.

La forma asumida para la dependencia de la tasa de infiltración I con la densidad de biomasa es

$$I(\vec{r}, t) = \alpha(\vec{r}, t) \frac{b(\vec{r}, t) + qf}{b(\vec{r}, t) + q} \quad (53)$$

siendo α , q y f parámetros característicos cuyo significado se explica mejor atendiendo a los casos límite para I : de (53) se deduce que a altas densidades la tasa de infiltración tiende al valor constante $I(b \rightarrow \infty) = \alpha(\vec{r}, t)$; es decir, aunque las plantas tienden a actuar como sumideros ya no es posible una infiltración mayor, siendo α el valor límite (saturación). Análogamente, la tasa de infiltración también alcanza su máximo $I = \alpha$ cuando $f = 1$ independientemente del valor de b ; por lo que $f = 1$ es aplicable a terrenos desprovistos de corteza.

En el extremo opuesto, en suelos extremadamente áridos tenemos que $I(b \approx 0) = \alpha(\vec{r}, t)f$; si además $f \ll 1$ (situación en la que existe corteza biológica) concluimos que la tasa de infiltración es mucho menor en ausencia de vegetación que en zonas altamente pobladas. Del mismo modo que el parámetro η caracteriza el crecimiento de las raíces (*feedback* positivo de aumento de la raíz), f determina los efectos de la corteza biológica en la infiltración. Finalmente, el parámetro q puede interpretarse como una densidad de biomasa característica en la infiltración: altos valores de q elevan el umbral de b para el cual se puede aproximar $I = \alpha$.

4.3.2. Soluciones del modelo

Las ecuaciones del modelo (49) para terrenos llanos ($\zeta(\vec{r}) = cte$) y distribuciones homogéneas estacionarias ($b(\vec{r}, t) = b_0$, $w(\vec{r}, t) = w_0$, $h(\vec{r}, t) = h_0$) pueden ser resueltas de forma exacta.

En efecto, si asumimos en (49) que las soluciones son constantes llegamos a un sistema no lineal de tres ecuaciones:

$$\left[\nu (1 + \eta b_0)^2 w_0 (1 - b_0) - 1 \right] b_0 = 0 \quad (54a)$$

$$I_0 h_0 - \nu (1 - \rho b_0) w_0 - \gamma (1 + \eta b_0)^2 b_0 w_0 = 0 \quad (54b)$$

$$p - I_0 h_0 = 0 \quad (54c)$$

con $I_0 = \alpha (b_0 + qf) / (b_0 + q)$.

Por lo general el sistema (54) requiere de métodos numéricos para ser resuelto, y el número de soluciones puede variar de uno a tres. Sin embargo, se encuentra la solución trivial $b_0 = 0$, $w_0 = p/\nu$, $h_0 = p/(\alpha f)$ correspondiente al estado completamente despoblado.

Mediante un análisis de estabilidad lineal (ver apéndice de la sección 8) se encuentra que la matriz a tener en cuenta para la solución trivial es:

$$\begin{pmatrix} p - 1 - \delta_b k^2 & 0 & 0 \\ \left(\frac{1-f}{qf}\right)p + p\rho - \frac{\gamma}{\nu}p \exp(-k^2/2) & -\nu - \delta_w k^2 & \alpha f \\ -\left(\frac{1-f}{qf}\right)p & 0 & -\alpha f - \frac{2p}{\alpha f} \delta_h k^2 \end{pmatrix} \quad (55)$$

⁴En Gilad et al. (2006) se propone también la exponencial decreciente y la Lorentziana como alternativas a la campana de Gauss.

⁵Nuevamente, el hecho de que $\sigma(b=0) = 1$ se debe a la elección del sistema reducido de unidades para las ecuaciones del modelo.

Calculando los autovalores de (55) se obtiene que dos de ellos son siempre negativos (ver ω_2 y ω_3 en 79), por lo que no darán lugar a inestabilidades. El tercer valor propio, en cambio, se torna positivo para ciertos \vec{k} si $p > p_c = 1$.

Puesto que en el caso límite $p = p_c$ el cambio de signo en $\omega(\vec{k})$ se produce sobre $\vec{k} = 0$ ó $\lambda = 2\pi/|\vec{k}| \rightarrow \infty$ (perturbación en la escala de todo el sistema), si la precipitación media rebasa p_c el estado despoblado (estable en $p < p_c$) evoluciona hacia una nueva distribución homogénea (solución no trivial de 54 con $b_0 \neq 0$), al menos mientras las perturbaciones no se produzcan a una escala λ finita.

Finalmente, en función de los parámetros escogidos para (49) la bifurcación en $p = p_c$ puede ser supercrítica o subcrítica (ver figura 30). Por lo general, para plantas con η grande la bifurcación es subcrítica (curva ε); mientras que a bajo η se muestra supercrítica (curva A).

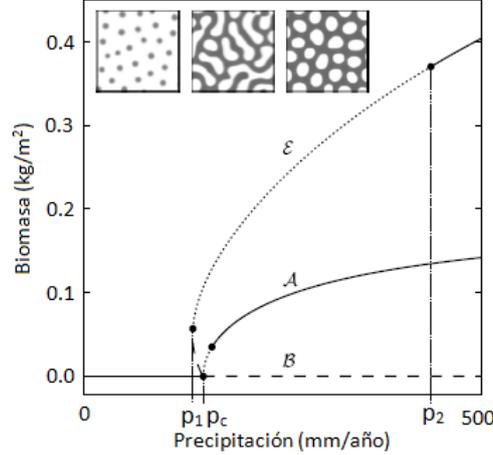


Figura 30: Diagrama de bifurcaciones en el modelo de Gilad con parámetros comunes $\alpha = 100/3$, $\nu = \delta_w = 10/3$, $\delta_b = 1/30$, $\delta_h = 1000/3$, $f = 0.1$. Para la curva A : $\eta = 0.7$ y $\gamma = 10/3$, mientras que en la curva ε $\eta = 3.5$ y $\gamma = 50/3$. La transición en $p = p_c$ se muestra supercrítica para la curva A (caracterizada por un menor crecimiento de las raíces con la biomasa η) y subcrítica en ε . La línea B representa la solución trivial $b = 0$. En la parte superior se muestran ejemplos de *spots*, laberintos y huecos obtenidos de las simulaciones numérica (no se proporcionan valores de p). Diagrama obtenido de Gilad et al. 2004.

4.3.3. Resultados para una especie

Otra de las aplicaciones posibles del modelo de Gilad es el estudio de la cantidad de agua retenida por la biomasa, la cual es beneficiosa para el desarrollo de otras especies vegetales. Si consideramos un terreno recubierto de corteza biológica (por ejemplo con $f = 0.1$) el valor de η (parámetro que regula el alcance del consumo de agua) determina las distribuciones espaciales de $w(\vec{r})$ y $h(\vec{r})$.

En especies con η grande se produce una gran absorción del agua en las inmediaciones de los *spots* de biomasa (figura 31a). La corteza biológica preserva la capa superficial de agua ($h \approx h_0$) hasta la posición de las plantas, donde h decae hasta valores mínimos (recordemos que las cyanobacterias no prosperan cerca de vegetación). Por otro lado, $w(\vec{r})$ se ve reducido respecto de w_0 (solución uniforme) sobre un área mayor, ya que un η más alto incrementa el consumo de zonas más alejadas.

A menores valores de η se observa una densidad de agua sobre la vegetación que puede superar a w_0 (figuras 31 b y c). Como consecuencia, este exceso en el nivel de agua puede suponer el hábitat necesario para especies incapaces de desarrollarse con $w = w_0$. En ampliaciones del modelo de Gilad para varias especies vegetales se observa esta relación interespecífica (Gilad, 2006; Meron, 2011).

Además de regular el alcance en la absorción del agua, y la consecuente retención de ésta por los parches de vegetación, el parámetro η también determina el destino de la biomasa ante cambios en la corteza biológica. En efecto, si reducimos el recubrimiento producido por las cyanobacterias la infiltración del agua superficial aumenta y h se reduce (ver figuras 31 d, e y f).

En especies con gran η (figura 31a) el agua infiltrada en zonas alejadas puede ser absorbida por las largas raíces de las plantas; como consecuencia no se aprecia variación cualitativa ni en $b(\vec{r})$ ni en $w(\vec{r})$, y los parches vegetales sobreviven.

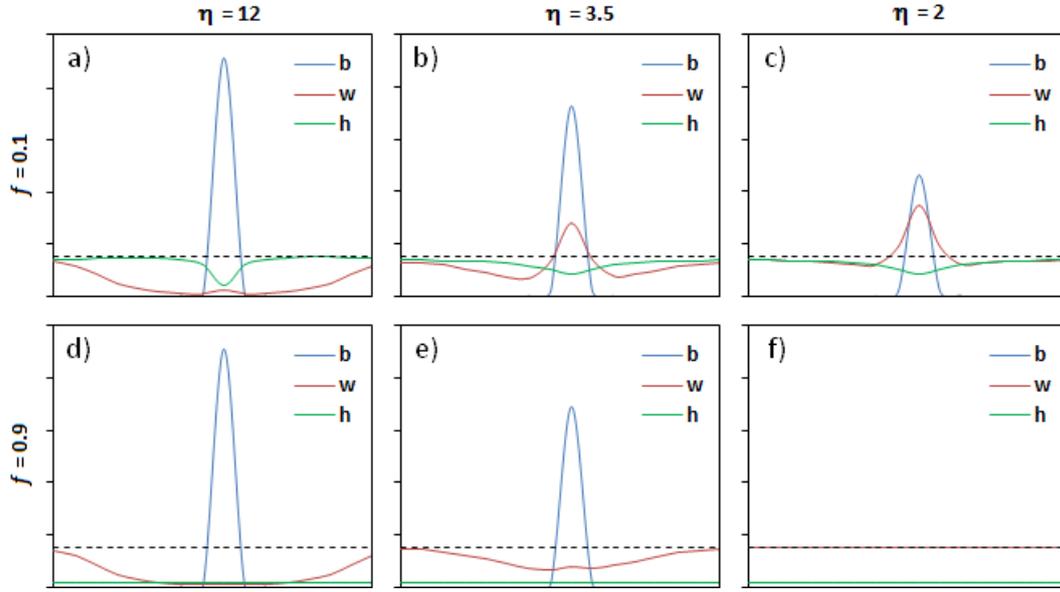


Figura 31: Perfiles de $b(\vec{r})$ (curva azul), $w(\vec{r})$ (curva roja) y $h(\vec{r})$ (curva verde) para tres especies con diferentes η sobre terrenos con distintos niveles de recubrimiento por corteza biológica. La línea negra discontinua indica la densidad w_0 correspondiente a la solución uniforme. Gráfica obtenida de simulaciones propias.

A menores valores de η , la infiltración es más decisiva en el desarrollo de las plantas. Como podemos observar en las figuras (31 b y e), para η intermedios la desaparición de la corteza biológica reduce notablemente el agua acumulada (el máximo en $w(\vec{r})$ es menos pronunciado), situándose en este caso por debajo de w_0 . En esta situación, una segunda especie vegetal que necesitase del hábitat creado en la figura (31, b) vería retrasado su desarrollo hasta una posterior recuperación de la corteza biológica. No obstante, la especie principal consigue sobrevivir con $f = 0,9$.

La situación extrema se presenta a valores más bajos de η (figuras 31 c y f): dado que η pequeño implica raíces cortas, estas no pueden absorber más que el agua infiltrada en las proximidades de la planta. Si esta cantidad de agua resulta insuficiente, la especie vegetal no prospera y la única situación posible es el estado despoblado. En este ejemplo, la desaparición de la corteza implica también la desaparición total de la vegetación.

4.3.4. Resultados para comunidades de leñosas y herbáceas

En ecosistemas con una única especie vegetal las relaciones intraespecíficas pueden conducir a agrupaciones de individuos de la misma especie en forma de parches u otro tipo de patrones. Como consecuencia de este agrupamiento, la captura y aprovechamiento de los recursos (en este caso agua) resulta más eficiente cuando estos escasean.

La incorporación de una segunda especie vegetal implica nuevas relaciones entre individuos de especies diferentes (relaciones interespecíficas), bien sean positivas (facilitación) o negativas (competición). Como resultado final pueden darse dos situaciones: el dominio exclusivo de una única especie o la coexistencia de ambas.

En su tesis, E. Gilad (2006) amplía su modelo permitiendo un número arbitrario de especies, centrándose en particular en la comunidad de leñosas (de densidad b_1) y herbáceas (cuya densidad se denota por b_2). El modelo de Gilad et al. (2004) ampliado a dos especies es:

$$\frac{\partial b_1}{\partial t} = G_{b_1} b_1 (1 - b_1) - \mu_1 b_1 + \delta_{b_1} \nabla^2 b_1 \quad (56a)$$

$$\frac{\partial b_2}{\partial t} = G_{b_2} b_2 (1 - b_2) - \mu_2 b_2 + \delta_{b_2} \nabla^2 b_2 \quad (56b)$$

$$\frac{\partial w}{\partial t} = I h - \nu (1 - \rho_1 b_1 - \rho_2 b_2) w - (G_{w_1} + G_{w_2}) w + \delta_w \nabla^2 w \quad (56c)$$

$$\frac{\partial h}{\partial t} = p - I h + \delta_h \nabla^2 (h^2) + 2\delta_h \nabla h \cdot \nabla \zeta + 2\delta_h h \nabla^2 \zeta \quad (56d)$$

donde se tiene en cuenta la infiltración debida a ambas especies como

$$I = \alpha \frac{\psi_1 b_1(\vec{x}, t) + \psi_2 b_2(\vec{x}, t) + qf}{\psi_1 b_1(\vec{x}, t) + \psi_2 b_2(\vec{x}, t) + q} \quad (57)$$

Parámetro común	Valor	Parám. de leñosas	Valor	Parám. de herbáceas	Valor
ν	1. 667	η_1	3. 5	η_2	0. 35
δ_w	1. 667	γ_1	2. 083	γ_2	0. 208
δ_h	416. 667	ρ_1	0. 95	ρ_2	0. 005
α	1. 667	δ_{b1}	0. 167	δ_{b2}	0. 167
q	0. 05	λ_1	1	λ_2	10
f	0. 1	μ_1	1	μ_2	4. 1
		σ_1	1	σ_2	1
		ψ_1	1	ψ_2	0. 005

Tabla 7: Valores de los parámetros empleados por Gilad (2006) para la simulación de comunidades de espacios leñosas (subíndice 1) y herbáceas (subíndice 2).

y la tasa de crecimiento G_{bi} incorpora un término λ_i para cada especie:

$$G_{bi}(\vec{r}, t) = \nu \lambda_i \int_{\Omega} g_i(\vec{r}, \vec{r}', t) w(\vec{r}', t) d\vec{r}' \quad (58)$$

Dependiendo de las condiciones del entorno tales como la precipitación, el consumo herbívoro o la tala las relaciones interespecíficas pueden pasar de positivas (facilitación) a negativas (competencia) y viceversa. El estudio de Gilad (2006) sobre dichas interacciones se centra en comunidades de herbáceas y leñosas, donde se asume una mayor cantidad de biomasa posible y una menor tasa de crecimiento y mortalidad para árboles y arbustos (plantas leñosas). Los parámetros de la simulación se recogen en la tabla 7, donde se ha escogido un suelo con alto contraste de infiltración entre zonas despobladas y recubiertas de vegetación ($f \ll 1$). Como condición inicial se considera un ecosistema sin herbáceas ($b_2(\vec{x}, 0) = 0$).

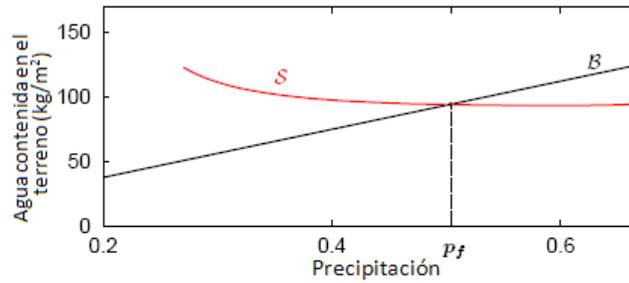


Figura 32: Niveles de agua contenida en el suelo w bajo el parche de leñosas (curva S) y bajo el terreno despoblado (línea B). Para una precipitación $p = p_f$ se produce la transición entre competencia ($p > p_f$) y facilitación ($p < p_f$); ya que para esa precipitación las curvas S y B se cortan. Para una precipitación demasiado baja la curva S (de *spots* o parches) deja de existir indicando una transición brusca hacia el estado despoblado. Gráfica extraída de Gilad (2006).

Las simulaciones con precipitación decreciente revelan una transición de competencia a facilitación para valores de p inferiores a p_f (ver figura 32). En efecto, para $p > p_f$ el agua disponible en un terreno despoblado es mayor que en un parche de leñosas (competencia); mientras que si $p < p_f$ la agrupación de las leñosas implica una mayor cantidad de agua retenida frente al estado con $b_1 = 0$ (ver figuras 33 a y b).

En lo que respecta a las plantas herbáceas, se encuentra que estas prosperan bajo la cubierta vegetal creada por las leñosas para $p < p_f$; mientras que para precipitaciones superiores a p_f la competencia entre leñosas impide el crecimiento de herbáceas en las proximidades del parche.

Al descender la precipitación, el tamaño de los *spots* de leñosas y su capacidad para absorber agua se ven reducidos. La infiltración, en cambio, apenas disminuye dado que $b_1 \gg q$ (para leñosas la tasa de infiltración depende poco de la biomasa). El resultado son parches de plantas leñosas de menor tamaño pero con mayor cantidad de agua retenida (el consumo baja pero la infiltración se mantiene en valores similares); dicha cantidad de agua es aprovechada por las herbáceas que pueblan el parche.

Las reservas de agua acumuladas para $p < p_f$ no pueden ser aprovechadas para el desarrollo de leñosas por dos motivos. Por una parte la propia competencia intraespecífica (término cuadrático en b_1 de la expresión 56a) impide el crecimiento local⁶; y en segundo lugar la reducción del agua en los bordes del parche dificulta su expansión.

⁶Baudena y Rietkerk (2012) atribuyen a este término cuadrático la posible coexistencia de leñosas y herbáceas.

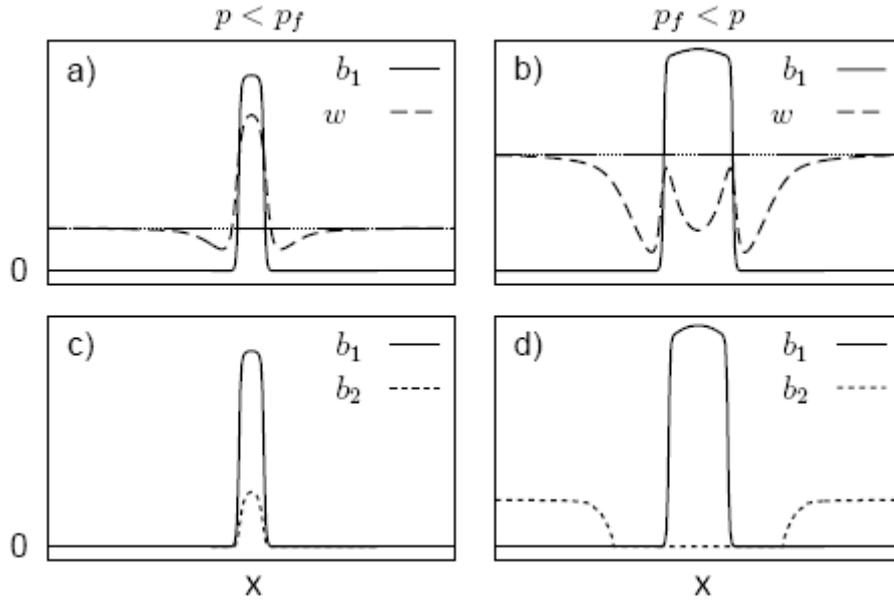


Figura 33: Figuras a) y b): Parche de leñosas (b_1) y cantidad de agua retenida por este (w). Figuras c) y d): distribución de leñosas (b_1) y herbáceas (b_2) en las inmediaciones del parche de árboles y arbustos. Se observa como para $p > p_f$ las leñosas impiden el crecimiento de herbáceas cerca del parche; mientras que a $p < p_f$ sobreviven gracias al agua acumulada por las plantas leñosas. Gráfica extraída de Gilad (2006).

Gilad (2006) propone la existencia de una transición desde la facilitación a la competencia para precipitaciones decrecientes. Esta idea se apoya en la dependencia de η_1 con p observada en muchas plantas de regiones semiáridas, las cuales son capaces de aumentar el crecimiento de sus raíces conforme la precipitación es más escasa. Como consecuencia el agua bajo los parches de leñosas es inferior al acumulada en áreas despobladas, implicando competencia entre individuos por debajo de un cierto p_c . Al considerar diferentes especies de leñosas, cada una con su propia relación $\eta_1(p)$, podría ocurrir que la transición de competencia a facilitación (p_f) de una especie esté próxima a la transición facilitación-competencia (p_c) de otra. Como resultado, ante una disminución de p se pueden dar a la vez transiciones en los dos sentidos.

4.3.5. Características de las bandas de vegetación

En terrenos con pendiente no nula el modelo de Gilad et al. (2004) predice bandas de vegetación estables en un amplio rango de precipitaciones. Además, se encuentra que patrones bandeados con distinto número de onda pueden coexistir en multiestabilidad para un mismo valor de p .

Para precipitaciones bajas el patrón de una sola banda (en todo el dominio de integración) es biestable con el estado completamente despoblado. Conforme la precipitación aumenta aparecen patrones bandeados con un número de onda K mayor sin que necesariamente desaparezcan las bandas con menor K ; es decir, se producen situaciones de multiestabilidad entre patrones bandeados con diferente número de onda K .

Ante una disminución de la precipitación un patrón bandedo puede responder de dos formas: bien aumentando la interbanda sin alterar el número de onda, o bien reduciendo el número de bandas (transición hacia otro K menor). En ambos casos la zona de producción de escorrentía (mayoritariamente la interbanda) aumenta y puede abastecer del agua necesaria a la franja vegetal.

Las simulaciones revelan una disminución del cociente interbanda-banda (IBR) ante una tasa anual de precipitación en aumento (ver gráfica de la figura 34); de hecho, Yizhaq et al. (2005) encuentran un ajuste exponencial para $IBR(p)$, coincidiendo con las observaciones de Valentin y d'Herbès (1999) vistas en la sección 2.7.

Examinando la biomasa total $b_{tot} = \int b(\vec{x})d^2\vec{x}$ y la tasa total de consumo de agua $w_{tot} = \int G_w(\vec{x})w(\vec{x})d^2\vec{x}$ en todo el dominio se obtienen las figuras 35. Para números de onda mayores tanto b_{tot} como w_{tot} aumentan, pero este último ve reducido su crecimiento para K elevado, llegando a mantenerse casi constante; es decir, para valores altos de K la biomasa producida aumenta con el número de bandas, mientras que la tasa de consumo de agua se mantiene aproximadamente uniforme. Como resultado, el cociente $R = w_{tot}/b_{tot}$ indica una mayor productividad de los patrones con más bandas. Por el contrario, las investigaciones de Yizhaq et al. (2005) demuestran que los patrones con K elevados son más vulnerables a una reducción de la precipitación, llegando a perder la mitad de las franjas vegetales.

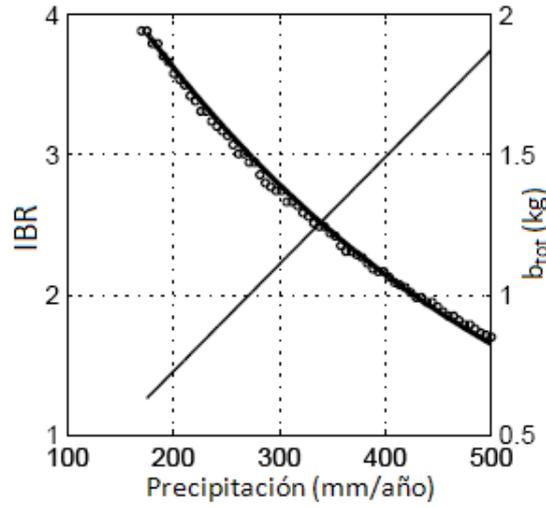


Figura 34: Relación entre IBR (círculos) y la biomasa total (línea continua) con la precipitación media. Se encuentra un ajuste exponencial de los datos (curva superpuesta a los círculos) similar al obtenido por Valentin y d’Herbès (1999). Gráfica extraída de Yizhaq et al. (2005).

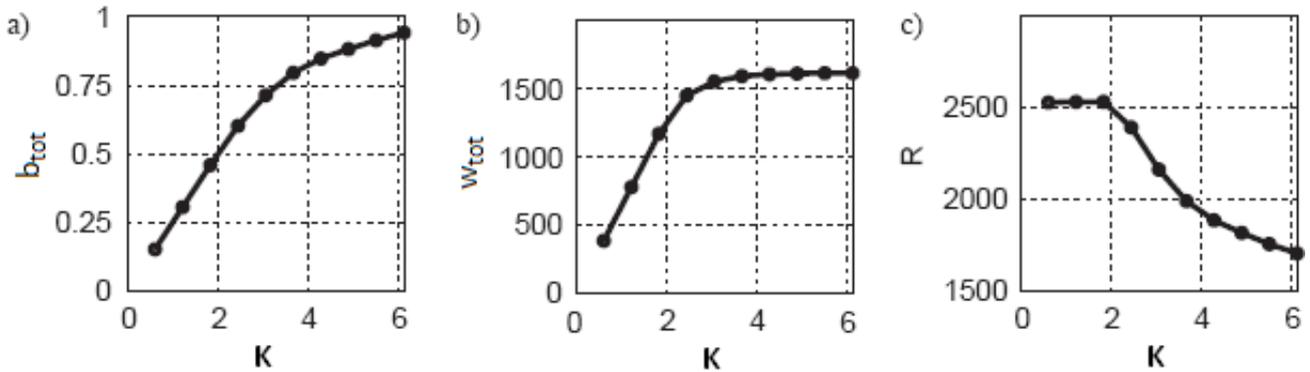


Figura 35: Dependencia de la biomasa y tasa de consumo de agua totales con el número de onda K (figuras a y b). La figura c) muestra el cociente $R = w_{tot}/b_{tot}$ en función de K . Puesto que w_{tot} se mantiene casi constante a alto K mientras b_{tot} sigue creciendo, el cociente R muestra una mayor productividad en patrones con mayor número de bandas. Gráficas obtenidas de Yizhaq et al. (2005).

4.4. Modelo de Kéfi et al. (2007)

Todos los modelos continuos descritos hasta ahora consideraban como variables dinámicas la densidad de vegetación, de agua bajo el suelo y de agua superficial; aunque en adelante veremos que el modelo de von Hardenberg et al. (2001) no hace distinción entre estas dos últimas. En cualquier caso, la obtención de la estructura espacial de la cobertura vegetal obligaba a resolver también las ecuaciones para las masas de agua. Kéfi et al. (2007b), en cambio, presentan un modelo cuyas variables dinámicas no se corresponden con el agua disponible sino con las fracciones de terreno colonizado, despoblado y degradado.

El planteamiento que da origen a este modelo (en adelante modelo de Kéfi et al.) es similar al visto en la sección 3.5 y en Kéfi et al. (2007)⁷: se aproxima la región de estudio por una malla compuesta de celdas. El estado de cada una de las celdas puede ser + (si está poblada), 0 (si está despoblada pero puede ser colonizada) o - (degradada, si la corteza superficial impide la aparición de nuevos individuos).

Para cada estado $i = \{+, 0, -\}$ se define la *densidad global* ρ_i como la fracción de celdas que se encuentran en dicho estado. Asimismo, la densidad $q_{j|i}$ es la probabilidad de que una celda en el estado i tenga por vecina una celda en estado j . Por último, la tasa de transición desde el estado i al estado j se representa por $w_{\{i,j\}}$. Con estas

⁷Las anotaciones en Kefi et al. (2007) indican que se trata del mismo modelo que el presentado en Kéfi et al (2007b).

consideraciones las ecuaciones para las densidades globales son:

$$\frac{d\rho_+}{dt} = -\rho_+w_{\{+,0\}} + \rho_0w_{\{0,+ \}} \quad (59a)$$

$$\frac{d\rho_+}{dt} = \rho_+w_{\{+,0\}} - \rho_0(w_{\{0,+ \}} + \{0,- \}) + \rho_-w_{\{-,0\}} \quad (59b)$$

$$\frac{d\rho_-}{dt} = \rho_0w_{\{0,- \}} - \rho_-w_{\{-,0\}} \quad (59c)$$

donde cada $w_{\{i,j\}}$ representa un proceso distinto. La mortalidad es el paso de una celda poblada a otra despoblada, y se asume que es independiente de la densidad: $w_{\{+,0\}} = m$. Igualmente, se considera que la tasa en la degradación del suelo por erosión tampoco depende de la densidad: $w_{\{0,- \}} = d$.

Como la vegetación en zonas de escasez de recursos tiende a mejorar las condiciones de su entorno en beneficio de nuevos individuos, la regeneración en una celda depende del estado de sus vecinos:

$$w_{\{-,0\}} = r + f \cdot q_{+|-} \quad (60)$$

siendo r la tasa de regeneración espontánea (creciente con la precipitación y dependiente del tipo de suelo) y f la facilitación máxima cuando todos los vecinos se encuentran poblados (estado +). El número de primeros vecinos considerados es cuatro (celdas superior, inferior y laterales).

La germinación de semillas también se ve favorecida localmente por las plantas vecinas, en forma de aprovechamiento de los recursos concentrados por estas gracias a una alta infiltración. La dispersión de semillas tiene lugar a dos escalas: una fracción δ es distribuida globalmente mientras que el resto recae sobre celdas vecinas. Por otra parte, la competencia se produce a una escala espacial mayor que la facilitación (Rietkerk et al., 2002). En este modelo se aproxima la competencia por una función $G(\rho_+) = \epsilon - g\rho_+$, siendo ϵ la tasa máxima de germinación y g un parámetro que regula la intensidad de la competencia.

La tasa de colonización queda:

$$w_{\{0,+ \}} = (b - c\rho_+) (\delta\rho_+ + (1 - \delta)q_{+|0}) \quad (61)$$

con $b = \beta\epsilon$ y $c = \beta g$, siendo β el producto de la tasa de producción intrínseca de semilla multiplicada por las probabilidades de germinación y supervivencia.

Las expresiones para $w_{\{+,0\}}$, $w_{\{0,- \}}$, $w_{\{-,0\}}$ y $w_{\{0,+ \}}$ se sustituyen en (59), introduciendo dependencias en las densidades locales $q_{+|-}$ y $q_{+|0}$ que imposibilitan su resolución de manera general, teniendo que acudir a la resolución mediante autómatas celulares. Sin embargo, existen dos aproximaciones que simplifican las ecuaciones (59): la *aproximación de campo medio* y la *aproximación de pares*.

4.4.1. La aproximación de campo medio

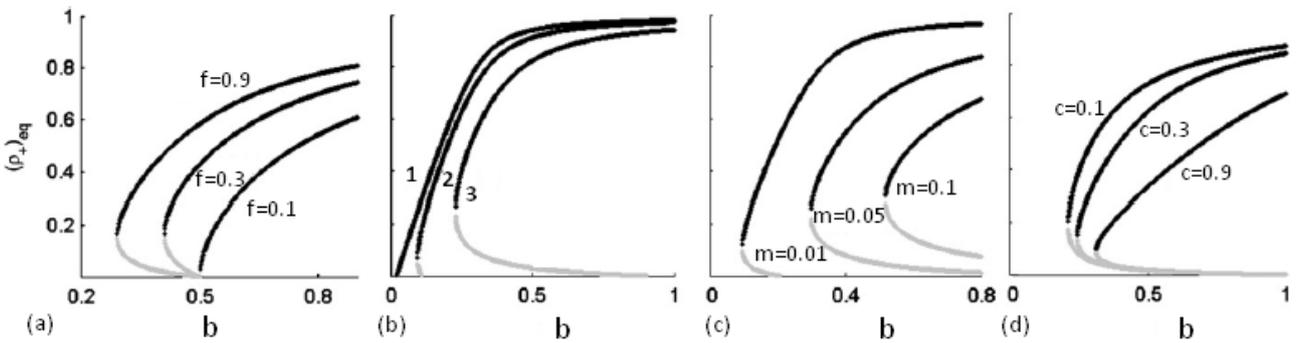


Figura 36: Efectos de los diferentes parámetros sobre la densidad global de estados + estacionaria en la aproximación de campo medio. Caso (a): Efecto de la facilitación f . El resto de parámetros toma los valores: $m = 0.1$, $\delta = 0.1$, $c = 0.3$, $d = 0.2$, $r = 0.05$. Caso (b): Efecto del tipo de suelo según combinaciones de d y r para $m = 0.01$, $\delta = 0.1$, $c = 0.3$, $f = 0.3$. $d = 0.1, 0.3$ y 0.9 ; y $r = 0.09, 0.03$ y 0.01 (situaciones 1, 2 y 3 respectivamente). Caso (c): Efecto de la mortalidad m sobre el sistema con $\delta = 0.1$, $r = 0.01$, $c = 0.3$, $d = 0.2$ y $f = 0.3$. Caso (d): Efecto de la competencia c con $m = 0.1$, $d = 0.1$, $\delta = 0.1$, $r = 0.01$ y $f = 0.9$. Gráficas presentes en Kéfi et al. (2007b).

La aproximación de campo medio supone que no existe estructura local, aproximando q_{ij} por ρ_i en (59). Asimismo, teniendo en cuenta que $\rho_+ + \rho_0 + \rho_- = 1$ podemos prescindir de una de las ecuaciones diferenciales:

$$\frac{d\rho_+}{dt} = \rho_+(b - c\rho_+)(1 - \rho_+ - \rho_-) - m\rho_+ \quad (62a)$$

$$\frac{d\rho_-}{dt} = d(1 - \rho_+ - \rho_-) - (r + f\rho_+)\rho_- \quad (62b)$$

La aproximación de campo medio presenta dos soluciones estacionarias, una de ellas trivial (63) y estable siempre que $b < m(d+r)/r$. En total pueden darse tres situaciones: estado despoblado ($\rho_+ = 0$), equilibrio con vegetación ($\rho_+ > 0$) o biestabilidad de ambos. La biestabilidad en la aproximación de campo medio está permitida para ciertas combinaciones de los parámetros, como podemos ver en la gráfica 36 extraída de Kéfi et al. (2007b).

$$\rho_+ = 0 \quad \rho_0 = \frac{r}{d+r} \quad \rho_- = \frac{d}{d+r} \quad (63)$$

4.4.2. La aproximación de pares

En la aproximación de pares se plantean las ecuaciones para parejas de celdas, de tal forma que $q_{j|i} = \rho_{ij}/\rho_i$. Igual que en la aproximación de campo medio, se puede reducir el número de ecuaciones de nueve a cinco mediante cuatro leyes de conservación, resultando:

$$\frac{d\rho_{++}}{dt} = 2\rho_{0+}w_{0,+} - 2\rho_{++}w_{+,0} \quad (64a)$$

$$\frac{d\rho_{+-}}{dt} = \rho_{0-}w_{0,+} + \rho_{0+}w_{0,-} - \rho_{+-}(w_{+,0} + w_{-,0}) \quad (64b)$$

$$\frac{d\rho_{--}}{dt} = 2\rho_{0-}w_{0,-} - 2\rho_{--}w_{-,0} \quad (64c)$$

$$\frac{d\rho_+}{dt} = \rho_{0+}w_{0,+} - \rho_+w_{+,0} \quad (64d)$$

$$\frac{d\rho_-}{dt} = \rho_{0-}w_{0,-} - \rho_-w_{-,0} \quad (64e)$$

La aproximación de pares también puede presentar biestabilidad (figura 37) y saltos abruptos. Concretamente, las condiciones más severas tienden a aumentar la discontinuidad en la transición entre vegetación y despoblación total (baja facilitación, alta mortalidad, escasa precipitación y degradación d elevada). La competencia, en cambio, no influye en el tipo de transición (continua o discontinua).

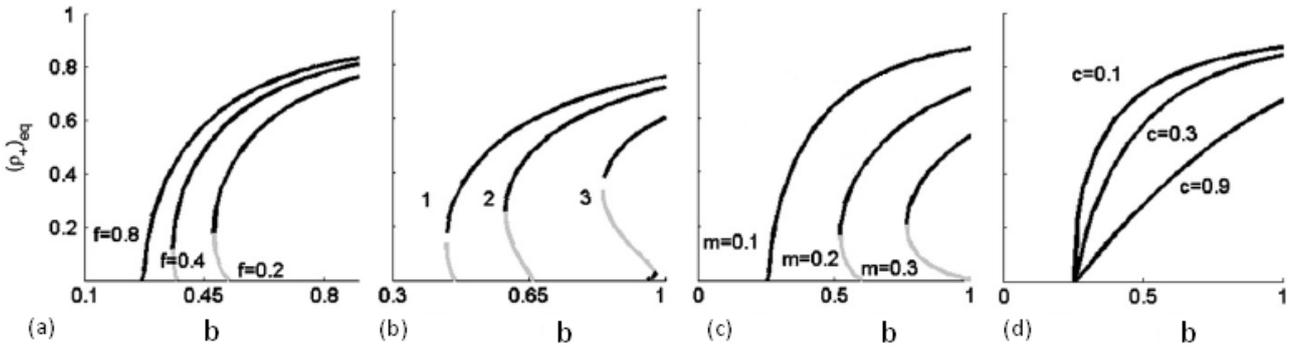


Figura 37: Efectos de los diferentes parámetros sobre la densidad global de estados + estacionaria para la aproximación de pares. Caso (a): Efecto de la facilitación f . El resto de parámetros toma los valores: $m = 0.1$, $\delta = 0.1$, $c = 0.2$, $d = 0.1$, $r = 0.01$. Caso (b): Efecto del tipo de suelo según combinaciones de d y r para $m = 0.2$, $\delta = 0.1$, $c = 0.02$, $f = 1.1$. $d = 0.1, 0.2$ y 0.4 ; y $r = 0.04, 0.02$ y 0.01 (situaciones 1, 2 y 3 respectivamente). Caso (c): Efecto de la mortalidad m sobre el sistema con $\delta = 0.1$, $r = 0.01$, $c = 0.2$, $d = 0.1$ y $f = 0.9$. Caso (d): Efecto de la competencia c con $m = 0.1$, $d = 0.1$, $\delta = 0.1$, $r = 0.01$ y $f = 0.9$. Gráficas extraídas de Kéfi et al. (2007b).

En cociente $c_{++} = \rho_{++}/\rho_+^2$ puede usarse como indicador del grado de parcheado de la vegetación. En efecto, para una distribución aleatoria sin correlación espacial $c_{++} = 1$; y por tanto se habla de acumulación o parcheado de la vegetación cuando c_{++} rebasa la unidad. Las simulaciones con la aproximación de pares y con el modelo espacial completo (por autómatas celulares) revelan parcheado desde una configuración inicial aleatoria cuando se tienen en cuenta los procesos locales, es decir $f \neq 0$ ó $\delta \neq 1$. Además, la figura (38) muestra valores similares en c_{++} para el modelo completo y la aproximación de pares.

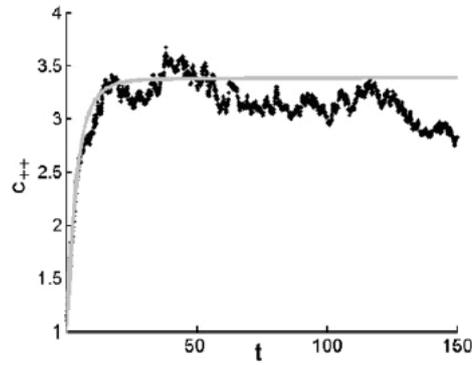


Figura 38: Resultado de c_{++} para la integración del modelo completo por autómatas celulares (curva negra) y de la aproximación de pares (curva gris). Imagen disponible en Kéfi et al. (2007b).

4.4.3. Resultados de ambas aproximaciones

Comparando los resultados de ambas aproximaciones nos encontramos que para el campo medio una mayor facilitación f supone un salto mayor en la transición hacia el estado despoblado. Para la aproximación de pares, en cambio, sucede lo contrario (figuras 36 y 37): la facilitación favorece transiciones continuas.

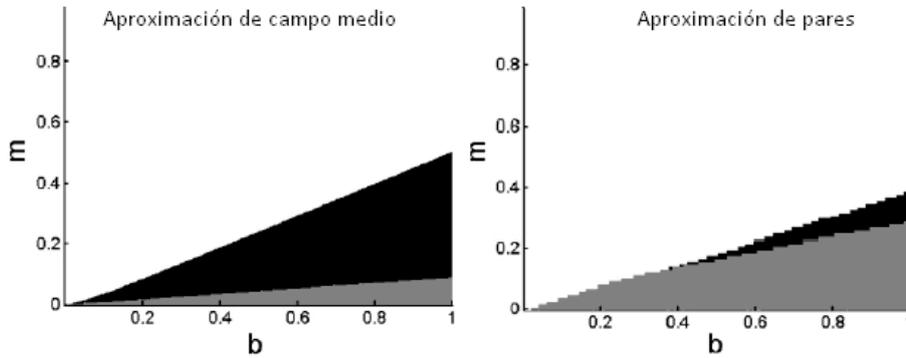


Figura 39: Diagramas m - b para el modelo con $r = 0.01$, $c = 0.2$, $d = 0.1$, $\delta = 0.1$ y $f = 0.9$. En la aproximación de pares el área permitida para la biestabilidad (de color negro) es menor que para el campo medio (ver texto para la explicación). Imagen obtenida de Kéfi et al. (2007b).

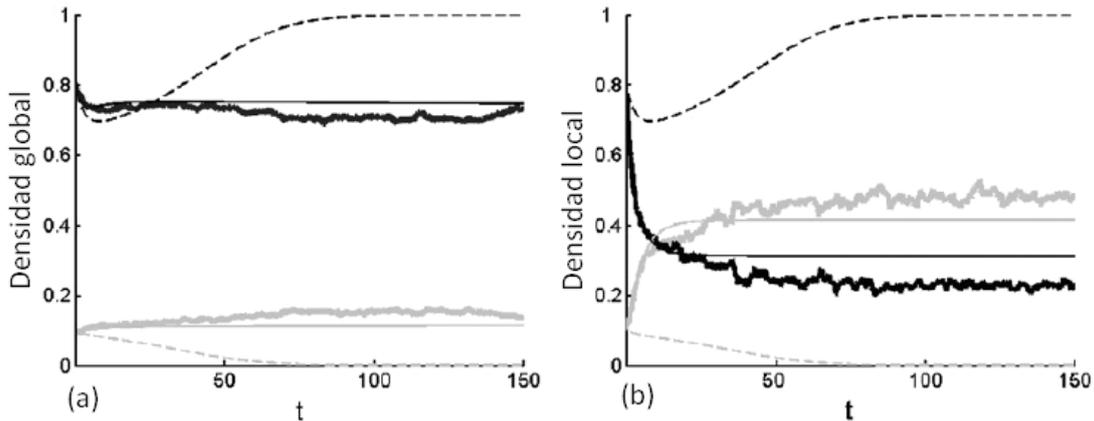


Figura 40: Densidades globales y locales obtenidas tras la integración del modelo con $m = 0.1$, $c = 0.3$, $b = 0.4$, $d = 0.2$, $f = 0.8$, $r = 0$, $\delta = 0$. Los métodos de resolución han sido: autómatas celulares (línea gruesa), aproximación de campo medio (línea discontinua) y aproximación de pares (líneas normales). El color negro hace referencia a ρ_- y el gris a ρ_+ en (a); mientras que en (b) se usa el color negro para $q_{-|+}$ y el gris para $q_{+|+}$. Imagen disponible en Kéfi et al. (2007b).

Representando en un diagrama m - b los distintos estados de equilibrio para las dos configuraciones (39), se tiene que en la aproximación del campo medio las regiones del equilibrio vegetal ($\rho_+ > 0$) y estado despoblado son menores que en la aproximación de pares, pero presenta un área de biestabilidad mayor. La explicación a este resultado se encuentra en que, para mortalidades elevadas, las celdas son despobladas tan rápidamente que los

estados + no tienen tiempo de agruparse para contrarrestar las transiciones a la despoblación, y los procesos de dispersión de semillas y facilitación locales arrastran al sistema en aproximación de pares al estado desértico.

Por último, comparamos las *densidades globales y locales* obtenidas por medio de las dos aproximaciones con la integración del modelo completo (59) mediante autómatas celulares (figuras 40a,b). Comprobamos como los modelos espaciales (curva gruesa para el modelo completo y curva normal para la aproximación de pares) presentan valores similares mientras que la aproximación de campo medio (curva discontinua) difiere notablemente.

4.5. Modelo de Baudena y Rietkerk (2012)

4.5.1. Descripción del modelo

Las sabanas son ecosistemas donde las plantas leñosas y herbáceas coexisten en competencia por los recursos. Algunos modelos explican esta competencia basándose en las diferencias de tamaño entre las raíces de herbáceas y las de las leñosas: el consumo de agua tiene lugar a distintas profundidades según se trate de hierbas, arbustos o árboles. Otros modelos, en cambio, proponen que son las perturbaciones y las heterogeneidades las que mantienen esta coexistencia de por sí inestable. Las investigaciones recientes apuntan a que ambas explicaciones son válidas dependiendo del tipo de vegetación y de las condiciones ambientales.

El modelo de Gilad et al. (2007) aplicado a comunidades de plantas leñosas y herbáceas predice la coexistencia de ambas propia de las sabanas, pero su estabilidad puede estar ligada a la incorporación de términos logísticos en las ecuaciones para la densidad de vegetación. De este modo, la cantidad de agua disponible deja de ser el único factor limitante.

El modelo propuesto por M. Baudena y M. Rietkerk pretende explicar la coexistencia entre plantas leñosas y herbáceas en zonas semiáridas sin incorporar términos logísticos. Este modelo consta de cuatro ecuaciones diferenciales en derivadas parciales para las densidades de leñosas $b_T(\text{g/m}^2)$ y herbáceas $b_G(\text{g/m}^2)$, así como para las cantidades de agua en superficie $h(\text{mm})$ y bajo el suelo $w(\text{mm})$:

$$\partial_t b_T = c_T \gamma_T w b_T - m_T b_T + \eta w S(b_T) \quad (65a)$$

$$\partial_t b_G = c_G \gamma_G w b_G - m_G b_G + \delta_G \nabla^2 b_G \quad (65b)$$

$$\partial_t w = \alpha h \frac{b_G + k w_0}{b_G + k} - (\gamma_T b_T + \gamma_G b_G) w - \frac{\rho_e w}{1 + \sigma b_T / b_s} + \delta_w \nabla^2 w \quad (65c)$$

$$\partial_t h = r - \alpha h \frac{b_G + k w_0}{b_G + k} + \delta_h \nabla^2 h^2 \quad (65d)$$

Las dos primeras ecuaciones describen el crecimiento de las plantas según su carácter leñoso o herbáceo. En ambos casos se supone que el crecimiento es proporcional al agua contenida en el suelo y que depende linealmente de la propia densidad de biomasa (b_T ó b_G según el caso). Los factores c_T y c_G representan la conversión del consumo de agua en biomasa, mientras que γ_T y γ_G son el máximo consumo específico de agua; por este motivo, encontramos el término $-(\gamma_T b_T + \gamma_G b_G) w$ en el segundo sumando de la ecuación (65c). A diferencia de otros modelos (por ejemplo en von Hardenberg et al., 2001; Gilad et al., 2006; HilleRisLambers et al., 2001) el crecimiento no presenta saturación, ya que se asume que siempre habrá poca agua disponible. Las mortalidades de árboles y hierbas se asumen lineales (términos en $-m_T b_T$ y $-m_G b_G$).

Las ecuaciones (65a) y (65b) se diferencian sólo en la forma de propagación. Este modelo asume una dispersión por semillas para los árboles ($\eta w S(b_T)$) y por propagación vegetativa en las plantas herbáceas (término de difusión $\delta_G \nabla^2 b_G$). La expresión para $S(b_T)$ es la siguiente:

$$S(b_T) = \frac{2}{\pi L^2} \int_{\Omega} b_T(\vec{y}) \exp\left(-2 \frac{|\vec{x} - \vec{y}|}{L}\right) d\vec{y} \quad (66)$$

donde L es la distancia media de dispersión y la integración se realiza sobre el dominio total Ω . La expresión 66 puede verse como una convolución de la densidad arbórea con el núcleo de dispersión de semillas $\exp(-2|\vec{x} - \vec{y}|/L)$. El parámetro η representa la producción de semillas por unidad de agua.

La ecuación para $\partial_t w$ presenta una expresión para la infiltración análoga a otros modelos (por ejemplo el de Gilad et al., 2007): α es la tasa máxima de infiltración, k la constante de saturación y w_0 la tasa de infiltración sin vegetación. Como el agua infiltrada supone una reducción en el agua superficial, encontramos el mismo término restando en $\partial_t h$. El segundo sumando en $\partial_t w$ es la reducción por consumo. Otra simplificación del modelo es que toda la reducción en la evaporación es debida a las sombras de los árboles, sin contribución de las plantas herbáceas. Por este motivo, en el tercer sumando en $\partial_t w$ está presente únicamente la densidad arbórea (sin densidad de herbáceas) regulada por b_s (coeficiente de normalización). El coeficiente de reducción por evaporación σ se emplea para activar ($\sigma = 1$) o desactivar ($\sigma = 0$) el sombreado. El último término $\delta_w \nabla^2 w$ es la difusión del agua contenida en el suelo.

La precipitación r contribuye a aumentar el nivel de agua superficial h en oposición a la infiltración. Finalmente, el modelado del flujo de una capa superficial de agua sobre un terreno plano conduce al término de difusión $\delta_h \nabla^2 h^2$.

4.5.2. Resultados

Prescindiendo de los términos espaciales se tiene que una de las soluciones espacialmente homogéneas es $\bar{b}_T = \bar{b}_G = 0$, $\bar{w} = r/\rho_e$, $\bar{h} = r/(\alpha W_0)$. Para la integración numérica de las ecuaciones (65) los autores de Baudena et al. (2012) perturban b_T y b_G de cuatro formas diferentes (según la proporción de herbáceas y leñosas), manteniendo $w = \bar{w}$ y $h = \bar{h}$. Estas condiciones iniciales se resumen en la tabla 8.

Estado inicial	Cobertura de leñosas	Cobertura de herbáceas	Dens. inicial de leñosas	Dens. inicial de herbáceas
HTHG	30 %	30 %	15 g/m ²	15 g/m ²
HTLG	60 %	1 %	15 g/m ²	0.15 g/m ²
LTHG	1 %	60 %	0.15 g/m ²	15 g/m ²
LTLG	1 %	1 %	0.15 g/m ²	0.15 g/m ²

Tabla 8: Diferentes condiciones iniciales utilizadas en las simulaciones. Se diferencian en la proporción de herbáceas y leñosas (segunda y tercera columnas) colocadas sobre un terreno con densidades iniciales dadas por la cuarta y quinta columnas. El resto de parámetros se fijan en $w = \bar{w}$ y $h = \bar{h}$.

De los dieciocho parámetros del modelo, M. Baudena et al. (2012) centran su estudio en el tipo de solución estacionaria obtenida según varían c_T (conversión del agua en biomasa leñosa) y r (precipitación media), partiendo de cada una de las cuatro condiciones iniciales de la tabla 8.

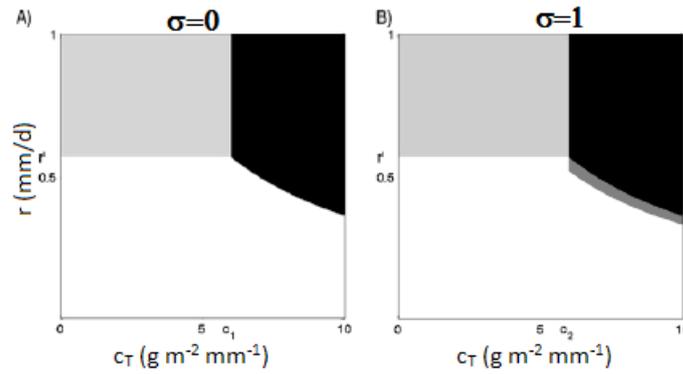


Figura 41: Representación sobre el diagrama r - c_T de las soluciones estables al modelo no espacial: estado despoblado único (zona blanca), estado uniforme único de leñosas (zona negra), estado único de herbáceas (gris claro) y biestabilidad de despoblación- uniformidad de árboles (zona gris oscuro). En la figura de la izquierda no se aplica reducción de la evaporación por sombra ($\sigma = 0$), mientras que en la de la izquierda $\sigma = 1$. Figura presente en Baudena et al. (2012).

Las gráficas de la figura (41) muestran las zonas correspondientes a cada distribución para $\sigma = 0$ (sin tener en cuenta la sombra de los árboles) y $\sigma = 1$ (con sombreado), obtenidas sin tener en cuenta los términos espaciales (modelo sin difusiones). En ambos casos para precipitaciones bajas ningún tipo de vegetación logra prosperar.

Por encima de una precipitación r' , y sin que c_T rebese un cierto límite (c_1 para $\sigma = 0$ y c_2 para $\sigma = 1$) la única vegetación que puede desarrollarse son herbáceas. Sin embargo, si c_T supera un valor crítico, los árboles se convierten en la única especie dominante, dejando sin recursos suficientes a las hierbas.

La diferencia más notoria entre los resultados para $\sigma = 0$ y $\sigma = 1$ es la existencia de una pequeña región de biestabilidad entre la ausencia de vegetación y el recubrimiento total de árboles. Para unos valores de c_T y r dentro de esa región, la obtención de un estado u otro vendrá dado por las condiciones iniciales.

Al incorporar los términos de difusión en las ecuaciones del modelo se posibilita la distribución final en forma de patrones, subdividiendo el diagrama r - c_T en nuevas regiones (ver figura 42). Si inicialmente no se tiene en cuenta el efecto de la sombra en la evaporación ($\sigma = 0$) disponemos de un total de seis distribuciones finales. Independientemente del valor c_T , si la precipitación es demasiado baja no habrá ningún tipo de vegetación. En lo que respecta a las plantas herbáceas, para valores de c_T inferiores o ligeramente superiores a c_1 encontramos toda la gama posible de distribuciones. Para valores intermedios de r las herbáceas se agrupan formando patrones,

mientras que a alto r tienden a la uniformidad. En realidad, los patrones de herbáceas pueden prosperar a altos niveles de precipitación siempre y cuando c_T se mantenga en un estrecho margen por encima de c_1 , debido a los mecanismos de facilitación con las especies leñosas. Por su parte, los patrones de árboles abarcan una pequeña región sobre la zona limitada a la distribución uniforme de leñosas en el modelo sin difusiones.

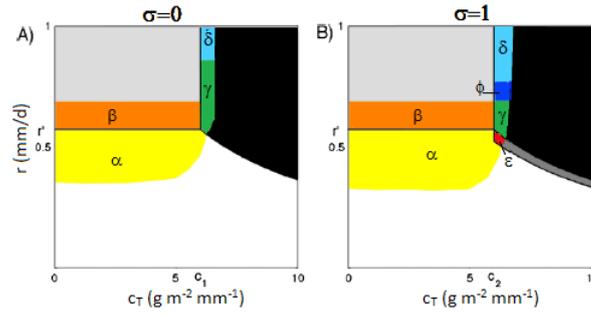


Figura 42: Representación sobre el diagrama r - c_T de las soluciones estables al modelo (65) completo. La correspondencia de las zonas es la siguiente: estado despoblado único (zona blanca), estado uniforme único de leñosas (zona negra), estado uniforme único de herbáceas (gris claro), biestabilidad despoblación-uniformidad de leñosas (zona gris oscuro), biestabilidad despoblación-uniformidad de herbáceas (amarillo o zona α), patrón de herbáceas (naranja o zona β), biestabilidad entre patrón de herbáceas y uniformidad de árboles (zona verde o γ), biestabilidad de patrones leñosas-herbáceas y uniformidad de árboles (zona azul claro o δ), triestabilidad de uniformidad leñosa, despoblación y patrón de herbáceas (zona roja o ε), triestabilidad entre uniformidad leñosa, patrones de herbáceas y patrones de leñosas-herbáceas (zona azul oscuro o ϕ). Figura presente en Baudena et al. (2012).

Sobre el diagrama r - c_T de la figura 42 se localizan varias regiones de biestabilidad: región α (biestabilidad entre patrón de herbáceas y estado despoblado), región γ (biestabilidad entre homogeneidad leñosa y patrón herbáceo), región δ (patrones de leñosas y herbáceas en biestabilidad con la distribución homogénea).

Si consideramos la reducción en la evaporación por efecto de los árboles ($\sigma = 1$) aparecen dos nuevas regiones de triestabilidad (ver figura 42 derecha). La región ε está situada bajo el área de cobertura uniforme de leñosas y contiene las combinaciones de c_T y r que conducen bien al estado despoblado, a patrones de herbáceas o bien a la uniformidad en $b_T(\vec{x})$ según las condiciones iniciales. La segunda región de triestabilidad ϕ aparece entre las regiones γ y δ de $\sigma = 0$, e involucra al estado despoblado, al patrón de plantas herbáceas y a la coexistencia de patrones de ambas especies.

La coexistencia entre patrones de herbáceas y leñosas responde a una redistribución del agua por parte de las primeras que beneficia a los árboles. Para comprobarlo, en la figura 43 se representa la biomasa de ambas especies y la cantidad de agua contenida en el suelo. Partiendo de una distribución aleatoria de árboles y vegetación herbácea sobre un suelo con nivel uniforme de humedad (figura 43a), se observa la evolución temporal en b_T , b_G y w con $\sigma = 0$. Al cabo de un día (figura 43b) el agua tiende a ser concentrada en las inmediaciones de la hierba. Pasados 35 días (figura 43c) la hierba ha evolucionado manteniendo los picos de humedad sobre sus posiciones. Finalmente, al cabo de 180 días los árboles han colonizado sobre las reservas de agua debidas a la hierba.

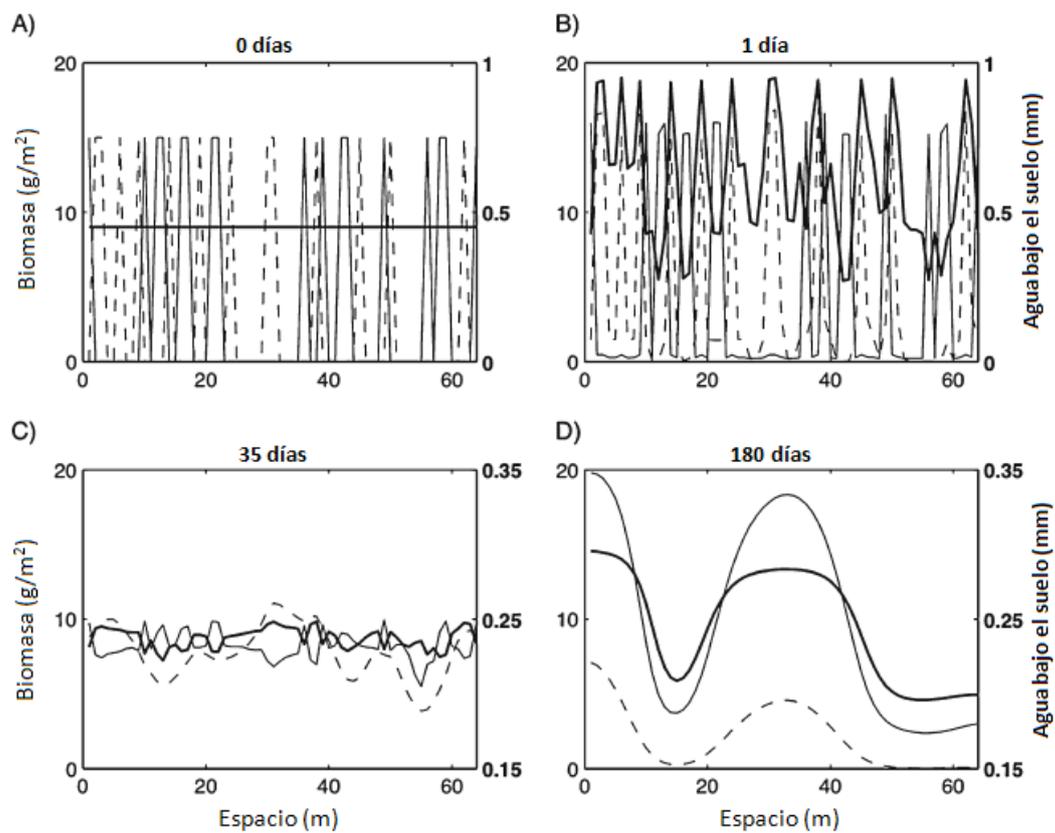


Figura 43: Redistribución del agua contenida en el suelo según la biomasa leñosa y herbácea. Podemos apreciar que los árboles tienden a desarrollarse sobre las acumulaciones de agua hechas por las especies herbáceas. Gráfica presente en Baudena et al. (2012).

5. Modelo de von Hardenberg et al. (2001)

5.1. Descripción del modelo

Dada su sencillez y eficacia en la obtención de los distintos tipos de patrones, el modelo sobre el cual trabajamos es el propuesto en von Hardenberg et al. (2001), que involucra dos variables: la densidad de vegetación $n(\vec{x}, t)$ y la densidad de agua disponible $w(\vec{x}, t)$. La evolución temporal de las densidades $n(\vec{x}, t)$ y $w(\vec{x}, t)$ responde a las ecuaciones (67):

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\gamma w}{1 + \sigma w} n - n^2 - \mu n + \nabla^2 n = F_n(n, w) \quad (67a)$$

$$\frac{\partial w}{\partial t} = p - (1 - \rho n)w - w^2 n + \delta \nabla^2 (w - \beta n) - v \frac{\partial (w - \alpha n)}{\partial x} = F_w(n, w) \quad (67b)$$

En este modelo se considera una tasa de nacimiento de vegetación dependiente de w como $\gamma w (1 + \sigma w)^{-1}$; lo que supone un valor proporcional a w ($\sim \gamma w$) en caso de escasez ($w \approx 0$) y próximo a γ/σ para altas cantidades de agua, indicativo de que el crecimiento de vegetación está saturado. De forma similar la mortandad se corresponde con el término en μn ($\mu > 0$) y la competencia entre individuos por los recursos limitados figura como el término cuadrático en $n(\vec{x}, t)$. Finalmente, el laplaciano $\nabla^2 n$ incorpora la diseminación de las plantas por medio de un proceso de difusión.

En lo que respecta a la densidad de agua en el suelo, esta se ve incrementada por la precipitación anual p y reducida por evaporación (término en $(1 - \rho n)w$) y transpiración (modelada como $-w^2 n$). A diferencia de otros modelos que consideran una capa superficial de agua, von Hardenberg et al. (2001) suponen que el agua precipitada se infiltra por completo. El término de la difusión en (67b) se debe a la simplificación asumida para la ley de Darcy en la que el flujo de agua es proporcional al gradiente de w , y el factor en $-\beta n$ tiene en cuenta la absorción del agua en las raíces. Considerando la ecuación de continuidad, la derivada temporal del flujo devuelve el laplaciano presente en (67b).

Análogamente, las corrientes de agua contribuyen con el término $-v \partial_x (w - \alpha n)$ (x es la dirección de la pendiente) asumiendo que la infiltración aumenta en áreas cubiertas de vegetación (término en $-\alpha n$) y que la velocidad de descenso de la escorrentía superficial (v) es constante.

En (67) todos los parámetros están en forma adimensional.

5.2. Patrones obtenidos

De la búsqueda de soluciones espacialmente homogéneas y estacionarias (n y w independientes de \vec{x} y t) se obtiene el caso trivial $n = 0$, $w = p$; es decir, no existe vegetación y todo el agua se debe a la precipitación. Linealizando las ecuaciones (67) en torno al estado despoblado y planteando soluciones tipo onda plana ($\propto \exp[\theta t + i\vec{Q} \cdot \vec{x}]$) tenemos que:

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} \Delta n \\ \Delta w \end{pmatrix} = \theta \begin{pmatrix} \Delta n \\ \Delta w \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \partial_n F_n & \partial_w F_n \\ \partial_n F_w & \partial_w F_w \end{pmatrix}_{0,p} \begin{pmatrix} \Delta n \\ \Delta w \end{pmatrix} - Q^2 \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -\beta \delta & \delta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Delta n \\ \Delta w \end{pmatrix} \quad (68)$$

La estabilidad de la solución homogénea $n = 0$, $w = p$ viene determinada por los autovalores $\theta_1(\vec{Q})$, $\theta_2(\vec{Q})$ de la matriz $A_{\vec{Q}}$ (69):

$$A_{\vec{Q}} = \begin{pmatrix} \frac{\gamma p}{1 + \sigma p} - \mu - Q^2 & 0 \\ \rho p - p^2 + \beta \delta Q^2 & -1 - \delta Q^2 \end{pmatrix} \quad (69)$$

De la simple observación de $A_{\vec{Q}}$ sabemos que tiene por autovalores:

$$\theta_1(\vec{Q}) = \frac{\gamma p}{1 + \sigma p} - \mu - Q^2 \quad (70a)$$

$$\theta_2(\vec{Q}) = -1 - \delta Q^2 \quad (70b)$$

Puesto que $\theta_2(\vec{Q})$ es negativa, la estabilidad de la solución $n = 0$, $w = p$ está condicionada únicamente por el signo de $\theta_1(\vec{Q})$. Dado que el valor máximo de $\theta_1(\vec{Q})$ es aquel en que $\vec{Q} = 0$, si se cumple que $p < p_c$ la solución trivial es estable, con p_c dado por:

$$p_c = \frac{\mu}{\gamma - \mu \sigma} \quad (71)$$

El razonamiento anterior es válido siempre que $\gamma > \mu \sigma$. En caso contrario la solución trivial es estable para todo p positivo.

Además del estado despoblado ($n = 0, w = p$) es posible obtener de forma analítica otras soluciones estacionarias espacialmente homogéneas, y calcular de igual modo sus cambios de estabilidad. No obstante, para ello se necesitaría trabajar con la forma general de las raíces de un polinomio de tercer grado, lo que resulta bastante laborioso. Finalmente debemos recordar que las soluciones a (67) que nos interesan son aquellas con sentido físico; esto es, deben ser reales y positivas.

Aparte de los casos con n y w uniformes, existen soluciones espacialmente inhomogéneas (patrones) que sólo pueden obtenerse por integración numérica de las ecuaciones (67).

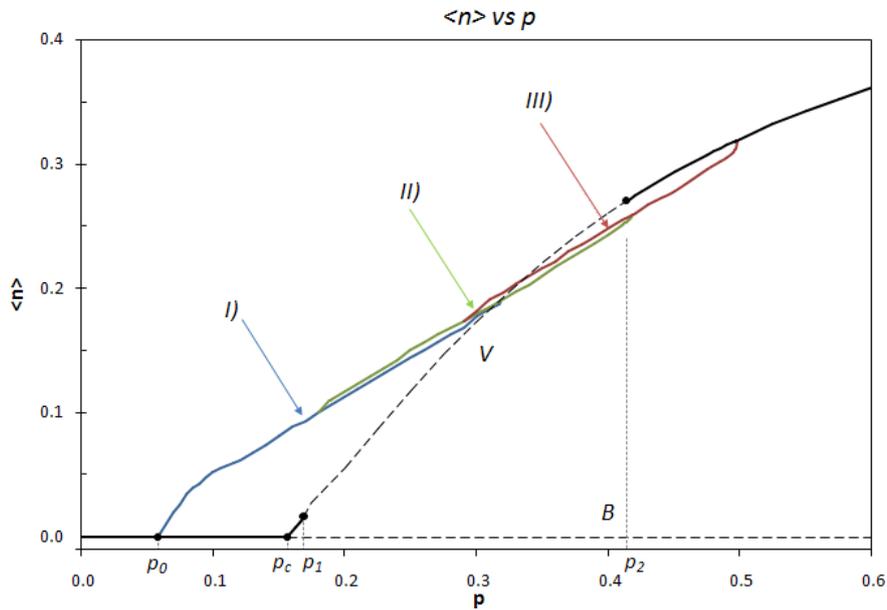


Figura 44: Promedio espacial de la densidad $\langle n \rangle$ frente a la precipitación media anual p para un terreno sin pendiente ($v = 0$). Se han considerado los mismos valores que en von Hardenberg et al. (2001) para todos los parámetros: $\alpha = \beta = 3$, $\gamma = \sigma = 1.6$, $\delta = 100$, $\mu = 0.2$, $\rho = 1.5$. Los números romanos indican la correspondencia con los patrones de la figura 46. La línea B representa el estado despoblado $\langle n \rangle = 0$ mientras que la curva V está relacionada con la solución uniforme no trivial. La conversión de unidades es tal que $n = 1$ equivale a 1.25 kg/m^2 y $p = 1$ a 800 mm/año .

Nuestro estudio del modelo (67) comienza con la localización y clasificación de los patrones observados para un terreno sin pendiente ($v = 0$). Como hemos demostrado con el cálculo analítico, para precipitaciones promedio por debajo de p_c (ver expresión 71) el estado de extrema aridez $n = 0$ es estable (trazo continuo de la curva B , figura 44); mientras que si $p > p_c$ las perturbaciones conducen al sistema hacia otras soluciones.

Las soluciones homogéneas no triviales de (67) aparecen en dos rangos de p bien diferenciados. Por un lado, una vez el estado despoblado se torna inestable encontramos un región de vegetación uniforme cuya densidad promedio crece linealmente con p (tramo inicial de la curva V), aunque esta situación sólo se mantiene estable en el estrecho rango $p_c \leq p \leq p_1$. Por otra parte, cuando la precipitación media p supera un cierto umbral p_2 volvemos a encontrarnos con distribuciones homogéneas y estables de vegetación, esta vez con densidades promedio $\langle n \rangle$ altas (tramo continuo al final de la curva V).

Mientras que el valor exacto de p_c se obtiene directamente de la expresión (71), p_0 debe inferirse de las simulaciones, resultando un valor cercano a $p_0 \approx 0.058$. Para p_1 y p_2 , en cambio, basta calcular los puntos de inestabilidad de Turing mediante el análisis de estabilidad lineal. Para este modelo en particular se tiene que la parte real del segundo de los autovalores es siempre negativa, dejando al signo del primer valor propio (ver figura 45) como único factor decisivo en la estabilidad. Por sucesivas acotaciones numéricas obtenemos $p_1 \approx 0.1689$ y $p_2 \approx 0.4135$.

La figura 44 muestra como las soluciones homogéneas y los patrones pueden ser observados para un mismo p (biestabilidad). Por ejemplo, a partir del valor $p_0 < p_c$ aparecen agrupaciones de biomasa en forma de círculos o “spots”, a pesar de que $n = 0, w = p$ siga siendo estable; de igual forma, también se mantienen patrones de “huecos” en la vegetación uniforme para valores superiores a p_2 . En otras palabras, es posible la biestabilidad de distintas formas de distribución de biomasa para una precipitación media anual p fija.

En lo que respecta a la morfología de los patrones, estos se pueden clasificar en círculos o “spots” (para valores de p relativamente bajos), laberintos (valores de p medios) y huecos (altos valores de p) tal y como se muestra en la figura 46. Coincidiendo con los resultados de von Hardenberg et al. (2001), logramos discriminar la coexistencia de

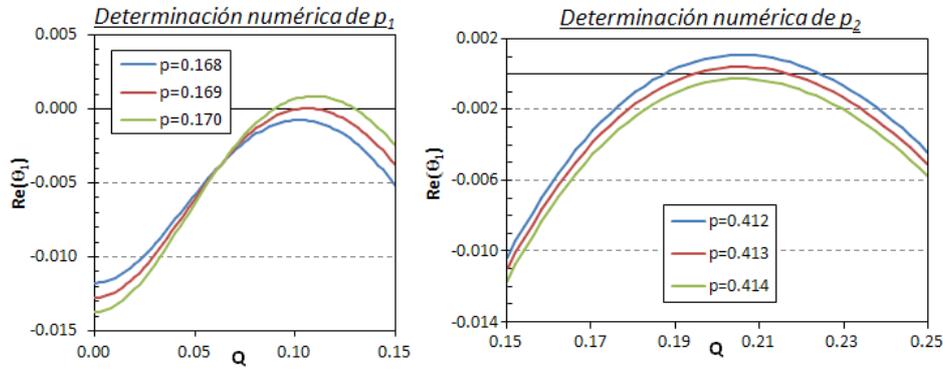


Figura 45: Acotación numérica de p_1 (a la izquierda) y p_2 (a la derecha) para el modelo de von Hardenberg et al. (2001) con los valores estándar de la figura 44 y sin pendiente ($v = 0$).

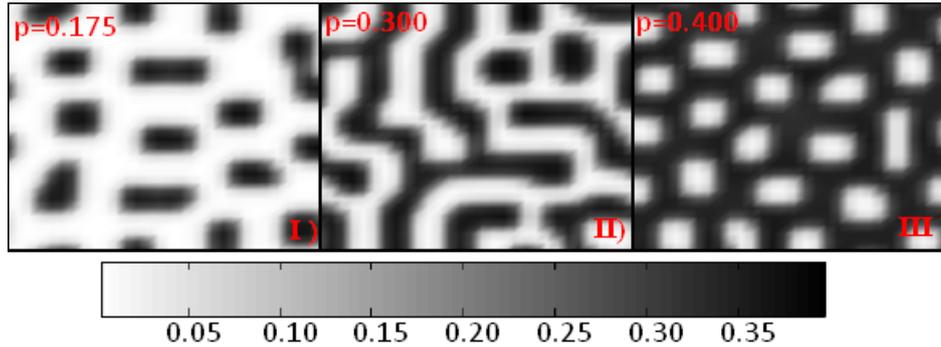


Figura 46: Patrones observados en terrenos sin pendiente. Distinguimos “spots” ($p = 0.150$), laberintos ($p = 0.300$) y huecos en la vegetación uniforme ($p = 0.400$). Los números romanos indican su posición sobre la gráfica 44.

dos o más tipos de patrones en un amplio rango de precipitaciones. Por ejemplo, si comenzamos a aumentar p en el patrón de *spots* observamos cómo los círculos próximos tienden a crecer y agruparse, dando lugar a las paredes de la estructura laberíntica (en la figura 46 encontramos “spots” y laberinto a $p = 0.300$). De igual manera, si p sigue subiendo los canales más estrechos del laberinto se ven invadidos de vegetación hasta que degeneran en pequeños huecos. Por supuesto, si la tasa de lluvia anual continua creciendo los huecos serán poblados por materia vegetal (estado espacialmente homogéneo).

En el caso en que el terreno presente pendiente no nula ($v \neq 0$) aparece una nueva familia de patrones (ver figura 48). Debido a que el término de arrastre en $\partial_t w(\vec{x}, t)$ se rige por medio de una derivada espacial, los valores numéricos de las soluciones homogéneas no se ven alterados. Los tramos estables e inestables de las curvas B y V , en cambio, sí pueden verse modificados (ver figura 47).

La inclusión del término de transporte $-v\partial_x(w - \alpha n)$ supone también una serie de cambios en la morfología y evolución de los patrones. En primer lugar los patrones dejan de ser soluciones estacionarias puesto que estos se ven continuamente desplazados a lo largo de la pendiente en sentido ascendente. Por otra parte, la gama de patrones posibles incluye dos nuevas formas: el patrón de vegetación bandedado (o *a rayas*) y los agrupamientos en forma de arcos (ver figura 48). En la evolución temporal de una distribución uniforme (ligeramente perturbada) hacia las franjas horizontales observamos la aparición de arcos en un amplio rango de p ; sin embargo, estos sólo se mantienen estables en biestabilidad con, al menos, la solución homogénea trivial ($n = 0, w = p$) para bajos niveles de precipitación. El patrón bandedado también es biestable con la vegetación uniforme en un cierto rango de p .

5.3. Ascensión de las bandas

Como consecuencia de la escasez de agua las plantas tienden a competir por los recursos de su entorno, y al agruparse en la dirección perpendicular a la pendiente logran retener mayor parte de la escorrentía superficial. Esta acumulación de agua en la parte superior de cada banda (o arco según el caso) permite la ascensión de la biomasa. En efecto, en aquellas regiones donde haya mayor cantidad de agua la aparición de nuevas plantas se ve propiciada. Conforme esta nueva vegetación (situada en la parte superior de la banda) crece, el consumo de agua en esta zona se ve incrementado, reduciendo el agua disponible para las plantas de la parte inferior de la banda e imposibilitando su supervivencia (ver figura 49).

El ensanchamiento y aumento en el número de bandas que se produce al aumentar la precipitación p se explica de forma similar: a mayor cantidad de agua disponible más vegetación puede mantenerse viva en una banda, y

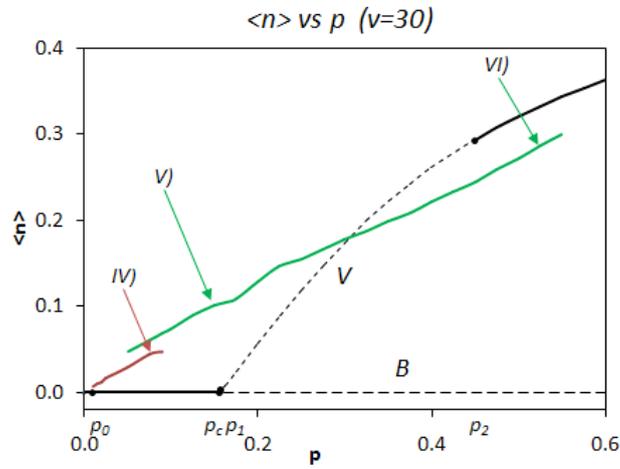


Figura 47: $\langle n \rangle$ frente a p para un terreno inclinado tal que $v = 30$ (el resto de parámetros se mantienen iguales a los valores de la figura 44). Comprobamos que aparte de la distribución uniforme (tramo continuo de la curva V) y bandeada (tramo verde) existe un pequeño intervalo de p donde la vegetación se agrupa en forma de arcos (curva roja). Los números romanos indican la posición de los patrones de la figura 48.

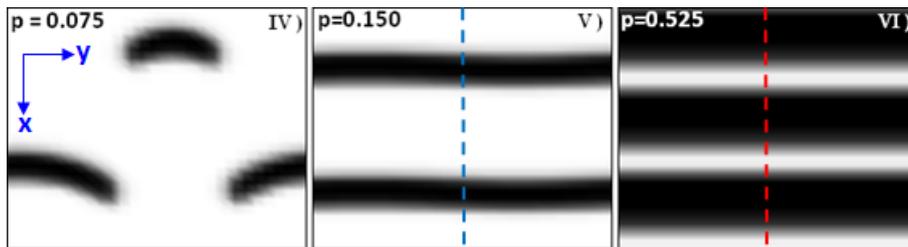


Figura 48: Ejemplos de patrones posibles para $v = 30$ (los demás parámetros coinciden con los de la figura 46). Para valores bajos de p puede tener lugar la agrupación en forma de arcos, mientras que a valores medios y altos la vegetación tiende a formar bandas de distinta anchura y multiplicidad. Estas soluciones están en continua ascensión de la pendiente (hacia valores de x negativos). La escala de colores coincide con la de la figura 46. Las líneas discontinuas alineadas en la dirección de la pendiente indican los perfiles de las figuras 49 (línea azul) y 50 (línea roja).

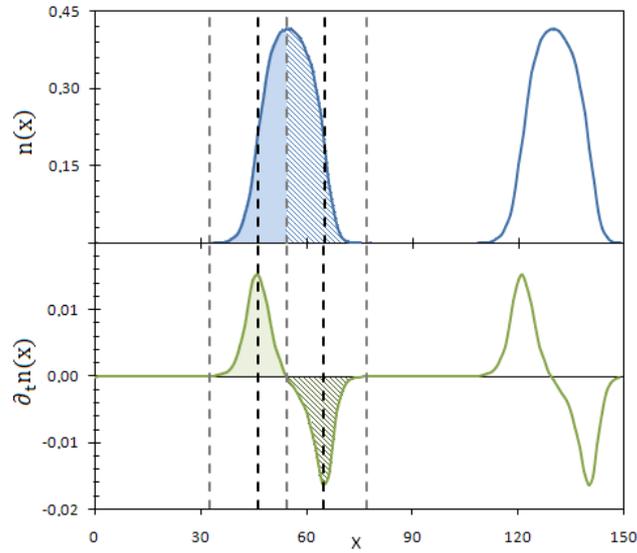


Figura 49: Perfiles de n y $\partial_t n$ en la dirección de la pendiente para bandas con $p = 0.150$ y $v = 30$. El desplazamiento aguas arriba se produce en sentido de x negativo, mientras que la escorrentía fluye hacia x positivo. Cada lóbulo de $n(x)$ se compone de una parte con vegetación creciente (zona sombreada con color sólido), y otra con destrucción de biomasa (sombreado a rayas).

menor superficie de captación de la escorrentía (zonas despobladas entre franjas vegetales) es necesaria.

Aunque en la literatura la ascensión de bandas vegetales es un tema aún discutido, existen experimentos de campo y observaciones en apoyo de este desplazamiento aguas arriba. En Chappell et al. (1999) se utiliza la técnica del ^{137}Cs para determinar los flujos de terreno, a través de los cuales se infiere una ascensión anual de las bandas de entre 0.19 y 0.27 m. De acuerdo con la hipótesis de Thiéry et al. (1995), la ascensión de las bandas es el resultado de la producción de escorrentía en las zonas menos pobladas aguas arriba (zonas degradada, despoblada, de sedimentación y pioneras), y su posterior infiltración en la parte central de la banda (densamente poblada y con una elevada tasa de infiltración). La zona pionera también es capaz de infiltrar una pequeña parte de la escorrentía que es aprovechada para crear más vegetación. Como consecuencia, el núcleo de la banda se ve ensanchado pendiente arriba (zona pionera), pero su parte inferior recibe cada vez menos agua a causa de los nuevos individuos (aumento de la zona de degradación).

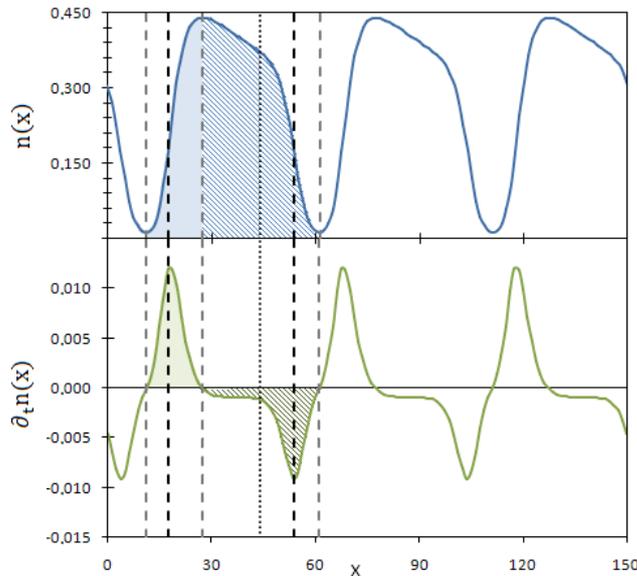


Figura 50: Perfiles en la dirección de la pendiente para $n(x)$ y $\partial_t n(x)$. La precipitación se mantiene en $p = 0.525$ y la pendiente es tal que $v = 30$. En cada longitud de onda encontramos dos partes según su crecimiento: En la primera mitad (zona sombreada con color sólido) la vegetación tiende a aumentar, ya que $\partial_t n > 0$; mientras que la parte final (sombreado a rayas) tiende a despoblarse ($\partial_t n < 0$). Las líneas discontinuas grises indican puntos de crecimiento nulo ($\partial_t = 0$), mientras que las líneas discontinuas negras señalan máximos en $|\partial_t n(x)|$.

Zona	$p = 0.150$	$p = 0.525$
Despoblada	$x \leq 32.5$	Inexistente
Pionera	$32.5 \leq x < 54$	$11 < x \leq 30$
Núcleo de la banda	Inexistente	$30 < x \leq 45$
Degradada	$54 < x \leq 87.5$	$45 < x \leq 60$

Tabla 9: Relación entre las zonas distinguidas por Galle et al. (1999) para las bandas de *tiger bush* y los tramos de $n(x)$ obtenidos de las simulaciones con el modelo de von Hardenberg et al. (2001).

A pesar de que el modelo de von Hardenberg et al. (2001) no tiene en cuenta el mecanismo de realimentación positiva relacionado con la infiltración, ni tampoco incorpora variable alguna para el flujo superficial, es capaz de simular la ascensión aguas arriba de las bandas predicha por Thiéry et al. (1995). Motivados por este resultado tratamos de relacionar los tramos de $n(\vec{x})$ con las partes en las que usualmente se dividen las bandas observadas (véase la sección 2.2).

Las figuras 49 y 50 muestran los perfiles obtenidos a lo largo de la pendiente para las simulaciones con $p = 0.150$ y $p = 0.525$ respectivamente. Para $p = 0.150$ podemos distinguir hasta tres regiones por longitud de onda según $n(x)$ y $\partial_t n(x)$: para $x < 32.5$ no existe vegetación, en $32.5 \leq x < 54$ la densidad de vegetación tiende a aumentar (zona de sombreado sólido) y $n(x)$ alcanza su máximo, entre $x = 54$ y $x = 87.5$ la vegetación tiende a disminuir. Aún asumiendo el criterio de Galle et al. (1999) en el que se prescinde de la zona de sedimentación se necesitaría de una cuarta zona no observada en 49. Para solucionar este problema debemos observar la gráfica 50 obtenida para $p = 0.525$ y $v = 30$.

En la figura 50 de nuevo encontramos tres valores de x (por cada longitud de onda) para los que $\partial_t n(x) = 0$ (líneas discontinuas grises). Sin embargo, existe una región entre $x \approx 30$ y $x \approx 45$ (línea a puntos) donde el crecimiento de vegetación, aunque negativo, es menor. Por tanto, en esta nueva región ($30 \leq x \leq 45$) la cubierta vegetal apenas se degrada, situación que asociamos con el núcleo o centro de la banda vegetal, inexistente en el caso $p = 0.150$ (ver figura 49). Por contra, la precipitación es tan elevada que ya no se necesitan grandes áreas despobladas que suministren agua en forma de escorrentía a la vegetación; así que no existe ningún intervalo de x para el cual $n(x) = 0$. La relación entre los distintos tramos de las gráficas 49 y 50 se recogen en la tabla 9.

Como hemos mencionado, los resultados del modelo de von Hardenberg et al. (2001) para terrenos con pendiente muestran patrones bandeados que se desplazan aguas arriba; a diferencia de los spots, laberintos y huecos del caso sin pendiente ($v = 0$). En las simulaciones realizadas observamos que la velocidad de ascensión (V_a) de las bandas no es uniforme en p , sino que diferentes tasas de precipitación implican ritmos de ascensión distintos. Por este motivo, estudiamos la dependencia de esta velocidad con la precipitación para dos valores de la pendiente: $v = 30$ (figura 51) y $v = 2$ (figura 53).

Consideremos en primer lugar el caso con $v = 30$ (figura 51). Los resultados muestran unas curvas $V_a(p)$ crecientes a baja precipitación para todos los números de onda K . Sin embargo, a partir de $p \approx 0.300$ la curva para una sola banda ($K = 1$) presenta un tramo lineal creciente hasta que volverse inestable (la banda de vegetación se extingue). La explicación a este comportamiento radica en la división de la banda única en dos: conforme p se aproxima a 0.300 la banda vegetal experimenta un ensanchamiento en su parte inferior; este ensanchamiento se muestra más lento en la ascensión y llega a desdoblarse de la franja original. Consecuentemente, aparece una nueva banda vegetal (ahora $K = 2$) cuyo consumo reduce el flujo de agua pendiente abajo y ralentiza la ascensión de la banda inmediatamente inferior; por este motivo al producirse la transición de $K = 1$ a $K = 2$ la velocidad de ascensión disminuye bruscamente.

Otra observación relevante es la presencia de máximos en $V_a(p)$ para $K = 2, 3$ y 4 (no se han encontrado formaciones estables con $K > 4$ para $v = 30$). Para valores de p relativamente altos $p > 0.300$, el agua precipitada es suficiente para abastecer a una fracción mayor de la vegetación. Como consecuencia, la parte inferior de la franja vegetal se ve menos degradada, ensanchándose pendiente abajo. Al expandirse la cubierta vegetal se reduce la superficie despoblada de producción de escorrentía, generándose menos flujo para la siguiente banda inferior. Del mismo modo, cada banda recibe menos agua de su interbanda superior, así que el crecimiento de la vegetación en la parte superior (o pionera) también se ralentiza, con la consecuente disminución de la velocidad de ascensión. La discontinuidad observada en $K = 2$ sobre $p = 0.504$ (ver figura 51) responde a un comportamiento similar, sólo que en esta ocasión las bandas llegan a deformarse (ver figura 52) mostrando un segundo máximo que ralentiza la ascensión (al haber más vegetación en el borde inferior de las bandas se produce menos escorrentía).

Si analizamos las velocidades de ascensión para pendientes bajas ($v = 2$, figura 53) encontramos que los patrones bandeados con $K = 5$ y $K = 6$ pueden ser estables en un cierto rango de p . Por otra parte, las velocidades de ascensión V_a resultan un orden de magnitud inferiores con respecto al caso $v = 30$ de la figura 51. En cuanto a la morfología de las bandas, se observa la aparición de nuevos máximos cerca del límite superior de estabilidad

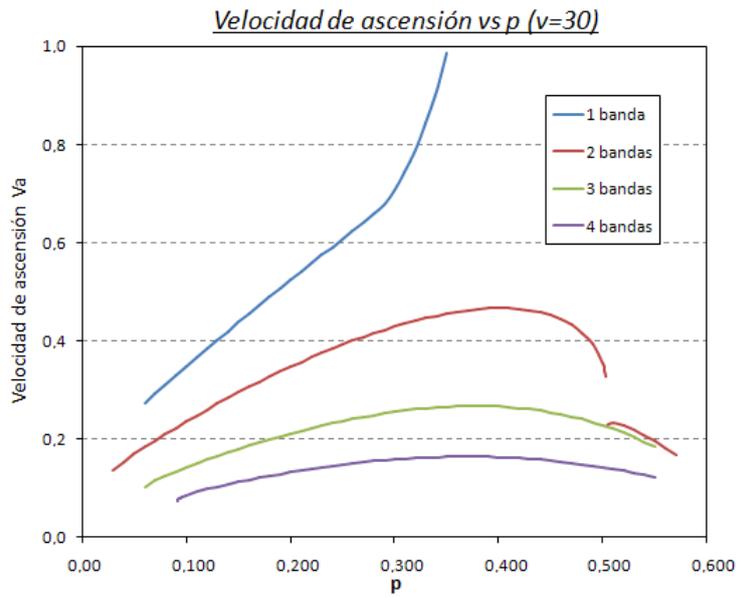


Figura 51: Velocidad de ascensión de las bandas en función de la precipitación para una pendiente tal que $v = 30$. Únicamente son estables patrones con hasta cuatro bandas por dominio de integración.

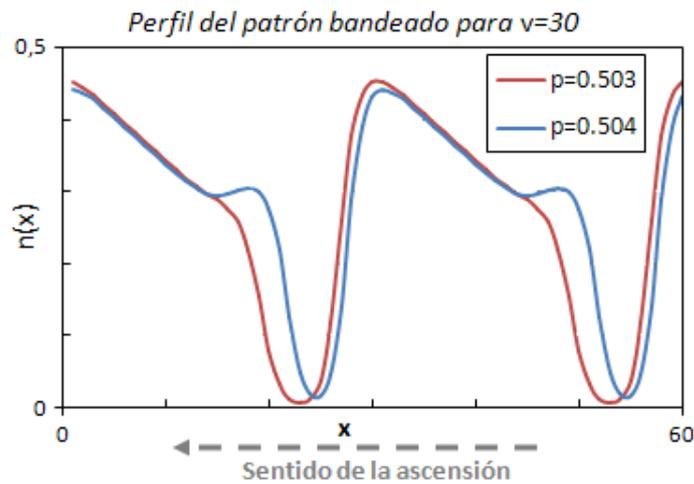


Figura 52: Cambio en la morfología del patrón de bandas con $K = 2$ y $v = 30$: Para $p = 0.504$ se forma un segundo máximo en la parte inferior que ralentiza la ascensión de las bandas bruscamente (discontinuidad de la curva $K = 2$ en la figura 51).

para $K = 1$ y $K = 3$ (ver figura 54), los cuales llegan a desdoblarse dando origen a nuevas bandas. De esta forma, encontramos transiciones discontinuas de $K = 1$ a $K = 2$ para $p \approx 0.165$ y de $K = 3$ a $K = 6$ para $p \approx 0.282$. Curiosamente, las simulaciones llevadas a cabo por Yizhaq et al. (2005) con patrones bandeados en el modelo de Gilad et al. (2004) predicen una transición hacia $K/2$ ante una reducción en la tasa anual de precipitación; mientras que nuestros resultados apuntan a una duplicación de K con el aumento en p . El resto de transiciones se producen hacia el estado uniforme al rebasar los niveles críticos de p .

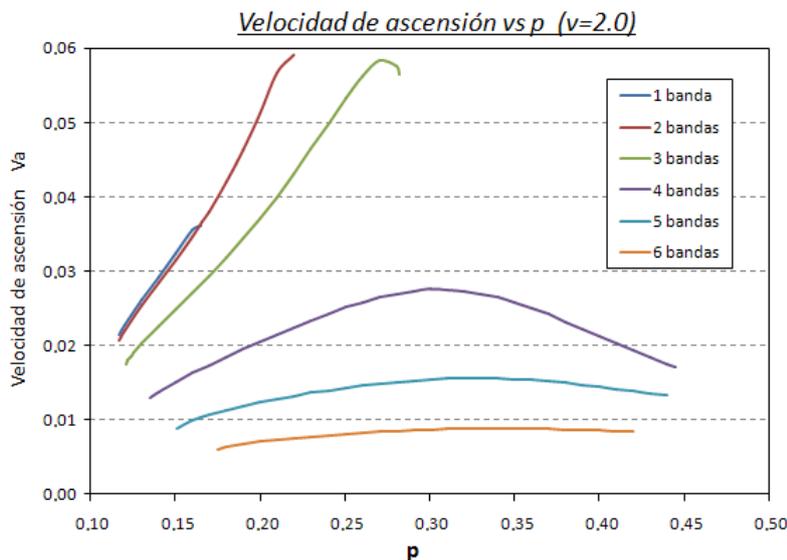


Figura 53: Velocidad de ascensión de las bandas en función de la precipitación para $v = 2$. La velocidad de ascensión resulta en un orden de magnitud menor que en la pendiente con $v = 30$, pero por el contrario aparecen patrones bandeados con un número de onda K mayor ($K = 5, 6$).

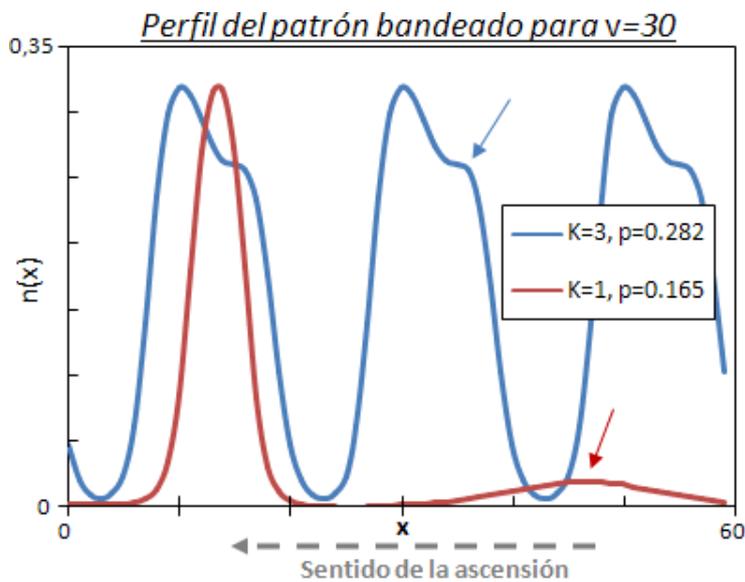


Figura 54: Curva roja: cambio en la morfología de la banda única $K = 1$ a una precipitación $p = 0.165$. Curva azul: perfil a lo largo de la pendiente para el patrón con $K = 3$ y $p = 0.282$. Las flechas roja y azul indican los máximos de vegetación incipientes que, a precipitaciones superiores, desembocan en nuevas bandas (transición hacia K doble).

5.4. Estabilidad del laberinto para superficies inclinadas

Los diagramas de bifurcación obtenidos para pendientes cada vez menores (figura 55), junto con los ya vistos para $v = 0$ (figura 44) y $v = 30$ (figura 47) muestran una relación entre las bandas perfectamente perpendiculares a la pendiente y los laberintos (curvas verdes de los diagramas de bifurcación). En efecto, a priori podríamos suponer que los laberintos obtenidos para $v = 0$ son un caso particular de bandas sin dirección preferente; debido a que el modelo de von Hardenberg et al. (2001) para terrenos sin pendiente es completamente isótropo. Por tanto, aunque consideremos una pequeño valor $v \neq 0$ existiría una dirección preferente x (la dirección de la pendiente), y consecuentemente el patrón mostraría una cierta orientación. Sin embargo, nuestras simulaciones para pendientes tales que $v \sim 1 - 10$ revelan la existencia de formas laberínticas. En un primer momento se podría pensar que estos laberintos son una distribución transitoria hacia el bandeo estacionario final; sin embargo, ni las simulaciones de larga duración ni las pequeñas perturbaciones logran alterar el patrón laberíntico. Aunque las perturbaciones sean de un tamaño comparable al de los componentes del patrón (paredes y surcos del laberinto, spots, huecos, etc.) los cambios observados no apuntan a una transición hacia las bandas.

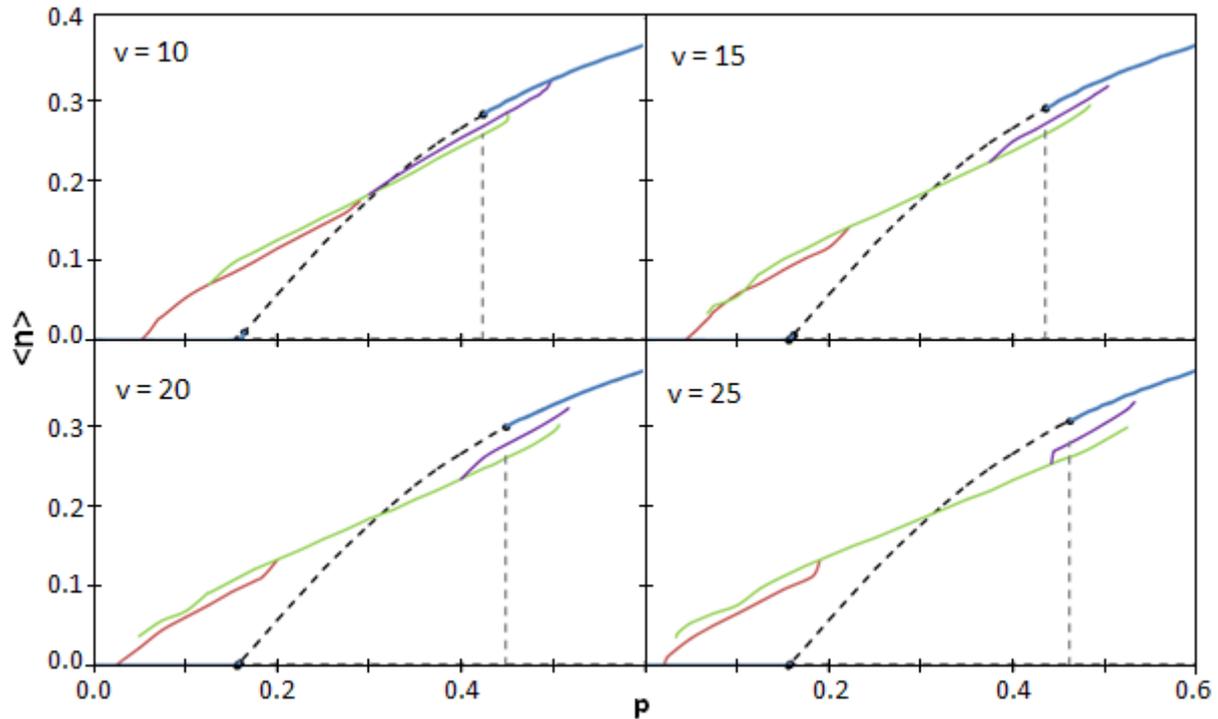


Figura 55: Diagramas de bifurcación complementarios a los de las figuras 44 y 47. Se consideran pendientes tales que $v = 10$ (imagen superior izquierda), $v = 15$ (imagen superior derecha), $v = 20$ (imagen inferior izquierda) y $v = 25$ (imagen inferior derecha). Se indican los patrones de *spots* (curva roja), laberinto o bandas (curva verde) y huecos (curva violeta).

Para pendientes elevadas ($v \sim 20 - 30$), en cualquier laberinto inicial los tramos que no estén ordenados perpendicularmente a la pendiente o bien desaparecen, o bien son reorientados para incrementar la captura de escorrentía. Sin embargo, a bajas pendientes las paredes del laberinto se mantienen estables sin importar la orientación. Para estudiar este fenómeno hemos simulado la evolución de bandas perfectamente alineadas con la pendiente (es decir, perpendiculares a todas las bandas vistas hasta ahora) sobre las que se retira una parte de biomasa. Los resultados revelan un estado final dependiente del valor de v : Para $v > 19$ se recuperan las bandas perpendiculares a la pendiente y en continua ascensión, mientras que a $v < 18$ el tramo perturbado se recupera mostrando una protuberancia sobre las bandas iniciales que asciende aguas arriba. Los resultados de este estudio determinan que a bajo v pueden existir tramos de vegetación estables alineados con la pendiente, permitiendo la presencia de laberintos como coexistencia de tramos paralelos y perpendiculares a la pendiente.

5.5. Biestabilidad, histéresis y efectos de la desertificación

La biestabilidad de múltiples estados para un mismo p observada en los ejemplos anteriores nos aporta también información sobre los posibles efectos de la desertificación, bien sea debida a cambios climáticos como a la acción humana.

Las variaciones en clima que alteran la tasa anual de lluvia p desplazan los patrones de vegetación a lo largo de sus curvas de estabilidad (como pueden ser las curvas $\langle n \rangle$ vs p de las figuras 44 y 47). Una vez p ha superado ciertos valores críticos (como p_0 , p_1 ó p_2) la distribución original se vuelve inestable y el sistema evoluciona hacia

un nuevo estado estable, de morfología diferente. A su vez, si los cambios ambientales provocasen el retorno de p a su valor inicial, la biomasa evolucionaría manteniéndose en este nuevo estado hasta encontrar la transición hacia otra configuración.

La descripción anterior se corresponde con los numerosos ciclos de histéresis que se pueden observar para varios rangos de p . Por ejemplo, consideremos inicialmente el estado despoblado para una precipitación media p tal que $p_0 < p < p_c$ (figura 56). Aumentando la precipitación hasta que $p \geq p_c$ surge una distribución uniforme de vegetación. Si el aumento en p prosigue, al rebasar p_1 se producirá una transición brusca hacia los patrones de *spots* (curva roja de la figura 56). Aunque la tasa de lluvia anual comience a descender, el sistema se mantendrá en el patrón de *spots*; de tal forma que p podría recuperar su valor inicial pero la distribución de vegetación sería diferente (patrón de *spots* frente a la despoblación). Durante este proceso en el que los “spots” reciben cada vez menos agua de lluvia, se observa como estos se ven cada vez menos poblados, llegando incluso a la pérdida total de algunos parches. Si p se reduce por debajo de p_0 , la ausencia de vegetación $n = 0$ es el único estado posible (transición discontinua desde la curva roja de “*spots*” hasta el tramo azul).

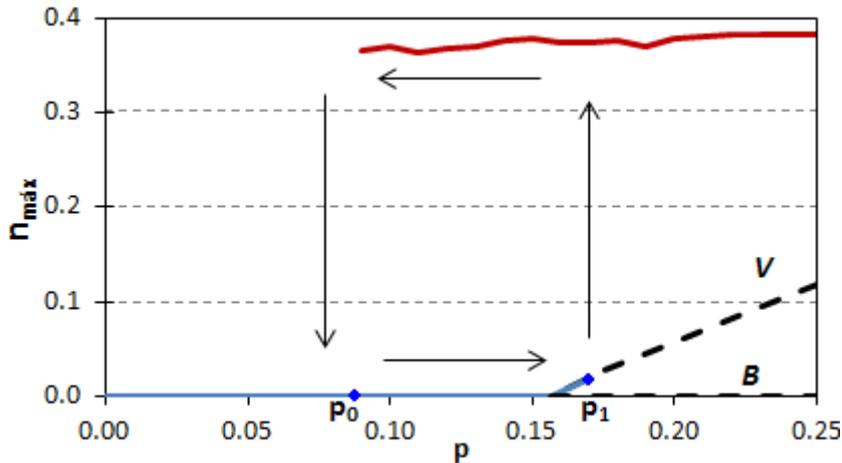


Figura 56: Ciclo de histéresis entre el estado completamente despoblado (tramo azul) y el patrón de *spots* (tramo rojo) para terrenos sin pendiente ($v = 0$). Para el resto de parámetros se consideran los valores estándar de la figura 44. Representando en el eje vertical el máximo de la densidad de vegetación $n_{máx}$ se observa como las transiciones se producen bruscamente (flechas ascendentes y descendentes); en contraposición con la continuidad en p_0 de la figura 44.

La situación anterior se repite también en el ejemplo de terreno con $v = 30$ (ver figura 57). Si desde la solución homogénea $n = cte$ se rebasa el valor crítico de p_1 se produce un traslado brusco hacia las bandas vegetales de la figura 48. Mientras p se mantenga por encima de un cierto umbral (estimado en 0.025 para este caso en particular) continuaremos observando franjas vegetales; pero si p sigue descendiendo éste patrón se tornará inestable y la biomasa desaparecerá. En realidad, en este caso la vuelta al estado con $n = 0$ desde las bandas podría producirse a través del patrón de arcos (flecha roja en el ciclo de la figura 57), aunque esto sólo es posible si las franjas de vegetación no son completamente horizontales, ya que se necesita de alguna irregularidad que destruya la simetría traslacional en la dirección y .

Como veremos a continuación, los ciclos de histéresis en la distribución de biomasa no implican obligatoriamente la presencia del estado despoblado. De este modo, encontramos ciclos para $p \geq p_2$ entre la distribución uniforme y el patrón de huecos (si $v = 0$) o las bandas horizontales (en caso de que $v \neq 0$). En la figura 58 se representan estas dos situaciones: a la derecha encontramos el tramo final de la figura 47, mientras que a la izquierda se encuentra la gráfica $n_{máx}(p)$ para el ejemplo sin pendiente.

Finalmente, también es posible encontrar transiciones cíclicas entre varios tipos de patrones. En la figura 57 habíamos comentado la existencia de un salto desde las franjas horizontales hacia los arcos, que se invierte para $p \approx 0.090$ (ver figura 59). Puesto que las ecuaciones (67) predicen la conservación de la simetría traslacional en la dirección y , es necesario algún tipo de irregularidad o perturbación sobre las bandas vegetales para que el salto hacia los arcos (donde no existe simetría traslacional) tenga lugar; de lo contrario el sistema evolucionaría hacia $n = 0$ (caso de la figura 57).

Los ciclos formados exclusivamente por patrones también tienen lugar cuando $v = 0$ (ver figura 60). A diferencia de los casos anteriores el salto en las transiciones no resulta tan evidente, sino que la distribución inicial evoluciona adquiriendo progresivamente características del nuevo patrón (círculos que se unen para formar paredes del laberinto, huecos que amplían su tamaño estrechando la cobertura de biomasa, etc). De hecho, cerca de las zonas

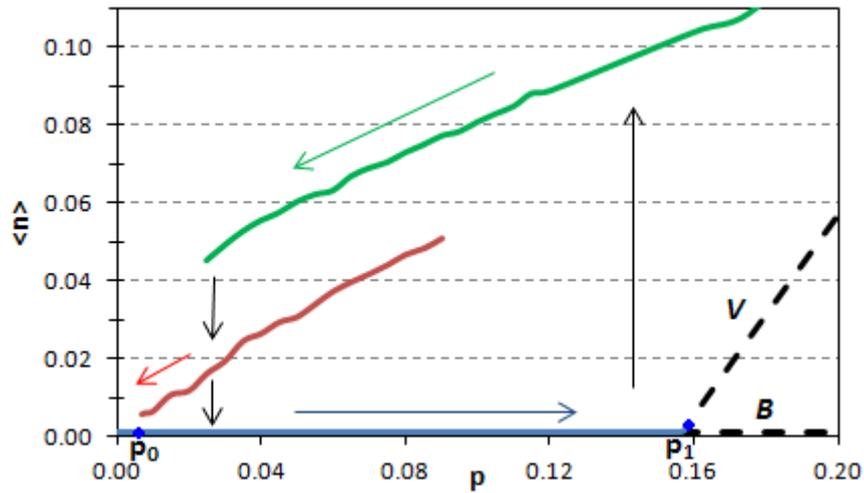


Figura 57: Ciclo entre el patrón de franjas (tramo verde) y el estado despoblado (curva azul) para terrenos con pendiente tal que $v = 30$ (el resto de parámetros mantiene los valores estándar de las otras gráficas). Las líneas verticales indican las transiciones abruptas hacia el nuevo estado estable. En esta ocasión el retorno a la solución trivial $n = 0$ puede darse a través de los arcos (flecha roja descendente) o por salto directo desde las bandas horizontales.

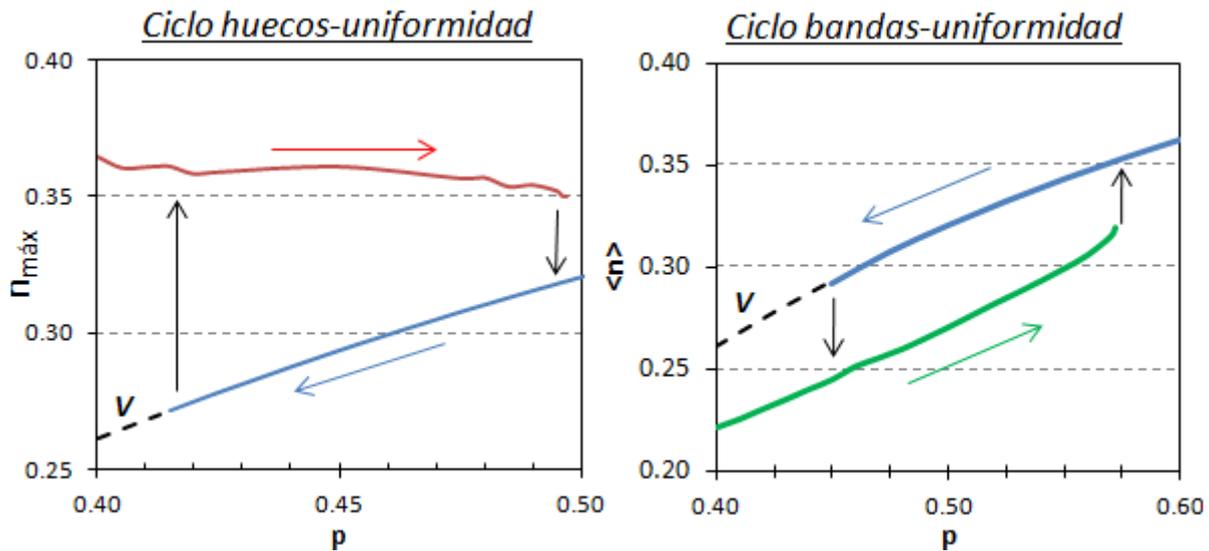


Figura 58: Ciclos entre patrones y el estado uniforme propio de p alto. A la izquierda encontramos el ciclo formado por el patrón de huecos (curva roja) y el estado uniforme (curva azul) para un terreno plano ($v = 0$). A la derecha se representa el *loop* compuesto por bandas de vegetación (curva verde) y el estado $n = cte$ (tramo azul) para terrenos con $v = 30$. Escogemos la representación $n_{m\acute{a}x}$ vs p para el caso sin pendiente a fin de mostrar el carácter súbito de la transición a la uniformidad.

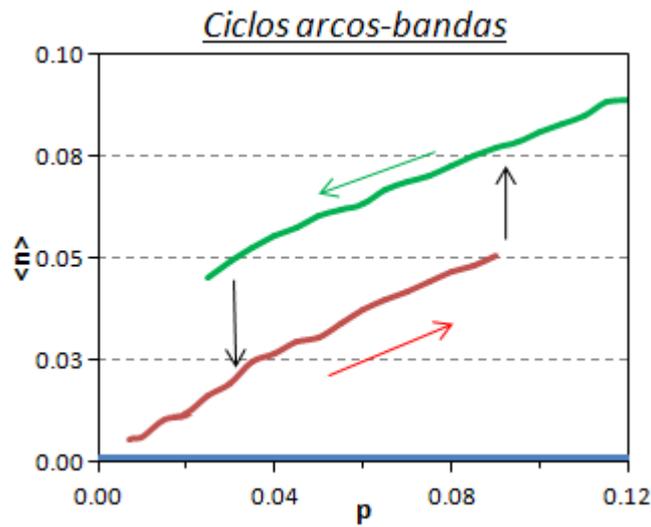


Figura 59: Ciclo entre bandas de vegetación (curva verde) y distribución en forma de arcos (curva roja) para terrenos con pendiente ($v = 30$). El salto descendente en el diagrama está condicionado por las irregularidades de las bandas.

de transición es difícil establecer un criterio morfológico que distinga un patrón de otro, teniendo que recurrir a las posiciones en el diagrama $\langle n \rangle$ vs p . Por último, cabe destacar que dada la coexistencia de los tres ejemplos de patrones (triestabilidad en torno a $p \approx 0.300$) es posible “anidar” los *loops* de la figura 60 en un ciclo mayor de la forma: *círculos-laberinto-huecos-laberinto-círculos*, aunque para ello se necesita una gran variación de p .

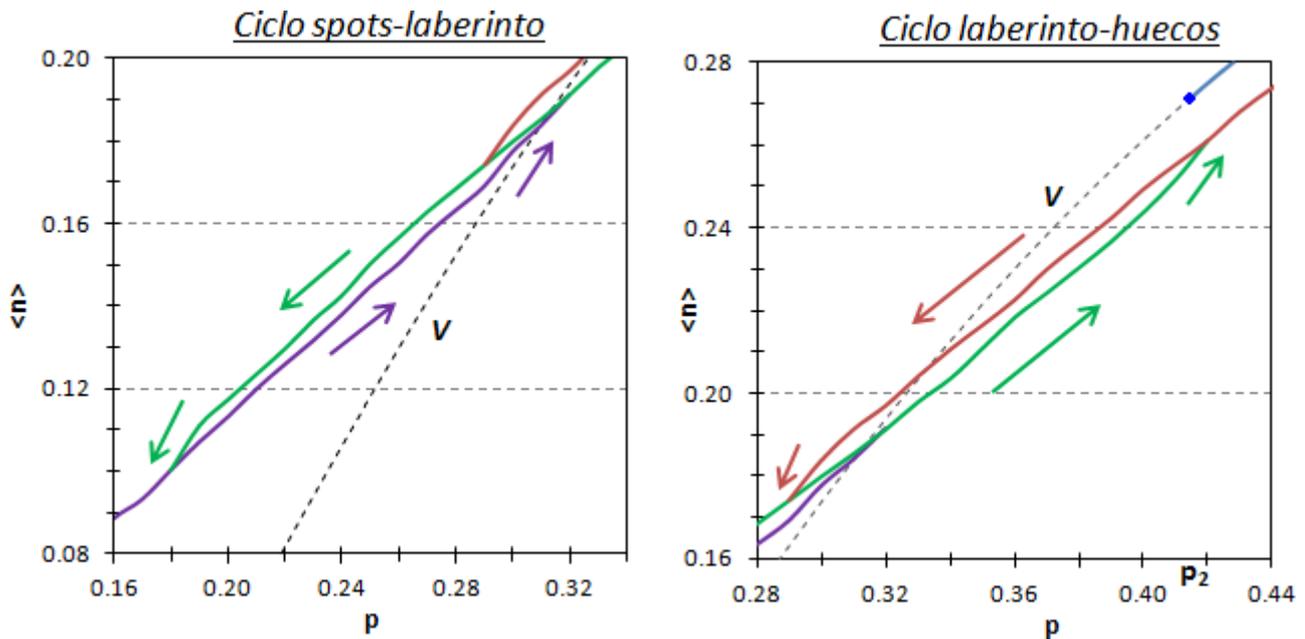


Figura 60: Diagramas $\langle n \rangle$ vs p donde se muestra el ciclo laberinto-círculos (izquierda) y el ciclo laberinto-huecos (derecha) en terrenos sin pendiente ($v = 0$). El convenio de colores es el mismo para ambas gráficas: patrón de círculos (tramos violeta), laberintos (curvas verdes), huecos (curva roja) y distribución homogénea (azul).

Las transiciones entre estados debidas a la acción humana se producen al trastocar la distribución original de biomasa: al alterar la vegetación de la zona estamos asignando unas nuevas condiciones iniciales al sistema, cuya evolución en el tiempo tiende hacia otro patrón distinto al original. En otras palabras, con la actividad humana el sistema puede rebasar la inestabilidad que separa dos fases biestables en un mismo p .

6. Conclusiones

El estudio de la dinámica de ecosistemas como el “*tiger bush*” o las sabanas puede requerir de periodos de observación demasiado largos, ya que procesos como la erosión, la sedimentación o la ascensión de las bandas son demasiado lentos. Técnicas como el uso del isótopo ^{137}Cs (Chappell et al., 1999), la datación por dendrocronología, la observación de nidos de termitas o las mediciones sobre imágenes aéreas son algunas alternativas frente al problema de las monitorizaciones prolongadas. Sin embargo, para extraer conclusiones más generales sobre la estructura y evolución de los ecosistemas se necesitan de modelos que proporcionen información referente a largos periodos de observación.

Aunque modelos como los propuestos por Thiéry et al. (1995) y Dunkerley (1997) consideran el efecto combinado de todas las interacciones de facilitación y competencia (sin tener en cuenta cada fenómeno involucrado por separado), logran reproducir los patrones bandeados característicos de regiones áridas y semiáridas. En particular, Dunkerley (1997) resalta la importancia del reparto lateral de agua entre celdas pobladas frente al modelo de Goodspeed y Winkworth de 1978 (sin reparto lateral) en la formación de bandas. Además, sus simulaciones revelan una ausencia de bandas en terrenos demasiado inclinados (pendiente del orden de 0.5° o superior) debido a la canalización de la escorrentía y a un menor tiempo para la infiltración.

A pesar de que Dunkerley (1997) logra reproducir patrones bandeados teniendo en cuenta simplemente el reparto de agua, las bandas obtenidas están demasiado alineadas con el contorno, alejándose de las imágenes reales (véase por ejemplo la figura 16). El modelo de Thiéry et al. (1995); en cambio, presenta una morfología más acorde con la realidad: las bandas muestran mayor curvatura e irregularidad (véase por ejemplo la figura 15 para una veintena de iteraciones), llegando incluso a producirse uniones y bifurcaciones entre varias franjas. Además, sobre estos patrones se observan los “cabos” y “bahías” característicos de las bandas reales.

A diferencia de los modelos discretos de Thiéry et al. (1995) y Dunkerley (1997), Esteban y Fairén (2006) proponen un modelo de autómatas celulares más elaborado considerando los procesos subyacentes en el reparto de agua. En las distintas etapas de cada ciclo se calculan las contribuciones de cada fenómeno involucrado en la dinámica del sistema (infiltración, reparto lateral, límites en el crecimiento de biomasa, etc.).

Aún a pesar de la arbitrariedad en la elección de una cobertura vegetal mínima para las zonas de infiltración ($C = 0.45$), los resultados de este modelo permiten explicar las observaciones de campo de Valentin y d’Herbès (1999) sobre la dependencia de Iz (fracción de la banda ocupada por la zona de infiltración), Rz (fracción de banda asociada a la escorrentía) y WHE (eficiencia en la captura de agua) con la precipitación anual. Para Iz se observa una relación lineal a baja precipitación, aunque con valores de los parámetros distintos a los obtenidos por Valentin y d’Herbès. Por otro lado, de acuerdo con los resultados de las simulaciones, las relaciones entre Rz/Iz y WHE con la precipitación descubiertas en los estudios de campo serían atribuibles a un ajuste lineal localizado sobre un tramo de funciones monótonamente decrecientes. Este modelo además es el único que proporciona una estimación del umbral máximo de precipitación para el patrón bandeado (de unos 800 mm al año).

De una forma u otra, los tres modelos anteriormente descritos incorporan una serie de valores límite o umbrales que estimulan la formación de bandas. La exigencia de unas cantidades mínimas de agua infiltrada para la germinación, o de un límite en el crecimiento de biomasa, estimulan el *feedback* positivo entre vegetación e infiltración: la escorrentía aumenta conforme desciende por celdas despobladas hasta que es infiltrada en las primeras celdas con vegetación pendiente abajo. Existe también la alternativa de que la pequeña fracción de escorrentía infiltrada en una celda vacía sea suficiente para iniciar la germinación y el crecimiento de las plantas, aunque es una situación muy poco probable.

Para ecosistemas mediterráneos áridos el modelo discreto de Kéfi et al. (2007) consigue reproducir con gran precisión las distribuciones de tamaños de los *spots*, bien a través de leyes de potencias simples o truncadas. A diferencia de los anteriores, el modelo de Kéfi et al. (2007) es estocástico, donde las posibles transiciones se producen entre tres estados diferentes relacionados con la situación del suelo (poblado, despoblado o degradado).

Los resultados revelan una menor cantidad de *spots* de gran tamaño conforme las condiciones de supervivencia se vuelven más duras (mayor actividad herbívora o menor facilitación local); sin embargo, el hecho de que estas distribuciones sean leyes de potencias implica que los patrones no presentan una escala o tamaño característicos.

Los modelos continuos de von Hardenberg et al. (2001), Rietkerk et al. (2002), Gilad et al. (2004) y Baudena-Rietkerk (2012) conducen a patrones con heterogeneidades de unas ciertas dimensiones (diámetro de *spots* y huecos, paredes y caminos laberínticos de una cierta anchura, etc.) y geoméricamente bien definidos. Sin embargo, tanto en el modelo original de autómatas celulares de Kéfi et al. (2007) como en la aproximación de pares (modelo continuo) la distinción de formas no es tan evidente. Los propios autores atribuyen este resultado a una independencia entre la facilitación local y la competencia: en el resto de modelos continuos la facilitación local tiene consecuencias

negativas a mayores distancias (*feedback* dependiente de la escala). De hecho, si en el modelo de Kéfi et al. (2007) se anulan los procesos locales ($f \neq 0$ ó $\delta \neq 1$) los parches de vegetación desaparecen. La agrupación de la vegetación emerge de distribuciones iniciales aleatorias ante condiciones ambientales severas.

En lo que respecta a las dos aproximaciones al modelo de Kéfi et al. (2007), en la aproximación de campo medio la zona de biestabilidad es mayor que para la aproximación de pares, y la facilitación permite la supervivencia de la vegetación ante peores condiciones ambientales, favoreciendo las transiciones discontinuas. Por otro lado, las densidades globales y locales obtenidas mediante la aproximación de pares resultan más próximas a las calculadas en el modelo completo (de autómatas celulares).

En el modelo de Rietkerk et al. (2002) se demuestra que el *feedback* positivo entre vegetación e infiltración, unido a los desplazamientos de agua superficial, es suficiente para la formación de patrones; por tanto, ni las heterogeneidades ni la pendiente son esenciales. De hecho, anulando el *feedback* positivo de infiltración no se observan patrones. Al examinar la importancia de fenómenos como la dispersión de las plantas, la mortalidad por depredación herbívora, la precipitación anual, la tolerancia a la sequía y la biomasa característica de la infiltración se concluye que la formación de patrones es más favorable ante condiciones adversas. El mayor inconveniente de la versión original del modelo es la falta de algún mecanismo de escape del agua no infiltrada, cuya consecuencia más directa es la imposibilidad de biestabilidad entre soluciones homogéneas.

Los modelos continuos de von Hardenberg et al. (2001), Rietkerk et al. (2002) y Gilad et al. (2004) logran reproducir toda la gama de patrones presentes en regiones áridas y semiáridas (*spots*, laberintos, huecos, ...) sin necesidad de recurrir a heterogeneidades. Aunque sus patrones sean muy parecidos cada modelo tiene en cuenta diferentes consideraciones. Por ejemplo, von Hardenberg et al. (2001) no hace distinción entre el agua contenida en el suelo y la superficial (es un modelo de sólo dos variables), y como consecuencia el tamaño de sus patrones resulta menor. No obstante, es interesante observar como las diferentes velocidades en la redistribución del agua (la capa superficial alcanza el equilibrio antes que la capa bajo el suelo) implican patrones en escalas diferentes. El modelo de Gilad et al. (2004) incluye un segundo *feedback* positivo basado en el crecimiento de las raíces con la biomasa, que implica áreas de captura mayores para densidades de biomasa también mayores. Como consecuencia, según las intensidades de los dos *feedbacks* (el de infiltración y el de aumento de la raíz) pueden darse o no las condiciones para el desarrollo de una segunda especie; así como la posible recuperación de la vegetación ante destrucciones de la corteza biológica. Finalmente, de todos los modelos considerados hasta ahora, sólo en Gilad et al. (2004) se tiene en cuenta la topografía del terreno para la evolución de la capa de agua superficial.

En lo que respecta a la ascensión de las bandas, esta se observa en los modelos de Thiéry et al. (1995), von Hardenberg et al. (2001), Rietkerk et al. (2002) y Gilad et al. (2004) para precipitaciones constantes; y en el modelo de Esteban y Fairén (2006) para precipitaciones variables.

Nuestras simulaciones con el modelo de von Hardenberg et al. (2001) predicen una precipitación para la cual la velocidad de ascenso es máxima, así como un número de onda máximo limitado por la pendiente (para una precipitación fija). Continuando con los patrones bandeados, Yizhaq et al. (2005) demuestra en su trabajo con el modelo de Gilad et al. (2004) que las bandas son más eficientes en el aprovechamiento del agua a mayor número de onda. Este resultado es consistente con las simulaciones basadas en el modelo de Ludwig et al. (2006), que además obtiene una mayor captura de agua en patrones bandeados frente a los parches y la ausencia de patrón. Estos resultados coinciden con las observaciones de campo de Valentin y d'Herbès (1999).

En las zonas despobladas la corteza superficial es muy poco permeable, de modo que el agua de lluvia crea una escorrentía que desciende pendiente abajo. Una vez este flujo de agua alcanza la parte superior de una zona de vegetación, la alta porosidad y la ausencia de corteza infiltran una parte del agua. Como consecuencia, la vegetación se extiende pendiente arriba dejando menos flujo para las partes inferiores, las cuales tienden a desaparecer por falta de agua. El resultado neto es un desplazamiento de la banda aguas arriba provocado por el desarrollo de nuevas plantas en la parte superior y la muerte en la inferior (Thiéry et al., 1995).

Tanto el modelo de Gilad et al. (2004) para dos especies como el modelo de Baudena-Rietkerk (2012) logran simular la coexistencia de herbáceas y leñosas propia de las sabanas. Sin embargo, aunque similares ambos modelos presentan destacables diferencias. Por una parte Gilad et al. (2004) considera la escasez de recursos para poblaciones demasiado elevadas a través de un término logístico en las ecuaciones para las densidades de biomasa. Por otro lado, Baudena y Rietkerk (2012) simplifican las expresiones para la tasa de crecimiento (asumen que nunca se alcanzarán valores próximos a la saturación), y modelan la dispersión de plantas leñosas por medio de una integral a todo el dominio. Aunque en ambos modelos se permite la coexistencia de leñosas y herbáceas, los resultados de Gilad (2006) muestran que son los árboles los que en función de sus necesidades de agua permiten la hierba en su entorno. Por el contrario, en Baudena y Rietkerk (2012) la evolución temporal del sistema muestra un agrupamiento de los árboles en torno a las concentraciones de agua creadas por las herbáceas.

De manera general, las simulaciones con los distintos modelos no permiten establecer un claro origen para el “*tiger bush*”: la aparición de sus bandas puede responder a un proceso de degradación de la cobertura uniforme o a una colonización de terrenos despoblados. En particular, Thiéry et al. (1995) plantean la posibilidad de que otros patrones bandeados cercanos al “*tiger bush*” sean en realidad fases previas o posteriores del mismo; consecuencia de un desplazamiento en las zonas climáticas.

La importancia del modelado de ecosistemas como el “*tiger bush*”, la sabana o los bosques semiáridos de Australia va más allá de la mera descripción de su dinámica. Por una parte, tanto las observaciones de campo como las simulaciones revelan una mayor productividad de biomasa en distribuciones en forma de patrón (Valentin y d’Herbès, 1999), por lo que su alteración podría tener repercusiones tanto económicas como ecológicas. El modelado de estos ecosistemas puede suponer una ayuda en las medidas para su conservación y restauración. Autores como Ludwig et al. (1999) proponen protocolos de conservación y rehabilitación de los patrones bandeados basados en imitar la distribución original. De las observaciones de campo y las simulaciones con los distintos modelos sabemos que las interbandas despobladas son parte fundamental de ecosistemas como el “*tiger bush*”, y la plantación sobre las mismas tendría repercusiones sobre todo el patrón: la escorrentía producida en las zonas menos pobladas es aprovechada por las franjas de vegetación inferiores.

Por otro lado, en muchos de los modelos se resalta la situación de biestabilidad (o incluso triestabilidad). La actividad humana sobre un estado en régimen biestable podría provocar una transición crítica hacia otra configuración menos ventajosa. Una densidad de vegetación demasiado baja resulta insuficiente para activar los *feedbacks* positivos locales y provocar la emergencia de patrones.

La secuencia de distribuciones conforme la precipitación desciende es común en varios modelos: cobertura uniforme, huecos, laberintos o bandas, *spots* y despoblación. En aquellos modelos en los que los patrones siempre son biestables con alguna solución homogénea (por ejemplo en Kèfi et al., 2009), la presencia de un tipo u otro de patrón indica el grado de proximidad hacia el estado despoblado, a través de una transición discontinua. De hecho, von Hardenberg et al. (2001) proponen una clasificación de las clases de aridez basándose en su posición sobre el diagrama de bifurcaciones (figura 44): clase seca-subhúmeda ($p > p_2$), semiárida ($p_1 < p < p_2$), árida ($p_0 < p < p_1$) e hiperárida ($p < p_0$).

Finalmente, en Rietkerk et al. (2011) se destaca la importancia de las relaciones de realimentación entre la vegetación y la atmósfera. Fenómenos como los intercambios de agua entre vegetación y atmósfera, o el albedo forman parte de estos *feedbacks* entre diferentes escalas. De esta forma, los modelos climáticos necesitan del modelado de los ecosistemas, y por tanto conocer la importancia de los *feedbacks* locales entre plantas para mejorar sus predicciones.

7. Apéndice A: Integración numérica

Como habíamos mencionado en la sección 5, las soluciones espacialmente inhomogéneas (patrones) sólo pueden obtenerse por integración numérica de las ecuaciones (67). En particular, nos hemos decantado por los métodos explícitos de Euler y Runge-Kutta; ya que los esquemas implícitos para problemas en dos dimensiones requieren resolver sistemas de tamaño considerable en cada etapa, incluso en mallados pequeños.

Los algoritmos creados para la resolución numérica de (67) se basan en la aproximación por Diferencias Finitas de las derivadas espaciales:

$$\begin{aligned}\frac{\partial n}{\partial x} &\approx \frac{n_{i+1,j} - n_{i-1,j}}{2(\Delta x)} & \frac{\partial w}{\partial x} &\approx \frac{w_{i+1,j} - w_{i-1,j}}{2(\Delta x)} \\ \nabla^2 n &\approx \frac{n_{i-1,j} - 2n_{i,j} + n_{i+1,j}}{(\Delta x)^2} + \frac{n_{i,j-1} - 2n_{i,j} + n_{i,j+1}}{(\Delta y)^2} \\ \nabla^2 w &\approx \frac{w_{i-1,j} - 2w_{i,j} + w_{i+1,j}}{(\Delta x)^2} + \frac{w_{i,j-1} - 2w_{i,j} + w_{i,j+1}}{(\Delta y)^2}\end{aligned}$$

Se elige el esquema centrado para $\partial_x n$ y $\partial_x w$ a fin de mantener el segundo orden en la discretización espacial, y dado que la difusión será un proceso dominante frente al transporte ($\delta \gg 1$) no esperamos problemas de consistencia.

Por simplicidad fijaremos el paso espacial igual en ambas direcciones ($h \equiv \Delta x = \Delta y$) e impondremos condiciones de contorno periódicas para simular la región de extensión infinita. Posteriormente, en cada etapa se consideran las aproximaciones n_{ij} y w_{ij} como variables independientes y se emplean las mencionadas técnicas de integración numérica para ecuaciones diferenciales ordinarias.

En la perturbación se emplea el generador de números pseudoaleatorios *ran1* presente en *Numerical Recipes in Fortran: The Art of Scientific Computing*⁸.

8. Apéndice B: Análisis de Estabilidad Lineal para el modelo de Gilad et al.

El análisis de estabilidad lineal para el modelo de Gilad es más complejo que en el modelo de von Hardenberg debido a los términos $G_b(\vec{r}, t)$ y $G_w(\vec{r}, t)$ dados por las siguientes integrales:

$$G_b(\vec{r}, t) = \nu \int_{\Omega} g(\vec{r}, \vec{r}', t) w(\vec{r}', t) d\vec{r}' \quad (72a)$$

$$G_w(\vec{r}, t) = \gamma \int_{\Omega} g(\vec{r}', \vec{r}, t) b(\vec{r}', t) d\vec{r}' \quad (72b)$$

En primer lugar, supondremos conocida alguna solución homogénea (b_0, w_0, h_0) a las ecuaciones del modelo. En general la obtención de b_0, w_0 y h_0 debe llevarse a cabo por métodos numéricos de resolución de sistemas no lineales. Asumiendo para $g(\vec{r}, \vec{r}', t)$ ⁹ la campana de Gauss (52) las integrales (72) resultan $G_{b_0} = \nu w_0 \sigma_0^2$ y $G_{w_0} = \gamma b_0 \sigma_0^2$, siendo $\sigma_0 = (1 + \eta b_0)$.

Si ahora perturbamos las soluciones homogéneas una pequeña cantidad $\Delta b(\vec{r})$, $\Delta w(\vec{r})$, $\Delta h(\vec{r})$ la exponencial presente en $g(\vec{r}, \vec{r}')$ se puede aproximar:

$$e^{-\frac{|\vec{r} - \vec{r}'|^2}{2\sigma^2}} \approx e^{-\frac{|\vec{r} - \vec{r}'|^2}{2\sigma_0^2}} \left(1 + \frac{\eta s^2}{\sigma_0^3} \Delta b(\vec{r}) \right) \quad (\vec{s} = \vec{r} - \vec{r}') \quad (73)$$

lo cual deja a $G_b(\vec{r})$ como:

$$G_b(\vec{r}) \approx G_{b_0} + 2\nu\eta w_0 \sigma_0 \Delta b(\vec{r}) + \frac{\nu}{2\pi} \int_{\Omega} e^{-\frac{s^2}{2\sigma_0^2}} \Delta w(\vec{r} - \vec{s}) d\vec{s} \quad (74)$$

Análogamente para $G_w(\vec{r})$ se tiene:

$$G_w(\vec{r}) \approx G_{w_0} + \frac{\gamma}{2\pi} \int_{\Omega} \exp\left(-\frac{s^2}{2\sigma_0^2}\right) \Delta b(\vec{r} - \vec{s}) d\vec{s} + \frac{\gamma\eta b_0}{2\pi\sigma_0^3} \int_{\Omega} s^2 \exp\left(-\frac{s^2}{2\sigma_0^2}\right) \Delta b(\vec{r} - \vec{s}) d\vec{s} \quad (75)$$

⁸W.H. Press, B.P. Flannery, S.A. Teukolsky y W.T. Vetterling, *Numerical Recipes in Fortran: The Art of Scientific Computing*, Cambridge University Press, 1989.

⁹En adelante obviaremos cualquier dependencia con el tiempo al no ser necesario en el análisis de estabilidad lineal.

Como en el análisis de estabilidad lineal se consideran las perturbaciones como una superposición de ondas planas, resolvemos las integrales (74) y (75) para incrementos de la forma $\Delta b(\vec{r})$, $\Delta w(\vec{r})$, $\Delta h(\vec{r}) \sim \exp(i\vec{k} \cdot \vec{r})$; obteniendo el resultado:

$$\Delta G_b(\vec{r}, t) = G_b(\vec{r}) - G_{b_0} = 2\eta\nu\sigma_0 w_0 \Delta b(\vec{r}) + \nu\sigma_0^2 \exp\left(-\frac{k^2\sigma_0^2}{2}\right) \Delta w(\vec{r}) \quad (76a)$$

$$\Delta G_w(\vec{r}, t) = G_w(\vec{r}) - G_{w_0} = \gamma\sigma_0 \exp\left(-\frac{k^2\sigma_0^2}{2}\right) [\sigma_0 + \eta b_0(2 - k^2\sigma_0^2)] \Delta b(\vec{r}) \quad (76b)$$

El resto de términos de las ecuaciones (49) no presentan dificultades en el cálculo de sus incrementos. Como resultado se tiene que la estabilidad de b , w y h está condicionada por la parte real de los autovalores ω de la matriz $A_{\vec{k}}$:

$$\begin{aligned} (A_{\vec{k}})_{1,1} &= 2\sigma_0\nu\eta b_0(1 - b_0)w_0 - 1 + \nu\sigma_0^2(1 - 2b_0)w_0 - \delta_b k^2 \\ (A_{\vec{k}})_{1,2} &= \nu\sigma_0^2 b_0(1 - b_0) \exp\left(-\frac{k^2\sigma_0^2}{2}\right) & (A_{\vec{k}})_{1,3} &= 0 \\ (A_{\vec{k}})_{2,1} &= \alpha \frac{q(1-f)}{(b_0+q)^2} h_0 + \rho\nu w_0 - \gamma\sigma_0 w_0 \exp\left(-\frac{k^2\sigma_0^2}{2}\right) [\sigma_0 + b_0\eta(2 - k^2\sigma_0^2)] \\ (A_{\vec{k}})_{2,2} &= -\nu(1 - \rho b_0) - \gamma\sigma_0^2 b_0 - \delta_w k^2 \\ (A_{\vec{k}})_{2,3} &= \alpha \frac{b_0 + qf}{b_0 + q} \\ (A_{\vec{k}})_{3,1} &= -\alpha \frac{q(1-f)}{(b_0+q)^2} h_0 & (A_{\vec{k}})_{3,2} &= 0 & (A_{\vec{k}})_{3,3} &= -\alpha \frac{b_0 + qf}{b_0 + q} - 2h_0\delta_h k^2 \end{aligned} \quad (77)$$

Aunque los autovalores de $A_{\vec{k}}$ pueden ser calculados de forma analítica, las expresiones para $\omega(\vec{k})$ son demasiado complicadas. Por ello, desarrollamos de forma explícita el análisis de la estabilidad lineal para la solución trivial $b_0 = 0$, $w_0 = p/\nu$, $h_0 = p\alpha^{-1}f^{-1}$ y reservamos los métodos numéricos para el resto de soluciones.

En el estado despoblado la matriz $A_{\vec{k}}$ se simplifica notablemente:

$$\begin{pmatrix} p - 1 - \delta_b k^2 & 0 & 0 \\ \left(\frac{1-f}{qf}p + p\rho - \frac{\gamma}{\nu}p \exp(-k^2/2)\right) & -\nu - \delta_w k^2 & \alpha f \\ -\frac{(1-f)}{qf}p & 0 & -\alpha f - \frac{2p}{\alpha f}\delta_h k^2 \end{pmatrix} \quad (78)$$

En este caso, los autovalores coinciden con los elementos de la diagonal:

$$\omega_1(\vec{k}) = p - 1 - \delta_b k^2 \quad \omega_2(\vec{k}) = -\nu - \delta_w k^2 \quad \omega_3(\vec{k}) = -\alpha f - \frac{2p}{\alpha f}\delta_h k^2 \quad (79)$$

Como $\omega_2(\vec{k})$ y $\omega_3(\vec{k})$ son siempre negativos, la estabilidad de la solución trivial está condicionada a que $\omega_1(\vec{k}) < 0$; desigualdad que se satisface siempre que $p < 1$ independientemente del valor de \vec{k} .

9. Apéndice C: Análisis de Estabilidad Lineal para el modelo de Rietkerk et al.

Las ecuaciones del modelo propuesto por Rietkerk et al. (2002) relacionan las tres variables dinámicas $P(\vec{x}, t)$, $W(\vec{x}, t)$ y $O(\vec{x}, t)$ como:

$$\frac{\partial P(\vec{x}, t)}{\partial t} = c g_{\max} \frac{W(\vec{x}, t)}{W(\vec{x}, t) + k_1} P(\vec{x}, t) - (d + \beta)P(\vec{x}, t) + D_p \nabla^2 P(\vec{x}, t) \quad (80a)$$

$$\frac{\partial W(\vec{x}, t)}{\partial t} = \alpha O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + k_2 W_0}{P(\vec{x}, t) + k_2} - g_{\max} \frac{W(\vec{x}, t)}{W(\vec{x}, t) + k_1} P(\vec{x}, t) - r_w W(\vec{x}, t) + D_w \nabla^2 W(\vec{x}, t) \quad (80b)$$

$$\frac{\partial O(\vec{x}, t)}{\partial t} = R - \alpha O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + k_2 W_0}{P(\vec{x}, t) + k_2} + D_O \nabla^2 O(\vec{x}, t) \quad (80c)$$

Conocida una solución homogénea y estacionaria \bar{P} , \bar{W} y \bar{O} a este sistema, se perturban mediante la sustitución en (80) de :

$$P(\vec{x}, t) = \bar{P} + \Delta P(\vec{x}, t) \quad W(\vec{x}, t) = \bar{W} + \Delta W(\vec{x}, t) \quad O(\vec{x}, t) = \bar{O} + \Delta O(\vec{x}, t) \quad (81)$$

donde los incrementos pueden considerarse como una serie de ondas planas¹⁰:

$$\Delta P(\vec{x}, t) = \sum_{\vec{Q}} C_P(\vec{Q}, t) \exp(i\vec{Q} \cdot \vec{x}) \quad (82a)$$

$$\Delta W(\vec{x}, t) = \sum_{\vec{Q}} C_W(\vec{Q}, t) \exp(i\vec{Q} \cdot \vec{x}) \quad (82b)$$

$$\Delta O(\vec{x}, t) = \sum_{\vec{Q}} C_O(\vec{Q}, t) \exp(i\vec{Q} \cdot \vec{x}) \quad (82c)$$

El desarrollo a primer orden en $\Delta P(\vec{x}, t)$, $\Delta W(\vec{x}, t)$ y $\Delta O(\vec{x}, t)$ deja a (80) como:

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} \Delta P \\ \Delta W \\ \Delta O \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} - D_{p0}Q^2 & a_{12} & 0 \\ a_{21} & a_{22} - D_{w0}Q^2 & a_{23} \\ a_{31} & 0 & -a_{23} - Q^2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Delta P \\ \Delta W \\ \Delta O \end{pmatrix} \quad (83)$$

donde las componentes a_{ij} no idénticamente nulas son:

$$\begin{aligned} a_{11} &= \frac{\bar{W}}{\bar{W} + 1} - b & a_{12} &= \frac{\bar{P}}{(\bar{W} + 1)^2} & a_{21} &= \bar{O} \frac{1 - W_0}{(\bar{P} + 1)^2} - \frac{k\bar{W}}{\bar{W} + 1} - r \\ a_{22} &= -\frac{k\bar{P}}{(\bar{W} + 1)^2} - r & a_{23} &= \frac{\bar{P} + W_0}{\bar{P} + 1} & a_{31} &= -\frac{\bar{O}}{(\bar{P} + 1)^2} \end{aligned}$$

El movimiento del agua superficial es mucho más rápido que las variaciones en $P(\vec{x}, t)$ y $W(\vec{x}, t)$; por ello Rietkerk et al. (2002) asumen que ante cambios en $P(\vec{x}, t)$ y $W(\vec{x}, t)$ la variable $\bar{O}(\vec{x}, t)$ alcanza el estado estacionario en una escala de tiempos menor. Imponiendo $\partial_t \Delta O$ en (83) se tiene:

$$\partial_t \begin{pmatrix} \Delta P \\ \Delta W \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a_{11} - D_{p0}Q^2 & a_{12} \\ a_{21} + \frac{a_{23}Q^2}{a_{23} + Q^2} & a_{22} - D_{w0}Q^2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Delta P \\ \Delta W \end{pmatrix} = B(\vec{Q}) \begin{pmatrix} \Delta P \\ \Delta W \end{pmatrix} \quad (85)$$

La solución homogénea \bar{P} , \bar{W} y \bar{O} será linealmente estable si los valores propios ω de $B(\vec{Q})$ son negativos para cualquier \vec{Q} . La ecuación característica para $B(\vec{Q})$ es:

$$\omega^2 - (b_{11} + b_{22})\omega + (b_{11}b_{22} - b_{12}b_{21}) = \omega^2 - \text{tr}(B)\omega + \det(B) = 0 \quad (86)$$

Para que las soluciones a (86) tengan parte real negativa basta asegurarse que $\text{Tr}(B) < 0$ y $\det(B) > 0$ para cualquier \vec{Q} . En caso de que se trate de la solución trivial¹¹ $\bar{P} = 0$, $\bar{W} = R_s/r$ y $\bar{O} = R_s/W_0$, la matriz $B(\vec{Q})$ tiene por autovalores:

$$\omega_1(\vec{Q}) = \frac{\bar{W}}{\bar{W} + 1} - b - D_{p0}Q^2 \quad \omega_2(\vec{Q}) = -r - D_{w0}Q^2 \quad (87)$$

como se puede comprobar, la estabilidad queda determinada únicamente por el signo de ω_1 , ya que $\omega_2(\vec{Q}) < 0$ para todo \vec{Q} . Sustituyendo $\bar{W} = R_s/r$ en ω_1 se tiene que la solución trivial es estable siempre que: $R_s < br(1 - b)^{-1}$. El hecho de que el cambio de inestabilidad se produzca sobre $\vec{Q} = (0, 0)$ implica una transición entre estados uniformes que, como veremos, indica el paso hacia la solución homogénea no trivial.

La solución no trivial a (80) es (88) y su estabilidad requiere un cálculo más elaborado.

$$\bar{W} = \frac{b}{1 - b} \quad \bar{P} = \frac{R_s - r\bar{W}}{kb} \quad \bar{O} = R_s \frac{\bar{P} + 1}{\bar{P} + W_0} \quad (88)$$

A pesar de que la condición sobre la traza siempre queda satisfecha (la única componente no negativa de los sumandos de $\text{Tr}(B)$ es $a_{11} = 0$), el signo del determinante puede cambiar según \vec{Q} . Definiendo $F(Q^2) = \det(B)$ se demuestra que la aparición de patrones de Turing está ligada a $F(Q^2) < 0$:

$$\begin{aligned} F(Q^2) &= D_{p0}Q^2 \times [kA + r + D_{w0}Q^2] - A \left[\frac{Q^2}{C + Q^2} B - kb \right] \\ A &= \frac{\bar{P}}{(\bar{W} + 1)^2} & B &= \frac{1 - W_0}{(\bar{P} + 1)^2} \bar{O} & C &= \frac{\bar{P} + W_0}{\bar{P} + 1} \end{aligned} \quad (89)$$

¹⁰Al linealizar las ecuaciones del modelo, cada modo de la serie de ondas planas puede ser estudiado por separado.

¹¹En el trabajo de HilleRisLambers et al. (2001) se omite cualquier referencia a la solución trivial y a su estabilidad. Sin embargo, en la versión modificada de Kéfi et al. (2009) es de importancia fundamental en el estudio de la biestabilidad.

Debemos hacer notar que la solución no trivial a \bar{P} se vuelve negativa para $Rs < rb(1-b)^{-1}$, perdiendo su sentido físico. Para una precipitación $Rs = rb/(1-b)$ las soluciones trivial y no trivial coinciden, y $F(Q^2)$ resulta positiva indicando estabilidad de la solución no trivial. Estos resultados apuntan a una transición continua desde el estado despoblado (solución trivial) hasta una cobertura uniforme (solución no trivial) conforme Rs aumenta, de lo que se deduce que no puede existir biestabilidad entre ambas soluciones.

10. Apéndice D: Biestabilidad en el modelo de Rietkerk et al. modificado

A fin de evitar la infiltración obligatoria del agua superficial, Kéfi et al. (2009) añaden un término de pérdida $-l_0O$ en el modelo original de HilleRisLambers et al. (2001) y Rietkerk et al. 2002 que permite el escape de escorrentía (ver sección 4.2). Como consecuencia, en el nuevo modelo es posible la biestabilidad entre los estados de cobertura uniforme y despoblados, situación imposible en el modelo original (véase discusión al final del apéndice anterior). En esta sección demostraremos matemáticamente la posibilidad de dicha biestabilidad.

La incorporación del término de pérdida $-l_0O$ en el modelo de Rietkerk et al. (2002) deja a las ecuaciones como:

$$\frac{\partial P(\vec{x}, t)}{\partial t} = cg_{\max} \frac{W(\vec{x}, t)}{W(\vec{x}, t) + k_1} P(\vec{x}, t) - dP(\vec{x}, t) + D_p \nabla^2 P(\vec{x}, t) \quad (90a)$$

$$\frac{\partial W(\vec{x}, t)}{\partial t} = \alpha O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + k_2 W_0}{P(\vec{x}, t) + k_2} - g_{\max} \frac{W(\vec{x}, t)}{W(\vec{x}, t) + k_1} P(\vec{x}, t) - r_w W(\vec{x}, t) + D_w \nabla^2 W(\vec{x}, t) \quad (90b)$$

$$\frac{\partial O(\vec{x}, t)}{\partial t} = R - \alpha O(\vec{x}, t) \frac{P(\vec{x}, t) + k_2 W_0}{P(\vec{x}, t) + k_2} - l_0 O(\vec{x}, t) + D_O \nabla^2 O(\vec{x}, t) \quad (90c)$$

La solución homogénea trivial a (90) es:

$$\bar{P} = 0 \quad \bar{W} = \frac{R}{r_w} \frac{\alpha W_0}{\alpha W_0 + l_0} \quad \bar{O} = \frac{R}{\alpha W_0 + l_0} \quad (91)$$

Asumiendo que el flujo superficial se redistribuye más rápidamente que la vegetación $P(\vec{x}, t)$ y que el agua contenida en el suelo $W(\vec{x}, t)$, imponemos $\partial_t O = 0$ en (90c). Mediante el mismo procedimiento que en la sección anterior, encontramos que la estabilidad del estado despoblado (solución trivial) está determinado por el signo de los autovalores de la matriz $B(\vec{Q})$ siguiente:

$$\partial_t \begin{pmatrix} \Delta P \\ \Delta W \end{pmatrix} = B(\vec{Q}) \begin{pmatrix} \Delta P \\ \Delta W \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} cg_{\max} \frac{\bar{W}}{\bar{W} + k_1} - d - D_p Q^2 & 0 \\ b_{21} & -r_w - D_O Q^2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Delta P \\ \Delta W \end{pmatrix} \quad (92)$$

Para la solución trivial, los autovalores de la matriz $B(\vec{Q})$ coinciden con los elementos de la diagonal (la expresión para b_{21} resulta irrelevante):

$$\omega_1(\vec{Q}) = cg_{\max} \frac{\alpha W_0 R}{\alpha W_0 R + k_1 r_w (\alpha W_0 + l_0)} - d - D_p Q^2 \quad \omega_2(\vec{Q}) = -r_w - D_O Q^2 \quad (93)$$

Al igual que en el modelo original, para la solución trivial $\omega_2(\vec{Q}) < 0$ para todo \vec{Q} , de modo que la estabilidad está condicionada por el signo de ω_1 . Como función de $Q = |\vec{Q}|$, ω_1 se corresponde con una parábola cuyo máximo está sobre el eje $Q = 0$, de modo que la condición de estabilidad ($\omega_1 < 0$) se restringe a:

$$R < R_{cr} = \frac{r_w dk_1 (l_0 + \alpha W_0)}{\alpha W_0 (cg_{\max} - d)} \quad (94)$$

La solución homogénea no trivial de (90) es más difícil de obtener y de examinar su estabilidad; de hecho, resulta más sencillo considerar la ecuación polinómica de la que \bar{P} es solución:

$$\bar{W} = \frac{dk_1}{cg_{\max} - \alpha} \quad \bar{O} = \frac{R(\bar{P} + k_2)}{\alpha(\bar{P} + k_2 W_0) + l_0(\bar{P} + k_2)} \quad A\bar{P}^2 + B\bar{P} + C = 0 \quad (95)$$

con A , B y C dados por

$$A = \frac{d}{c}(\alpha + l_0) \quad B = \frac{d}{c}(\alpha k_2 W_0 + l_0 k_2) + (\alpha + l_0) r_w \frac{dk_1}{cg_{\max} - d} - R\alpha \quad C = r_w \frac{dk_1}{cg_{\max} - d} (\alpha k_2 W_0 + l_0 k_2) - R\alpha k_2 W_0$$

En caso de que el polinomio $A\bar{P}^2 + B\bar{P} + C$ tenga dos raíces positivas, sólo una de ellas será estable. Si particularizamos el polinomio en \bar{P} para $R = R_{cr}$ (ver expresión 94) encontramos que $C = 0$, y por tanto $\bar{P} = 0$ es solución. En otras palabras, la solución trivial y una de las no triviales coinciden sobre $R = R_{cr}$, aunque esta última no tiene por qué ser estable. En caso de que la solución no trivial con $\bar{P} = 0$ no sea estable para R_{CR} la transición entre el estado despoblado y la cobertura uniforme es discontinua. Por el contrario, si sólo existe una única solución no trivial, la transición se produce de forma continua. El caso límite entre las dos situaciones se da cuando el polinomio en \bar{P} presenta una solución $\bar{P} = 0$ doble sobre $R = R_{CR}$; es decir, cuando además de anularse C también se tiene $B = 0$.

La condición para que B se anule en $R = R_{CR}$ permite determinar los valores de W_0 que establecen el carácter continuo o discontinuo de la transición entre el estado despoblado y la cobertura uniforme. En particular, la transición será discontinua y habrá biestabilidad siempre que W_0 satisfaga:

$$W_0 < \frac{\sqrt{\theta} - l_0 c k_1 r_w - l_0 k_2 (c g_{\max} - d)}{2\alpha k_2 (c g_{\max} - d)} \quad (96)$$

con $\theta = l_0 [4\alpha c (c g_{\max} - d) k_1 k_2 r_w + l_0 (k_2 (c g_{\max} - d) + c k_1 r_w)^2]$. La expresión (96) coincide con la proporcionada en Kéfi et al. (2009) sin demostración.

11. Apéndice E: Análisis de Estabilidad Lineal para el Modelo de Baudena y Rietkerk

El modelo de Baudena y Rietkerk (2012) considera las densidades de especies leñosas $b_T(\vec{x}, t)$ y herbáceas $b_G(\vec{x}, t)$, y mantiene las densidades de agua contenida en el terreno $w(\vec{x}, t)$ y de escorrentía $h(\vec{x}, t)$ propias de otros modelos. La dinámica de estas cuatro variables viene determinada por las ecuaciones siguientes:

$$\partial_t b_T = c_T \gamma_T w b_T - m_T b_T + \eta w S(b_T) \quad (97a)$$

$$\partial_t b_G = c_G \gamma_G w b_G - m_G b_G + \delta_G \nabla^2 b_G \quad (97b)$$

$$\partial_t w = \alpha h \frac{b_G + k w_0}{b_G + k} - (\gamma_T b_T + \gamma_G b_G) w - \frac{\rho_e w}{1 + \sigma b_T / b_s} + \delta_w \nabla^2 w \quad (97c)$$

$$\partial_t h = r - \alpha h \frac{b_G + k w_0}{b_G + k} + \delta_h \nabla^2 h^2 \quad (97d)$$

Este modelo diferencia los mecanismos de propagación de ambas especies: las especies leñosas se propagan por dispersión de semillas (término $\eta w S(b_T)$ en 97a) mientras que las herbáceas lo hacen por propagación vegetativa (término de difusión $\delta_G \nabla^2 b_G$ en 97b). La producción local de semillas de plantas leñosas y su posterior dispersión está modelada por la integral a todo el dominio $S(b_T)$ definida como:

$$S(b_T) = \frac{2}{\pi L^2} \int_{\Omega} b_T(\vec{y}) \exp\left(-2 \frac{|\vec{x} - \vec{y}|}{L}\right) d\vec{y} \quad (98)$$

con L la distancia media de dispersión. Este término integral presente en (97a) es el que complica el cálculo de los puntos de inestabilidad lineal. Partiendo de una solución homogénea \bar{b}_T a la que se suma una pequeña perturbación $\Delta b_T(\vec{x}, t)$ la integral (98) a primer orden queda:

$$S(\bar{b}_T + \Delta b_T(\vec{x}, t)) \approx S(\bar{b}_T) + \frac{2}{\pi L^2} \int_{\Omega} \Delta b_T(\vec{y}, t) \exp\left(-\frac{2}{L} |\vec{y} - \vec{x}|\right) d^2 \vec{y} \quad (99)$$

El término integral del segundo miembro se corresponde con $\Delta S(\bar{b}_T)$. Si la perturbación es tipo onda plana $\Delta b_T(\vec{y}, t) = \Delta b_{T0}(t) \exp(i\vec{Q} \cdot \vec{y})$, de modo que:

$$\Delta S(\bar{b}_T) = \frac{2\Delta b_{T0}(t)}{\pi L^2} \exp(i\vec{Q} \cdot \vec{x}) \int_{\Omega} \exp(i\vec{Q} \cdot \vec{z} - 2|\vec{z}|/L) d^2 \vec{z} \quad (100)$$

donde se ha hecho el cambio de variable $\vec{y} = \vec{x} + \vec{z}$. La integral (100) puede ser resuelta en coordenadas polares reorientando el vector \vec{z} en la dirección de \vec{Q} , de forma tal que $\vec{Q} \cdot \vec{z} = |\vec{Q}||\vec{z}|$:

$$\Delta S(\bar{b}_T) = \Delta b_{T0}(t) \frac{\exp(i\vec{Q} \cdot \vec{x})}{\left[1 - i \frac{LQ}{2}\right]^2} = \frac{\Delta b_T(\vec{x}, t)}{\left[1 - i \frac{LQ}{2}\right]^2} \quad (101)$$

El resto de términos de la matriz jacobiana pueden calcularse a través de simple derivación. Para la solución trivial $\bar{b}_T = 0$, $\bar{b}_G = 0$, $\bar{w} = r/\rho_e$ y $\bar{h} = r/(\alpha W_0)$ la matriz de estabilidad resulta:

$$\begin{pmatrix} a_{11} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & a_{22} - \delta_G Q^2 & 0 & 0 \\ \left(-\gamma_T + \frac{\rho_e \sigma}{b_s}\right) \bar{w} & -\gamma_G \bar{w} + \frac{\alpha \bar{h}}{k} (1 - W_0) & -\rho_e - \delta_w Q^2 & \alpha W_0 \\ 0 & -\frac{\alpha \bar{h}}{k} (1 - W_0) & 0 & -\alpha W_0 - 2\bar{h} \delta_h Q^2 \end{pmatrix} \quad (102)$$

con a_{11} y a_{22} definidos como

$$a_{11} = (c_T \gamma_T \bar{w} - m_T) + \eta \frac{\bar{w}}{\left[1 - \frac{iL}{2} Q\right]^2} \quad a_{22} = c_G \gamma_G \bar{w} - m_G$$

Los autovalores de (102) coinciden con los elementos de la diagonal, y dado que $\omega_3(Q) = -\rho_e - \delta_w Q^2$ y $\omega_4 = -\alpha W_0 - 2\bar{h} \delta_h Q^2$ son siempre negativos, la estabilidad de la solución homogénea requiere $Re[\omega_1(Q)] < 0$ (ω_1 es complejo) y $\omega_2(Q) < 0$. Estas restricciones sobre ω_1 y ω_2 implican una estabilidad de la solución trivial siempre que:

$$r < \rho_e \times \text{Mín} \left\{ \frac{m_T}{c_T \gamma_T + \eta}, \frac{m_G}{c_G \gamma_G} \right\} \quad (103)$$

Además de la solución trivial, existen dos soluciones uniformes en las que una de las especies está excluida. La solución homogénea no trivial para las herbáceas es

$$\bar{b}_T = 0 \quad \bar{b}_G = \frac{c_G}{m_G} r + \frac{\rho_e}{\gamma_G} \quad \bar{w} = \frac{m_G}{c_G \gamma_G} \quad \bar{h} = \frac{r}{\alpha} \frac{\bar{b}_G + k}{\bar{b}_G + k w_0} \quad (104)$$

mientras que para las leñosas queda

$$\bar{b}_G = 0 \quad \bar{w} = \frac{m_T}{c_T \gamma_T + \eta} \quad \bar{h} = \frac{r}{\alpha w_0} \frac{\bar{b}_G + k}{\bar{b}_G + k w_0} \quad (105)$$

con \bar{b}_T solución del polinomio:

$$\left(\frac{\bar{w} \gamma_T \sigma}{b_s}\right) \bar{b}_T^2 + \left(\gamma_T \bar{w} - \sigma \frac{r}{b_s}\right) \bar{b}_T + \rho_e \bar{w} - r = 0 \quad (106)$$

Referencias

- [1] Ambouta, K.J.M., 1984: "Contribution à l'édaphologie de la brousse tigrée de l'Ouest nigérien". *Doctor-Engineer thesis, University of Nancy*, **116 pp**.
- [2] Baudena, M. & Rietkerk, M., 2012: "Complexity and coexistence in a simple spatial model for arid savanna ecosystems". *Theor. Ecol.*, DOI 10.1007/s12080-012-0165-1.
- [3] Belsky, A.J., 1989: "Landscape patterns in a semi-arid ecosystem in East Africa". *Journal of Arid Environments*, **17**: **265-370**.
- [4] Bromley, J., Brouwer, J., Barker, A.P., Gaze, S.R. & Valentin, C., 1997: "The role of surface water redistribution in an area of patterned vegetation in Southwest Niger". *J. Hydrol.* **198**, **1-29**.
- [5] Casenave, A. & Valentin, C., 1992: "A run-off capability classification system based on surface features criteria in semi-arid areas of West Africa". *J. Hidrol.*, **130**, **231-249**.
- [6] Chappell, A., Valentin, C., Warren, A., Noon, P., Charlton, M. & d' Herbès, J.M., 1999: "Testing the validity of upslope migration in banded vegetation from south-west Niger". *Catena*, **37**, **217-229**.
- [7] Conway, J.H., 1976: "On Numbers and Games". *Academic Press, London*.
- [8] Cornet, A.F., Delhoume, J.P., Montaña, C., 1988: "Dynamics of striped vegetation patterns and water balance in the Chihuahuan desert". In: During, H. J., Wergner, M. J. A., Willems, J. H. (Eds.), "Diversity and Pattern in Land Communities". *SPB Academic, The Hague, Netherlands*, **221-231**.
- [9] Dunkerley, D.L., 1997: "Banded vegetation: development under uniform rainfall from a simple cellular automaton model". *Plant Ecology*, **129**, **103-111**.
- [10] Esteban, J. & Fairén, V., 2006: "Self-organized formation of banded vegetation patterns in semi-arid regions: A model". *Ecol. Complex.*, **3**, **109-118**.

- [11] Galle, S., Ehrmann, M. & Peugeot, C., 1999: "Water balance in a banded vegetation pattern. A case study of tiger bush in western Niger". *Catena*, 37, **197-216**.
- [12] Gilad, E., 2006: "Mathematical Models for Vegetation Patterns and Biodiversity".
- [13] Gilad, E., von Hardenberg, J., Provenzale, A., Shachak, M. & Meron, E., 2004: "Ecosystem Engineers: From Pattern Formation to Habitat Creation". *Physical Review Letters*, **93**.
- [14] Goodspeed, J.M. & Winkworth, R.E., 1978: "Fate and effect of run-off - with particular reference to arid and semi-arid plain lands". Pp. **53-63** In: Howes, K.M.W. (Ed.), "Studies of the Australian arid zone. III. Water in rangelands". (Proc. of symposium at Rangelands Research Unit, Alice Springs, October 1974). *Melbourne: C.S.I.R.O. Div. of Land Resources Management*, 25 pp.
- [15] Greene, R.S.B., 1992: "Soil physical properties of three geomorphic zones in a semi-arid mulga woodland". *Australian Journal of Soil Research*, 30, **55-69**.
- [16] Greene, R.S.B. & Ringrose-Voase, A.J., 1992: "Micromorphology and hydraulic properties of surface crusts formed on a red earth soil in the semi-arid rangelands of eastern Australia". In: Ringrose-Voase, A.J., Humphreys, G.S. (Eds.), "Soil Micromorphology: Studies in Management and Genesis". Proc. IX Int. Working Meeting of Soil Micromorphology, Townsville, Australia, July 1992. *Developments in Soil Science 22, Elsevier, Amsterdam*. **763-776**.
- [17] Hemming, C.F., 1965: "Vegetation arcs in Somaliland". *J. Ecol.* 53, **157-167**.
- [18] HilleRisLambers, R., Rietkerk, M., van den Bosch, F., Prins, H.H.T., & de Kroon, H., 2001: "Vegetation pattern formation in semi-arid grazing systems". *Ecology*, 82(1), **50-61**.
- [19] Kéfi, S., Rietkerk, M., Alados, C.L., Pueyo, Y., Papanastasis, V.P., ElAich, A. & de Ruiter, P.C., 2007: "Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems". *Nature*, 449, **213-218**.
- [20] Kéfi, S., Rietkerk, M., van Baalen, M. & Loreau, M., 2007b: "Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems". *Theoretical population Biology*, 71, **367-379**.
- [21] Kéfi, S., Eppinga, M.B., de Ruiter, P.C. & Rietkerk, M., 2010: "Bistability and regular spatial patterns in arid ecosystems". *Theor. Ecol.*, 3, **257-269**.
- [22] Lebel, T., Sauvageot, H., Hoepffner, M., Desbois, M., Guillot, B. & Hubert, P., 1992: "Rainfall estimation in the Sahel: The EPSAT-Niger experiment". *Hidrol. Sci. J.*, 37(3), **201-215**.
- [23] Ludwig, J.A., Tongway, D.J. & Marsden, S.G., 1999: "Stripes, strands or stipples: modelling the influence of three landscape banding patterns on resource capture and productivity in semi-arid woodlands, Australia". *Catena* 37, **257-273**.
- [24] Meron, E., 2012: "Pattern-formation approach to modelling spatially extended ecosystems". *Ecological Modelling*, 234, **70-80**.
- [25] Meron, E., Gilad, E., von Hardenberg, J., Shachak, M. & Zarmi, Y., 2003: "Vegetation patterns along a rainfall gradient". *Chaos, Solitons and Fractals*, 19, **367-376**.
- [26] Monteny, B.A., Lhomme, J.-P., Chehbouni, A., Troufleau, D., Amadou, M., Sicot, M., Verhoef, A., Galle, S., Said, F. & Lloyd, C.R., 1997: "The role of the Sahelian biosphere on the water and the CO₂ cycle during the HAPEX-Sahel Experiment". *J. Hidrol. HAPEX-Sahel Special Issue*, **188-189-507-525**.
- [27] Press, W.H., Flannery, B.P., Teukolsky, S.A. & Vetterling, W.T.: "Numerical Recipes in Fortran: The Art of Scientific Computing". *Cambridge University Press*, (1989).
- [28] Rietkerk, M., 1998: "Catastrophic vegetation dynamics and soil degradation in semi-arid grazing systems." Tropical Resource Management Papers 20, Wageningen Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.
- [29] Rietkerk, M. & van de Koppel, J., 2008: "Regular pattern formation in real ecosystems". *Trends in Ecology and Evolution*, 23(3), **169-175**.
- [30] Rietkerk, M., Boerlijst, M.C., van Langevelde, F., HilleRisLambers, R., van de Koppel, J., Kumar, L., Prins, H.H.T. & de Roos, A.M., 2002: "Self-Organization of Vegetation in Arid Ecosystems". *The American Naturalist*, 160(4), **524-530**.
- [31] Rietkerk, M., Dekker, S.C., de Ruiter, P.C. & van de Koppel, J., 2004: "Self-Organized Patchiness and Catastrophic Shifts in Ecosystems". *Science*, 305, **1926-1929**.
- [32] Rietkerk, M., Brovkin, V., van Bodegom, P.M., Claussen, M., Dekker, S.C., Dijkstra, H.A., Goryachkin, S.V., Kabat, P., van Nes, E.H., Neutel, A., Nicholson, S.E., Nobre, C., Petoukhov, V., Provenzale, A., Scheffer, M. & Seneviratne, S.I., 2011: "Local ecosystem feedbacks and critical transitions in the climate". *Ecological Complexity*, 8, **223-228**.

- [33] Seghieri, J. & Galle, S., 1999: "Run-on contribution to a Sahelian two-phase mosaic system: Soil water regime and vegetation life cycles". *Acta Oecologica*, 20, **209-217**.
- [34] Sivakumar, M.V.K., Maidoukia, A. & Stern, R.D., 1993: "Agroclimatology of West Africa: Niger. ". *ICRISAT, Patancheru, Andra Pradesh, India, Information Bulletin no. 5, 2nd edn.*, **48 pp. + append.**
- [35] Slatyer, R.O., 1961: "Metodology of a water balance study conducted on a desert woodland (*Acacia aneura* F. Muell) community in central Australia. Plant-water relationships in arid and semiarid conditions.". *UNESCO Arid Zone Research*, 16, *Proceeding of Madrid Symposium*, **pp. 15-26**.
- [36] Thiéry, J.M., d'Herbès, M., Valentin, C., 1995: "A Model Simulating the Genesis of Banded Vegetation Patterns in Niger". *Journal of Ecology*, 83, **497-507**.
- [37] Valentin, C. & d' Herbès, J.M., 1999: "Niger tiger bush as a natural harvesting system". *Catena*, 37, **231-256**.
- [38] Valentin, C., d' Herbès, J.M. & Poesen, J., 1999: "Soil and water components of banded vegetation patterns". *Catena* 37, **1-24**.
- [39] van Wijngaarden, W., 1985: "Elephants-trees-grass-grazers". Dissertation. Publication Number 4, ITC (International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences), Enschede, The Netherlands.
- [40] von Hardenberg, J., Meron, E., Shachak, M. & Zarmi, Y., 2001: "Diversity of Vegetation Patterns and Desertification". *Physical Review Letters*, **87**.
- [41] White, L.P., 1969: "Vegetation arcs in Jordan". *J. Ecol.* 57, **461-464**.
- [42] Yizhaq, H., Gilad, E. & Meron, E., 2005: "Banded vegetation: biological productivity and resilience". *Physica A.*, 356, **139-144**.
- [43] Zhang, X., Higgitt, D.L. & Walling, D.E., 1990: "A preliminary assessment of the potential for using caesium-137 to estimate rates of soil erosion in the Loess Plateau of China". *Hidrol. Sci. J.*, 35, **267-276**.