

ECOLOGÍA CON NÚMEROS

UNA INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA
CON PROBLEMAS Y EJERCICIOS DE SIMULACIÓN

Lynx 

JOSEP PIÑOL Y JORDI MARTÍNEZ-VILALTA

ECOLOGÍA CON NÚMEROS

UNA INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA
CON PROBLEMAS Y EJERCICIOS DE SIMULACIÓN

Diseño de la portada: José Luis Ordóñez.

Piñol, Josep y Martínez-Vilalta, Jordi (2006). *Ecología con números. Una introducción a la ecología con problemas y ejercicios de simulación*. Lynx Edicions, Bellaterra (Barcelona).

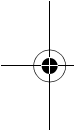
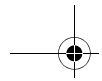
Primera edición: enero de 2006
Reimpresión: abril de 2007
Reimpresión: febrero de 2012
Reimpresión: noviembre de 2014

© Lynx Edicions - Montseny, 8, 08193 Bellaterra, Barcelona
© del texto: Josep Piñol y Jordi Martínez-Vilalta
© de los retratos: José Luis Ordóñez

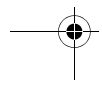
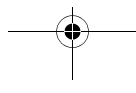
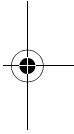
Impreso en: BookPrint Digital, S.A.
Depósito Legal: B-18.106-2007
ISBN: 84-96553-01-9
ISBN: 978-84-96553-01-9

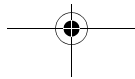
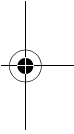
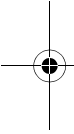
Todos los derechos reservados. Ninguna parte, texto o ilustración puede ser reproducida, almacenada o transmitida por ningún medio electrónico, mecánico, químico, fotocopia o de cualquier tipo, sin la autorización escrita de Lynx Edicions.

Piñol, Josep
Ecología con números. Una introducción a la ecología con problemas y ejercicios de simulación / Josep Piñol y Jordi Martínez-Vilalta. – Bellaterra : Lynx Edicions, 2006.
440 p. : il., taules ; 23 cm
ISBN 978-8-96553-01-9
ISBN 8-96553-01-9
1. Ecología. 2. Ecología – Problemes, exercicis, etc. 3. Ecología – Models matemàtics.
I. Martínez-Vilalta, Jordi. II. Títol.
574 Piñ



A Ramon Margalef

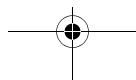
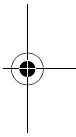
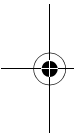


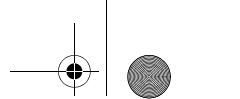




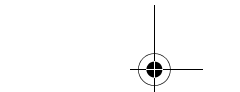
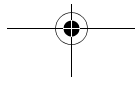
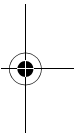
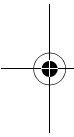
SUMARIO

Prólogo	xi
Presentación	xiii
1. Modelos en ecología	1
1.1. Los modelos como parte del método científico	1
1.2. La necesidad de un enfoque cuantitativo	3
1.3. Aplicaciones y limitaciones de los modelos en ecología	7
1.4. Síntesis	13
2. Los organismos y el medio	15
2.1. Funcionamiento básico de animales y plantas	15
2.2. Las condiciones ambientales: el ejemplo de la temperatura	17
2.3. Transferencias de materia: el agua como recurso	21
2.4. Forma, tamaño y función	24
2.5. Área de distribución, hábitat y nicho	25
2.6. Síntesis: “El teatro ecológico y el drama evolutivo”	27
2.7. <i>Applets</i> de los modelos	28
2.8. Problemas resueltos adicionales	29
2.9. Problemas propuestos	38
3. Tamaño y estructura de las poblaciones	45
3.1. Abundancia, densidad y tamaño de las poblaciones	45
3.2. Censos y muestras	46
3.3. Censos en unidades espaciales	47
3.4. Censos repetidos en el tiempo	49
3.5. La distribución espacial de los individuos en las poblaciones	50
3.6. Síntesis	51
3.7. <i>Applets</i> de los modelos	52
3.8. Problemas resueltos adicionales	53
3.9. Problemas propuestos	61
4. Crecimiento exponencial de poblaciones	65
4.1. Crecimiento exponencial continuo	65
4.2. Modelo exponencial discreto	69
4.3. Estocasticidad ambiental	70
4.4. Estocasticidad demográfica	71
4.5. Síntesis	72
4.6. <i>Applets</i> de los modelos	72
4.7. Problemas resueltos adicionales	74
4.8. Problemas propuestos	78





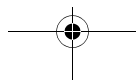
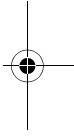
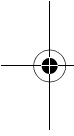
5. Crecimiento logístico de poblaciones	83
5.1. El modelo logístico continuo	83
5.2. Explotación de poblaciones en crecimiento logístico	87
5.3. Modelo logístico discreto y caos	92
5.4. Síntesis	92
5.5. <i>Applets</i> de los modelos	93
5.6. Problemas resueltos adicionales	95
5.7. Problemas propuestos	102
6. Poblaciones estructuradas	109
6.1. Tabla de vida de una cohorte	109
6.2. Variación de la fertilidad y la supervivencia con la edad	111
6.3. Cálculo de la tasa instantánea de crecimiento	112
6.4. Proyección del tamaño de la población. La matriz de Leslie	115
6.5. Valor reproductivo	118
6.6. Duración de la vida	119
6.7. Crecimiento de poblaciones estructuradas en estadios o tamaños	121
6.8. Síntesis	123
6.9. <i>Applet</i> de los modelos	123
6.10. Problemas resueltos adicionales	124
6.11. Problemas propuestos	131
7. Metapoblaciones	139
7.1. Extinción local y extinción regional	139
7.2. El modelo islas-continente	140
7.3. Colonización interna. El modelo de Levins	142
7.4. Síntesis	144
7.5. <i>Applet</i> de los modelos	145
7.6. Problemas resueltos adicionales	146
7.7. Problemas propuestos	155
8. Interacciones entre pares de especies	159
8.1. El modelo de competencia interespecífica de Lotka y Volterra	159
8.2. El modelo de depredación de Lotka y Volterra	165
8.3. El modelo de mutualismo de Dean	169
8.4. Síntesis	171
8.5. <i>Applet</i> de los modelos	173
8.6. Problemas resueltos adicionales	173
8.7. Problemas propuestos	179
9. Composición y estructura de la comunidad	185
9.1. Riqueza de especies	185
9.2. Diversidad y equitatividad	187
9.3. Distribuciones de abundancia de las especies	189
9.4. Similaridad entre comunidades	190
9.5. Ordenación de comunidades en espacio reducido	193
9.6. Clasificación de comunidades	197
9.7. Síntesis	199
9.8. <i>Applets</i> de los modelos	200
9.9. Problemas resueltos adicionales	200
9.10. Problemas propuestos	207



10. Sucesión y perturbación	213
10.1. Modelo de sucesión ecológica basado en cadenas de Markov	213
10.2. Solución del modelo en el equilibrio	217
10.3. Modelos verbales de sucesión	219
10.4. Hipótesis de la perturbación intermedia	219
10.5. Síntesis	220
10.6. <i>Applets</i> de los modelos	221
10.7. Problemas resueltos adicionales	222
10.8. Problemas propuestos	229
11. Biogeografía insular	235
11.1. Relación especies-área	235
11.2. La teoría de la biogeografía insular de MacArthur y Wilson	237
11.3. Efectos diana y rescate	240
11.4. Síntesis	241
11.5. <i>Applet</i> del modelo	241
11.6. Problemas resueltos adicionales	243
11.7. Problemas propuestos	249
12. El ecosistema	257
12.1. Materia	257
12.2. Energía	261
12.3. Modelos de compartimentos y flujos	262
12.4. El modelo de circulación cíclica de nutrientes de Lotka	265
12.5. Procesos de primer y de segundo orden	267
12.6. Tasa de renovación y tiempo de residencia	268
12.7. Síntesis	269
12.8. <i>Applet</i> del modelo	270
12.9. Problemas resueltos adicionales	270
12.10. Problemas propuestos	274
13. Flujo de energía en los ecosistemas	279
13.1. Producción primaria	280
13.2. Modelo integrado de dinámica del fitoplancton de Margalef	286
13.3. Descomposición de la materia orgánica	289
13.4. Producción secundaria y dinámica trófica del ecosistema	290
13.5. Síntesis	294
13.6. <i>Applet</i> del modelo	294
13.7. Problemas resueltos adicionales	295
13.8. Problemas propuestos	304
14. Ciclos de materia en los ecosistemas	309
14.1. Estructuración de ecosistemas terrestres y acuáticos	309
14.2. Ciclo interno de nutrientes en ecosistemas terrestres	311
14.3. Entradas y salidas de nutrientes en ecosistemas terrestres	313
14.4. Circulación de nutrientes en ecosistemas agrícolas	315
14.5. Circulación de nutrientes en ecosistemas acuáticos	317
14.6. Circulación de nutrientes en los ríos	319
14.7. Síntesis	322
14.8. <i>Applets</i> de los modelos	323



14.9. Problemas resueltos adicionales	325
14.10. Problemas propuestos	332
15. Ciclos biogeoquímicos globales	341
15.1. Ciclo global del agua	341
15.2. Ciclo global del carbono	343
15.3. Ciclo global del nitrógeno	346
15.4. Ciclo global del fósforo	348
15.5. Ciclo global del azufre	349
15.6. Gaia y el planeta de las margaritas	351
15.7. Síntesis: de los ciclos biogeoquímicos globales a las edades de Gaia	353
15.8. <i>Applets</i> de los modelos	355
15.9. Problemas resueltos adicionales	356
15.10. Problemas propuestos	364
16. Apéndice matemático	371
16.1. Breve introducción a Excel	371
16.2. Ecuación de una recta	375
16.3. Ecuaciones potenciales	375
16.4. Ecuaciones exponenciales	376
16.5. Máximos y mínimos de funciones	377
16.6. Operaciones con matrices	378
16.7. Resolución de sistemas de ecuaciones lineales	379
16.8. Resolución numérica de ecuaciones de una variable	382
16.9. Probabilidad de sucesos elementales y de sucesos compuestos	383
16.10. Probabilidad condicionada y teorema de Bayes	386
16.11. Distribución y medidas de centralidad y de dispersión de una variable	387
16.12. Tipos de variables aleatorias y contraste de hipótesis	388
16.13. Comparación de medias con la <i>t</i> de Student	389
16.14. Regresión y correlación: asociación entre dos variables continuas	392
16.15. El test χ^2 para el análisis de frecuencias	394
Bibliografía	397
Lista de símbolos y nombres de variables	403
Índice terminológico	411





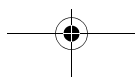
PRÓLOGO

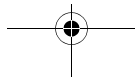
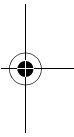
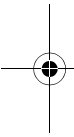
Como todas las ciencias, la ecología crece y se desarrolla mediante la medición de variables y el tratamiento numérico, éste basado en modelos que interpretan la realidad en una serie de aspectos y relaciones básicos. Los libros más antiguos de ecología eran discursivos y se ilustraban con observaciones que servían de ejemplo a los modelos verbales. A partir de los años 20 del siglo pasado, aparecieron obras que proponían modelos cuantitativos para ciertos procesos ecológicos. No se trataba de libros de texto sino de libros teóricos con una cobertura harto limitada (p.ej. Lotka 1924, Volterra 1931, Gause 1932). A partir de la década de 1950, empezaron a proliferar textos de ecología cuantitativa, para estudiantes o no, en los que se solía presentar la teoría sin acompañamiento de problemas (Greig-Smith 1957, Kershaw 1964, Williams 1964). Pronto, algunos libros de prácticas de ecología fueron más allá en este aspecto, e incluyeron métodos de observación, muestreo y tratamiento de datos (Southwood 1966, Montes & Ramírez Díaz 1978) que comportaban ejercicios cuantitativos. Sin embargo, el número de modelos cuantitativos en uso en ecología crecía muy deprisa y, a partir de la década de 1970, empezaron a ser más usuales textos de ecología cuantitativa que incluían problemas, pero los textos de ecología general siguieron casi siempre limitándose a la teoría.

En el prólogo a mi *Ecología de la vegetación* (Terradas 2001), defendí la necesidad de acercar la ecología a las situaciones originadas por la actividad humana, de aprovechar el valor heurístico de lo que Margalef llamaba experimentos del hombre con la naturaleza; el objetivo debería ser ayudar a crear una especie de ingeniería ecológica que empezara a dar respuestas útiles, basadas en modelos cuantitativos, y generando indicadores de referencia, con el fin de guiar la toma de decisiones para una gestión lo más racional y sólidamente anclada en el conocimiento científico que fuera posible. Ello requerirá en el futuro del desarrollo desde la ecología de disciplinas técnicas especializadas que hoy sólo aparecen en esbozo pero que la sociedad y los estudiantes están ya reclamando. Para alcanzar este estadio, es indispensable que el nivel de la disciplina troncal de ecología se refuerce con una potente base cuantitativa que, además, permita a los alumnos una mejor comprensión de fenómenos que son, a menudo, extremadamente complejos en la realidad. Al construir un modelo necesariamente parcial, discutir sus limitaciones y observar el efecto de las variaciones en los parámetros clave, la etérea noción de complejidad, que suele resultar ineludible y frustrante para el estudiante de ecología, será más fácilmente asimilable y se abrirán las puertas a aplicaciones concretas de la teoría.

En el camino que acabo de describir, el libro de Josep Piñol y Jordi Martínez-Vilalta, mis amigos y compañeros en la Universidad Autónoma de Barcelona, es una aportación extraordinaria para profesores y alumnos de ecología, sea en Ciencias Biológicas, Ciencias Ambientales o ingenierías que incluyan esta disciplina. Jamás habíamos dispuesto de una selección tan amplia y bien pensada de problemas, con el añadido fundamental de los *applets*, de uso sencillo y resultados muy visibles en gráficos y números, que invitan al juego y la experimentación. El libro contiene explicaciones teóricas breves y depuradas, pero es autosuficiente para una asignatura general de ecología. Con él, estoy seguro, nuestra ecología académica va a dar un salto cualitativo de la mayor trascendencia hacia las nuevas formas de enseñanza que exige el futuro y también en el progreso hacia la ingeniería ecológica que he defendido. Estoy convencido de ello y debo, por tanto, felicitar a los autores, con quienes tendremos, desde ahora, una gran deuda.

Jaume Terradas







PRESENTACIÓN

UN ENFOQUE CUANTITATIVO

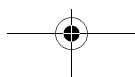
Este libro responde al convencimiento de los autores de la importancia de que el alumno de un curso universitario de ecología sepa dar respuestas cuantitativas a las preguntas que se le planteen, sea durante el curso o, posteriormente, a lo largo de su carrera profesional. Como profesores de ecología utilizamos desde hace años la resolución de problemas numéricos en nuestras clases en la Universidad Autónoma de Barcelona (UAB). Durante estos años el principal obstáculo que hemos encontrado no ha sido el rechazo de los estudiantes ni su poca pericia algebraica, sino la falta de un libro de texto adecuado. Sin libro, el profesor debe elaborar los problemas él mismo, con el esfuerzo que ello implica. Además, se tiene inevitablemente a acumular materiales de un nivel de dificultad medio, que puedan ser seguidos por la mayoría de los estudiantes (pero no por todos) y que siempre resultarán excesivamente fáciles para algunos alumnos. Un libro de texto proporciona libertad a alumnos y profesores. Los alumnos pueden estudiar a su ritmo y con la profundidad que ellos deseen; el profesor no necesariamente tiene que explicarlo “todo” en clase, y puede centrarse en los temas que considere de mayor interés o dificultad.

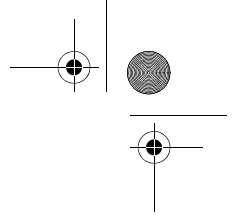
La práctica con problemas numéricos, especialmente si éstos tratan problemáticas relevantes para el alumnado, tiene como mínimo cuatro grandes ventajas: (1) ofrece una excelente oportunidad para ejercitar los conocimientos matemáticos de los alumnos, no en abstracto, sino resolviendo problemas aplicados a su propio campo de estudio; (2) ayuda a entender mejor el modelo en particular, su funcionamiento y la teoría que en él subyace; (3) permite a los alumnos apreciar la utilidad de los modelos y su papel central en el método científico; y (4) muestra a los alumnos las limitaciones de los modelos y, por tanto, potencia la utilización crítica de los mismos. Cada vez más, la falta del enfoque matemático y cuantitativo característico de otras ciencias se identifica como uno de los mayores problemas en la enseñanza y en la práctica de la biología (Bialek & Botstein 2004; Hastings *et al.* 2005).

Este libro va dirigido a estudiantes y profesores de un curso básico de ecología de nivel universitario como los que se cursan actualmente en España en las licenciaturas de Biología y Ciencias Ambientales y en las ingenierías Forestal y Agrícola. El texto presenta una introducción intencionalmente sencilla, en la que se ha preferido limitar el número y la complejidad de los temas a tratar a cambio de profundizar un poco más en los aspectos que se cubren, para así dotar a los estudiantes de la base necesaria para poder realizar estudios más avanzados en el futuro.

PRECEDENTES

Este libro presenta un enfoque muy común en otras ciencias pero inexistente, hasta donde nosotros sabemos, en ecología: el del libro de problemas. Este tipo de obras contienen un repaso rápido a los aspectos teóricos junto con una gran cantidad de problemas numéricos, tanto resueltos como propuestos, que ejemplifican los contenidos y permiten al alumno ejercitarse en su resolución. Pese a su relativa originalidad (en ecología), esta aproximación cuenta con ilustres precedentes en la literatura anglosajona:





– Wilson & Bossert (1971) publicaron hace más de 30 años un pequeño gran libro de problemas de biología de poblaciones. Nuestro enfoque es el suyo, aunque nosotros lo extendemos a otras áreas de la ecología y aumentamos el número de problemas.

– Harte publicó en 1985 *Consider a spherical cow*, un libro extraordinario de resolución de problemas en el campo de las Ciencias Ambientales. No es un libro de ecología ni contiene explicaciones teóricas, sino sólo problemas. Algunos de nuestros ejercicios son adaptaciones de los del libro de Harte y, sin duda, su estilo también aparece en muchos otros.

– Gotelli escribió en 1995 una magnífica introducción a la ecología con un enfoque cuantitativo y con una explicación detallada y clara de los principales modelos de ecología de poblaciones y comunidades. Este libro va por la tercera edición (Gotelli 2001) y ha sido nuestra guía para la parte de “teoría” del libro. Sin embargo, el libro de Gotelli sólo contiene unos cuatro problemas por capítulo, número claramente insuficiente para que el alumno practique por su cuenta.

– Alstad (2001) es un libro sobre un excelente *software* de ecología de poblaciones denominado *Populus*. Los programas de *Populus* son parecidos a los nuestros, aunque, como en el caso del libro de Gotelli, no cubren la ecología de ecosistemas.

Si el libro que el lector tiene en sus manos fuera la mitad de útil que cualquiera de los cuatro anteriormente citados, los autores estaríamos más que satisfechos.

ORGANIZACIÓN DEL LIBRO

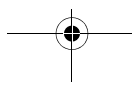
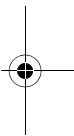
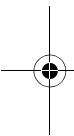
El libro consta de 15 capítulos más un apéndice matemático y estadístico. El primer capítulo es una introducción al uso de modelos en ecología y los otros 14 cubren un temario amplio y relativamente clásico, que incluye desde las relaciones entre los organismos y el medio hasta el nivel de los ecosistemas, pasando por el estudio de las poblaciones y las comunidades. Cada uno de los 14 capítulos tiene la siguiente estructura.

1. Explicación teórica

Se describen los principales aspectos conceptuales y los modelos cuantitativos que se estudiarán en el capítulo. Éstos se introducen paso a paso, para que el alumno pueda seguir claramente su formulación. En la mayoría de casos, se requieren sólo conocimientos elementales de álgebra y cálculo para seguir los razonamientos. Cada apartado de teoría finaliza habitualmente con un ejemplo resuelto de lo que se acaba de exponer. Estos primeros problemas de cada capítulo suelen ser bastante fáciles y tienen como única finalidad proporcionar un ejemplo numérico inmediato que permita al lector comprobar si ha comprendido lo que acaba de leer. La exposición de la teoría acaba con un apartado denominado **Síntesis**, el cual es un resumen crítico o discusión de los modelos tratados en el capítulo. Las explicaciones teóricas son intencionalmente breves, puesto que la finalidad del libro es profundizar en la teoría ecológica a través de los problemas y los ejemplos que éstos proporcionan. Por otra parte, el libro elude aspectos de la ecología que, aunque importantes, no son fáciles de tratar cuantitativamente. Este apartado se complementa con la **biografía** de un científico que haya realizado contribuciones importantes a los aspectos tratados en el capítulo. En la elección de los ecólogos, siempre subjetiva, hemos primado las aportaciones recientes (segunda mitad del siglo XX) y con un enfoque cuantitativo, análogo al que nosotros hemos querido dar al libro.

2. Applets de los modelos

Un *applet* es un programa de ordenador escrito en lenguaje Java y que se puede ejecutar por Internet con un navegador cualquiera (Explorer, Netscape, Firefox, etc.). Cada capítulo incluye al menos unos de estos programas ilustrando alguno de los modelos tratados. En el texto se proporciona una descripción sucinta del funcionamiento de los *applets* del capítulo ya que, en general, el fundamento del modelo se habrá tratado ya en los apartados anteriores. Los *applets* y las instrucciones detalladas de como utilizarlos se encuentran en Internet.



3. Problemas resueltos adicionales y problemas propuestos

Se incluye un apartado con problemas resueltos que complementan los ejemplos elementales presentados en los apartados de teoría. Finalmente, el capítulo se completa con un listado de problemas propuestos sin resolver, de los cuales solamente se proporciona la solución en la página web que acompaña el libro.

Los problemas tienen distintos grados de complejidad. Los más sencillos consisten en una aplicación directa de las ecuaciones del modelo y suelen corresponder a situaciones idealizadas y cercanas al equilibrio. Las situaciones alejadas del equilibrio suelen requerir la utilización de los *applets*. En otros problemas se pide la extracción de parámetros de un modelo a partir de datos experimentales reales, lo cual requiere la utilización de hojas de cálculo y unos ciertos conocimientos de estadística (que se dan en el apéndice). Finalmente, hay algunos problemas no estrictamente numéricos en los que se pide interpretar la información que se da en el enunciado. Si la resolución de problemas se limita a los que no requieren ordenador, a menudo se acaba haciendo problemas demasiado triviales y faltos de interés para el alumno. Con la utilización del ordenador (sea con programas de hojas de cálculo o con *software* específico de ecología) se pueden resolver fácilmente problemas mucho más realistas. No obstante, creemos que es conveniente utilizar ambos tipos de problemas, puesto que los más sencillos desvelan la dinámica íntima, a veces sutil, del modelo, lo cual es esencial para poder ir más allá y entender aplicaciones más complejas.

La mayor parte de los problemas más complejos están basados en datos experimentales reales, que hemos seleccionado, básicamente, de las tres fuentes siguientes: (1) Trabajos clásicos, puesto que en general ilustran conceptos básicos y proporcionan al lector el sentimiento de pertenencia a una determinada comunidad científica, la de los ecólogos, con científicos ilustres y una historia ya más que centenaria. (2) Artículos de investigadores españoles, ya que el libro va dirigido en primera instancia a estudiantes de ecología de las universidades de este país y pensamos que los ejemplos locales proporcionan un elemento de interés añadido para el alumno. Sin duda hemos obviado muchos, muchísimos buenos trabajos y otros quizás los habremos interpretado de forma distinta a como lo harían los autores. Pedimos disculpas por ello. No cabe duda de que la selección que hemos hecho refleja también nuestras propias afinidades, tanto temáticas como geográficas. (3) Artículos recientes que, a nuestro juicio, tienen una especial relevancia y que pueden convertirse en artículos de referencia en el futuro.

En total, el libro contiene 481 problemas, 211 de los cuales están resueltos (el 44%) y 270 únicamente propuestos (el 56%). Cada uno de los problemas puede llevar una o más de las siguientes indicaciones:

- : Es necesario utilizar una hoja de cálculo (Excel u OpenOffice, por ejemplo).
- ☞ : Hay que utilizar alguno de los *applets* que se incluyen en la página web que acompaña al libro.
- ⏳ : Se trata de un problema largo, adecuado para resolver en clase dividiendo la tarea entre distintos alumnos. Luego, los mismos alumnos o el profesor deben poner los resultados en común en la pizarra o utilizando un ordenador con proyector.
- ↗ : Uno o dos de estos símbolos indican un grado creciente de dificultad, sea ésta matemática o conceptual.

ALGUNAS INDICACIONES PARA EL PROFESOR

Consideramos que *Ecología con números* puede ser utilizado básicamente de las tres formas siguientes:


(1) Como el principal libro de texto de un curso de ecología general. En este caso, el libro debe complementarse con lecturas adicionales que ilustren los aspectos más difícilmente cuantificables, no tratados en el libro. Ésta es la forma que puede preferir un profesor que, como nosotros, quiera dar mayor relevancia a los aspectos cuantitativos de la ecología.

(2) Como libro de texto complementario de un curso de ecología general. Posiblemente el enfoque más tradicional consista en utilizar libros de texto clásicos, como Begon *et al.* (1999), Ricklefs (1998), Krebs (2001), o Margalef (1974) como guía principal del curso. En estos casos, el profesor puede utilizar *Ecología con números* como fuente de ejemplos numéricos y como libro base para clases de problemas paralelas a las de teoría.



(3) Como libro de texto base para cursos más avanzados de ecología cuantitativa como los que se dan en muchas universidades españolas en segundo y tercer ciclos. Algunos de los *applets* de mayor complejidad (1.1, 10.2, 11.1, 13.1, 14.1 y 14.2) permiten organizar a su alrededor prácticas de gabinete de una gran riqueza, muy adecuadas para este tipo de cursos.

En la asignatura de Ecología de la licenciatura de Ciencias Ambientales de la UAB utilizamos *Ecología con números* como libro de texto principal de la asignatura, el cual complementamos con lecturas obligatorias. En las clases, la resolución de problemas se intercala con las explicaciones teóricas. Los *applets* que se incluyen en el libro son también una pieza fundamental en las explicaciones del profesor en el aula, ya que permiten ilustrar aspectos complejos de forma relativamente sencilla y visualmente atractiva. Además, los alumnos pueden reparar fácilmente las explicaciones accediendo a los *applets* a través de Internet. El curso se complementa con 15 horas de prácticas con ordenador en grupos más pequeños donde se resuelven problemas que requieren el uso de hojas de cálculo o de los *applets*.

Aunque se trata de una introducción relativamente sintética, el contenido del libro es excesivo para un curso de ecología general de primer ciclo. El exceso de materia es intencionado, ya que permite acomodar un cierto rango de programas, siempre ligeramente distintos según las preferencias del profesor. Como toda selección, la nuestra probablemente dejará fuera temas que algunos profesores juzgarán esenciales. Esto es hasta cierto punto inevitable y se puede solucionar proporcionando material adicional al alumno. En la UAB utilizamos todos los capítulos del libro, aunque no profundizamos en todos ellos de igual manera. Los apartados que a nuestro juicio corresponden a materiales un poco más avanzados (y que nosotros no incluimos en nuestro curso de primer ciclo) están marcados con el símbolo .

LA RESOLUCIÓN DE PROBLEMAS NUMÉRICOS Y EL ESPACIO EUROPEO DE EDUCACIÓN SUPERIOR

La universidad española se encuentra inmersa en un proceso de cambio importante. En lo que respecta a la metodología docente, los cambios van en el sentido de incrementar el trabajo personal del alumno en detrimento de una enseñanza más pasiva, ejemplificada por las denominadas clases magistrales. La resolución de problemas numéricos es un paso en esta dirección, y la existencia de un libro como el que presentamos aquí debería contribuir a facilitar la tarea. No se aprende a resolver problemas viendo como lo hace el profesor en la pizarra, sino haciéndolo uno mismo. En general, el profesor explicará algún problema tipo en clase y luego propondrá la resolución de otros problemas similares. El trabajo se puede llevar a cabo en presencia del profesor, en el aula normal o en un aula de ordenadores, pero también de forma autónoma por los alumnos, ya sea individualmente o en grupos pequeños. En estos últimos cursos hemos podido observar que los alumnos son capaces de resolver problemas mucho más difíciles cuando trabajan en parejas que cuando lo hacen individualmente.

En el nuevo espacio europeo de educación superior el tamaño de las asignaturas se expresa según las horas de trabajo del alumno, y no del profesor, lo cual está creando dificultades en la transformación de las asignaturas existentes a la nueva unidad de medida (crédito ECTS). En este sentido, la resolución de problemas numéricos como los que contiene este libro puede facilitar la tarea. En promedio, un problema de este libro lo resuelven los alumnos en media hora en el aula, con el profesor presente. Posiblemente el tiempo de resolución se alargue algo cuando los alumnos trabajan de forma autónoma, sin profesor, aunque ignoramos en qué medida. Evidentemente existe una gran variación entre problemas y entre alumnos, pero el profesor puede estimar fácilmente una cota inferior para cada problema propuesto resolviéndolo él mismo (¡sin mirar la solución!). Asimismo, esta metodología también se adapta a los estudios virtuales y semipresenciales, los cuales es probable que experimenten un cierto auge en el futuro.



PÁGINA WEB

Todos los *applets* se encuentran en la siguiente dirección de Internet: <http://www.EcologiaConNumeros.uab.es>. Su acceso es libre y gratuito para cualquier finalidad educativa. En esta dirección de Internet los autores actualizarán los *applets* del libro y mantendrán una fe de erratas. Posiblemente, en el futuro se añadan también nuevos *applets* que hayamos podido desarrollar. En esta página el lector también encontrará las direcciones electrónicas de los autores, las cuales rogamos que utilice para cualquier comentario o error detectado en el libro o en los *applets*.

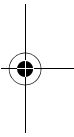
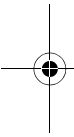
AGRADECIMIENTOS

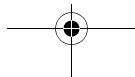
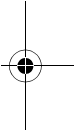
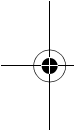
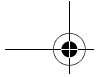
Muchos de los problemas del libro los han “sufrido” previamente los alumnos de la asignatura de Ecología de Ciencias Ambientales de la UAB, sea en clase o en exámenes. Gracias a sus preguntas y respuestas muchos de los problemas que contiene el libro son una versión mejorada de un problema ancestral, a veces incomprensible. Vaya a ellos, especialmente a los que cursaron la asignatura en los años 2004 y 2005, nuestro primero y más sincero agradecimiento.

Además de la revisión involuntaria realizada por los alumnos, todos los capítulos del libro han sido revisados por uno o más de los siguientes colegas: Marc Àvila, Jordi Catalan, Antoni Escarré, Xavier Espadaler, Jordi Flos, Jacob Gonzalez-Solís, Emilia Gutiérrez, David Jou, Francisco Lloret, Albert Martínez-Vilalta, Daniel Oro, Juli Pausas, Begoña Peco, Josep Peñuelas, Xavier Picó, Joan Pretus, Francisco Pugnaire, Javier Retana, Ferran Rodà, Anselm Rodrigo, Santi Sabaté, Francesc Sabater, Miquel Sauret, Isabel Serrasolses, Jaume Terradas y Montserrat Vilà. Con sus correcciones y sugerencias todos ellos han contribuido a mejorar la versión final del libro. Los alumnos Lasse Loeppfe y Bernat Goñi han resuelto además la mayor parte de los problemas, lo cual ha aumentado la claridad y la corrección de éstos. Queremos expresar también nuestro más sincero agradecimiento a los autores de los muchos trabajos científicos que hemos utilizado como fuentes de datos o de inspiración para nuestros problemas. Anna Àvila, Nuri Cañellas, Andy Elliott, Xavier Espadaler, Albert Martínez-Vilalta, Isabel Martínez, Javier Retana, Ferran Rodà y Dirk Vanderklein nos han proporcionado amablemente datos no publicados que han servido de base a distintos problemas del libro. Igualmente, queremos agradecer a José Luis Ordóñez las magníficas ilustraciones que acompañan las reseñas biográficas y, junto a María Guirado y Paula Bruna, el diseño de la portada; así como a Lynx Edicions y, en particular a Susanna Silva y Albert Martínez-Vilalta la ayuda prestada y el excelente trabajo realizado durante la edición del libro. Finalmente, a Maurizio Mencuccini por su paciencia ante el creciente número de horas dedicadas a la realización de este libro por uno de los autores (JM) mientras trabajaba para él. Y también a Nuri Cañellas, por su tolerancia para con el otro autor durante la larga redacción del texto y por corregir el manuscrito completo.

Josep Piñol y Jordi Martínez-Vilalta

Barcelona, 20 de julio de 2005





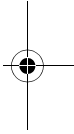
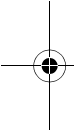


1. MODELOS EN ECOLOGÍA

I have deeply regretted that I did not proceed far enough at least to understand something of the great leading principles of mathematics, for men thus endowed seem to have an extra sense.

Charles Darwin

La construcción de modelos y su posterior validación empírica son aspectos centrales del método científico. Si algo caracteriza la ciencia moderna es el uso extensivo de modelos matemáticos, cuya **precisión** y **capacidad predictiva** son enormemente mayores que la de los modelos verbales o de otro tipo. Pese a este hecho, la mayor parte de libros de texto de ecología prestan a los modelos una atención muy limitada. A nuestro entender, la mejor manera de transmitir conocimiento sobre una determinada materia consiste en poner al estudiante en una situación similar a la del profesional de dicha disciplina, de manera que el proceso mental que ambos sigan sea también parecido. Es por ello que este libro está centrado en el uso de modelos en ecología y, en particular, en el uso de modelos cuantitativos. En este capítulo introducimos brevemente el concepto de modelo científico, para después discutir tanto sus aplicaciones como sus limitaciones con la ayuda de algunos ejemplos. Nuestro objetivo principal es romper con la idea, absolutamente falsa, de que los modelos, y en especial los modelos matemáticos, son “difíciles”. Es cierto que algunos lo son, pero la inmensa mayoría son notablemente sencillos y ofrecen, a cambio, una capacidad explicativa y predictiva extraordinaria.



1.1. LOS MODELOS COMO PARTE DEL MÉTODO CIENTÍFICO

En sentido amplio un modelo es una **representación formal**, verbal o matemática, de un objeto o de un fenómeno real. La formulación de modelos y su posterior validación empírica constituyen el núcleo central del método científico. La ciencia persigue el desarrollo de teorías generales que permitan entender el funcionamiento del mundo y, para ello, utiliza una metodología muy particular (Figura 1.1). En general, a partir de la observación el investigador desarrollará una imagen de la estructura o el funcionamiento del mundo; es lo que denominamos un modelo perceptual. La representación formal de esta imagen, normalmente mediante ecuaciones, es lo que denominamos un modelo conceptual. Para que las ecuaciones sean útiles hay que resolverlas, analíticamente, con lápiz y papel, o numéricamente, con un programa de ordenador. Modelos perceptuales, conceptuales y operativos son tres tipos de modelos con un grado creciente de definición. Para ser útil, un modelo debe de tener una capacidad predictiva que vaya más allá de las observaciones que lo suscitaron, ya que éste es el único modo por el cual podemos contrastar su validez a partir de nuevas observaciones o experimentos. Así, a partir de un modelo se generan una serie de proposiciones generales, denominadas **hipótesis**, que son una consecuencia lógica de éste; es decir, se han de cumplir necesariamente si el modelo es correcto. Dado que normalmente las hipótesis son demasiado generales para ser evaluadas directamente, de ellas se derivan un conjunto de **predicciones** concretas cuya validez puede ser puesta a prueba mediante la experimentación o mediante observaciones dirigidas por las hipótesis e ideas generadas por el modelo. Si los resultados experimentales coinciden con las predicciones, el modelo nos



servirá para construir **teorías** generales capaces de explicar un conjunto sustancial de observaciones. Alternativamente, si los resultados son opuestos a las predicciones habremos de rechazar la hipótesis que las generó y, probablemente, reconsiderar alguno de nuestros modelos (perceptual, conceptual u operativo) iniciales. Puesto que nunca podemos realizar todos los tests posibles a una hipótesis determinada nunca llegaremos a estar completamente seguros de su validez. Es por este motivo que el avance científico se basa no en la aceptación definitiva de hipótesis o teorías sino en su aceptación **provisional** hasta que nuevas observaciones o experimentos las contradigan y deban, por tanto, abandonarse (Chalmers 1999). De este modo, descartando las ideas incorrectas, las teorías se van refinando y aumenta progresivamente nuestra capacidad para explicar el funcionamiento del mundo.

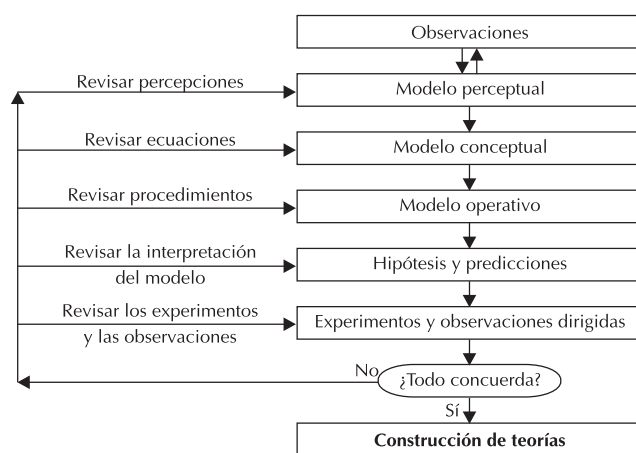
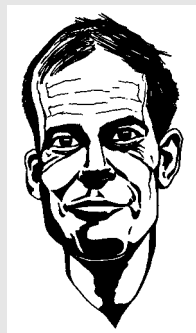


Figura 1.1. Esquema de las distintas fases del proceso de modelización (basado, en parte, en Beven 2001).

No existen muchos ejemplos de teorías generales universalmente aceptadas en ecología, lo cual indica, por una parte, que la ecología es todavía una ciencia joven y, por otra, que su sujeto de estudio presenta una notable complejidad. Ciertamente, pocas ciencias experimentales se ocupan de problemas tan complejos, con tanta riqueza y diversidad de elementos e interacciones, como los que intenta resolver la ecología. Probablemente el mejor ejemplo de teoría en ecología (aunque no exenta de controversia, como veremos más adelante) sea la de la evolución por selección natural, postulada por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace¹ a mediados del siglo XIX. Si usamos esta teoría como ejemplo para ilustrar los distintos estadios de los que consta el método científico tal como lo hemos presentado en el párrafo anterior, tenemos que Darwin primero recogió una enorme cantidad de observaciones durante su viaje alrededor del globo a bordo del Beagle. Estas observaciones incluían hechos como la gran diversidad de formas vivientes, la aparente gradación en el nivel de diferenciación entre las distintas especies, o los patrones geográficos en la distribución de éstas (el hecho, por ejemplo, que las islas sean más propensas a contener endemismos: los famosos pinzones de Darwin). A partir de estas observaciones y de las ideas previas que tenía (derivadas, por ejemplo, de la lectura de los trabajos sobre demografía humana de Malthus), Dar-

1. Aunque Darwin comenzó a desarrollar la teoría de la evolución por selección natural un par de décadas antes que Wallace, éste llegó a conclusiones muy parecidas como resultado de sus viajes al Amazonas y al archipiélago Malayo a mediados de la década de 1850, antes que Darwin publicara su teoría. De hecho, fue una carta que Wallace dirigió a Darwin exponiendo sus ideas lo que aceleró la publicación de *On the origin of species* y propició que ambos presentaran conjuntamente la teoría de la selección natural en 1858 en la Linnean Society de Londres.

Robert H. MacArthur



La ciencia es más que cualquier otra cosa el resultado del esfuerzo combinado de muchos investigadores anónimos formulando pequeñas hipótesis y contrastando una y otra vez sus predicciones mediante la experimentación y la observación del mundo real. Es esto, y no la existencia de algunos grandes genios, lo que le da a la ciencia su fuerza y lo que explica su indiscutible avance. Sin embargo en ciencia, como en cualquier otra empresa humana, es posible distinguir las contribuciones de unas pocas personas cuya vista se alzó por encima de la de sus contemporáneos. Pese a su corta carrera de apenas 15 años, Robert H. MacArthur (1930-1972) es sin duda uno de los ecólogos más importantes de todos los tiempos. No sólo por sus aportaciones individuales en distintos campos, numerosísimas y muy valiosas, sino principalmente porque con el conjunto de sus estudios MacArthur cambió para siempre la manera de "hacer" ecología. Nadie ha contribuido como él a hacer de la ecología una ciencia moderna, basada en la formulación de modelos cuantitativos y en su posterior validación empírica. Nadie como él ha contribuido a dar a la ecología este enfoque cuantitativo que es el que hemos querido dar nosotros a

este libro, y es por este motivo que le hemos elegido para abrir esta serie de pequeñas reseñas biográficas sobre ecólogos ilustres con las que acompañamos cada capítulo. MacArthur nació en Toronto (Canadá) pero desarrolló la mayor parte de su carrera científica en Estados Unidos, en las universidades de Yale (donde realizó la tesis doctoral bajo la dirección de G. E. Hutchinson), Pennsylvania y Princeton. En todos sus trabajos MacArthur supo combinar como pocos una sólida formación matemática con una gran vocación naturalista. Entre sus muchas aportaciones concretas destacan la teoría de la biogeografía insular (propuesta juntamente con E. O. Wilson), los estudios pioneros sobre diversidad y estabilidad de las comunidades ecológicas y sobre la importancia de la competencia en la estructuración de las comunidades, en los que desarrolló las ideas de Hutchinson acerca del concepto de nicho ecológico. Su pensamiento se encuentra resumido en el libro *Geographical ecology*, el cual comenzó a escribir en 1971 cuando supo que tenía cáncer y que le quedaban solamente uno o dos años de vida.

win desarrolló una nueva visión sobre cómo las especies aparecen, desaparecen y, en general, evolucionan. Es importante notar que, así como la ciencia ofrece una metodología muy estricta a la hora de criticar las teorías o las hipótesis, no existen reglas definidas sobre el proceso de su síntesis. En el desarrollo de una teoría todo vale, siempre y cuando ésta se muestre posteriormente capaz de predecir aspectos del mundo real.

Darwin concretó la idea general de la evolución por selección natural en un modelo más o menos formal, según el cual se debería producir selección siempre que existan diferencias fenotípicas entre los individuos, y éstas influyan en su capacidad de sobrevivir o reproducirse y sean, al menos en parte, heredables. Si bien diversos autores han criticado la teoría de Darwin por ser tautológica (véase, por ejemplo, Peters 1991), es indudable que su formulación, además de revolucionar la visión del hombre de sí mismo y de su posición en el mundo, proporcionó un marco nuevo y extraordinariamente fértil en el que situar de una manera coherente las observaciones. Como dijo el eminente genético T. Dobzhansky: "Nada en biología tiene sentido si no consideramos la evolución". Igualmente, es indudable que la teoría de la selección natural ha dado lugar a un sinnúmero de hipótesis y predicciones concretas que han sido posteriormente corroboradas por las observaciones. El propio *On the origin of species* es una magnífica recopilación de evidencias en favor de la teoría de la evolución por selección natural.

1.2. LA NECESIDAD DE UN ENFOQUE CUANTITATIVO

La mayor parte de modelos que veremos en este libro son de un tipo particular; se trata de modelos cuantitativos (modelos conceptuales y operativos de la Figura 1.1), los cuales usan el lenguaje matemático

para establecer relaciones numéricas entre variables. Estos modelos son, con diferencia, los más utilizados en ciencia. Para entender el porqué, hemos de considerar primero cuáles son las características que determinan si un modelo es bueno o malo. Es importante darse cuenta de que los modelos nunca son verdaderos en el sentido de describir con todo detalle el mundo real. Los modelos son siempre **representaciones simplificadas** pero capaces, a la vez, de describir las características relevantes del sistema que se está estudiando. Obviamente las características relevantes cambiarán según el sistema de estudio y la aplicación que se quiera dar al modelo. Un mismo modelo puede ser perfectamente correcto o, mejor, adecuado para responder una determinada pregunta y requerir, en cambio, un grado de precisión mucho mayor en una aplicación distinta. Ante un modelo, pues, no nos hemos de preguntar si éste es “correcto” en general sino, más bien, si permite responder a nuestras preguntas con la **precisión** y la **exactitud**² requeridas.

Una buena manera de ilustrar lo expuesto en el párrafo anterior es el chiste siguiente, que da título al excelente libro de problemas en ciencias ambientales *Consider a spherical cow* (Harte 1985): un ganadero quiere aumentar la producción de leche de sus vacas y, para ello, contacta con la universidad local. Se forma un grupo de expertos dirigido por un físico teórico. Después de un detalladísimo estudio que dura varias semanas, el grupo produce un informe que entrega al ganadero. El texto empieza así: “Consideremos una vaca esférica...” Más allá de la estupefacción que sin duda debió sentir el ganadero (y de lo que refleja sobre el pensamiento de los científicos teóricos), ¿qué nos dice este comienzo sobre el modelo que contiene el informe? Es evidente que las vacas no son esféricas, pero la pregunta que nos hemos de hacer es más bien: ¿es ésta una suposición razonable en este caso? es decir, ¿permite responder a nuestra pregunta original con una precisión y exactitud adecuadas al problema? Para responder a estas preguntas deberíamos leer el resto del prometedor informe.

¿Cuál es entonces la ventaja de los modelos cuantitativos? Pues bien, la clave está en la precisión. No conocemos ningún lenguaje tan rico y capaz de tanta precisión en la descripción del mundo real como el de las matemáticas. Es cierto que en algunos casos una descripción verbal, por ejemplo, puede resultar suficiente, pero en la mayoría de situaciones reales es completamente inadecuada. Pensemos, por ejemplo, en la construcción de un puente. Es cierto que los números no son estrictamente imprescindibles pero también lo es que simplifican (y mejoran) enormemente la tarea. Si no conociéramos los números, ¿cómo determinar y, en caso necesario, comunicar cuánto material necesitamos? ¿diremos que el puente es largo? ¿muy largo? ¿razonablemente largo? ¿que los coches que deben pasar sobre él son bastante pesados? ¿que de vez en cuando el río sufre crecidas más que destacables? En casi todas las ramas de la ciencia, intentar avanzar en el conocimiento sin usar las matemáticas es como construir un larguísimo puente sin utilizar números. En palabras, quizás un tanto exageradas, de Lord Kelvin: “Si no lo has medido, no sabes de qué estás hablando”. Esto no quiere decir que se necesiten unos conocimientos matemáticos muy avanzados para abordar la mayoría de problemas científicos o, en este caso, ecológicos. Al contrario, la mayoría de ecólogos tenemos unos conocimientos matemáticos muy modestos, pero que una y otra vez resultan enormemente útiles.

Ninguna percepción es más falsa que aquella según la cual los problemas sencillos son aquellos que no tienen un componente matemático. Como dicen Wilson y Bossert (1971) en su magnífica introducción a la biología de poblaciones:

Para el estudiante que quiere aprender ideas, no existe ninguna alternativa válida a la de dominar la derivación, a partir de primeros principios, de las ecuaciones asociadas a esas ideas. El test de comprensión definitivo consiste en determinar si es capaz de resolver problemas numéricos a partir de sus conocimientos. Cuando estos refinamientos cuantitativos no existen, su invención supone un desafío para el biólogo teórico.

Tanto para el estudiante de ecología como para el ecólogo profesional, la mejor prueba de comprensión consiste, efectivamente, en la resolución de problemas cuantitativos.

2. La precisión nos da idea del nivel de detalle o de refinamiento en las estimaciones que produce un modelo. La exactitud, en cambio, nos indica cuán cerca están, en promedio, las predicciones del modelo de los valores reales observados. Es importante tener en cuenta que un modelo puede proporcionar predicciones muy precisas pero a la vez muy inexactas (o viceversa). Obviamente el mejor modelo será aquél que proporcione una precisión y una exactitud máximas.

Ejemplo 1. Contando pelotas de ping-pong³

La mejor manera de apreciar la potencialidad de los modelos cuantitativos es mediante ejemplos. Comenzaremos con un problema que tiene poco que ver con la ecología. Imaginemos que en un bonito día de primavera el profesor llega a clase y dice: “hoy vamos a realizar una prueba sorpresa... se trata de estimar cuántas pelotas de ping-pong caben en esta habitación”. Sin tiempo para recuperarnos del terror inicial, añade: “en 30 segundos”. ¿Qué podríamos hacer? 30 segundos es muy poco tiempo, así que probablemente sólo tendríamos tiempo de escribir “muchas” o “miles” en la hoja. ¿Proporciona esto alguna información? sin duda: es muy distinto decir “muchas” que decir “algunas” o “pocas”. Ciertamente la precisión de la respuesta es muy pobre, pero hemos conseguido reducir la infinidad de posibilidades iniciales a un subconjunto de éstas; lo cual, con el tiempo de que disponíamos, no está mal. ¿En qué modelo hemos basado la respuesta? quizás ni nos habremos dado cuenta de que estábamos usando un modelo, pero sin duda lo hemos utilizado. Es cierto que no se trata todavía de un modelo cuantitativo, pero el simple hecho de hacernos una idea mental del tamaño de una pelota de ping-pong, mirar alrededor y asignar el número total de pelotas que cabrían en la habitación a una categoría (como pocas, algunas, muchas, etc.) implica el uso de un modelo. Quizás incluso hayamos tenido tiempo de estimar visualmente el número de pelotas que caben en una de las paredes a lo largo de la habitación y lo hayamos multiplicado por las que cabrían a lo ancho y a lo alto para producir, en este caso, una estimación semicuantitativa (p. ej., miles). En cualquier caso el modelo implica simplificaciones relativas a la forma de las pelotas y de la habitación, al hecho de no considerar el espacio ocupado por los muebles, etc.

Supongamos ahora que disponemos de 10 minutos para resolver el mismo problema. Una posibilidad es utilizar los mismos procedimientos “visuales” del párrafo anterior pero tratando de refinar las estimaciones. Sin embargo, con este tiempo es posible construir un modelo cuantitativo que permita dar una respuesta mucho más precisa a la pregunta del profesor. Podríamos introducir, por ejemplo, la siguiente notación: L = longitud de la habitación; H = altura de la habitación; A = anchura de la habitación; D = diámetro de las pelotas; $V_{\text{habitación}}$ = volumen de la habitación; V_{pelota} = volumen de una pelota; y N = número de pelotas que caben en la habitación. Si suponemos que la habitación es rectangular, tenemos

$$V_{\text{habitación}} = L \cdot H \cdot A$$

Igualmente, podríamos considerar que el volumen de una pelota de ping-pong se puede equiparar al de un cubo, con lo que tendríamos

$$V_{\text{pelota}} = D^3$$

$$N = \frac{V_{\text{habitación}}}{V_{\text{pelota}}} = \frac{L \cdot H \cdot A}{D^3}$$

Este modelo es mucho mejor que el que hemos utilizado en el párrafo anterior, ya que nos permite, como mínimo, tener una idea precisa del orden de magnitud del número de pelotas que cabrían realmente en la habitación. Pero, ¿hasta qué punto podemos considerar que nuestro modelo es satisfactorio? esto dependerá, evidentemente, del uso que queramos darle, pero un buen ejercicio es siempre repetir los cálculos modificando ligeramente nuestras suposiciones por otras que puedan parecer igualmente razonables. Podríamos suponer, por ejemplo, que la mejor manera de representar el volumen que ocupa una pelota de ping-pong es una esfera y no un cubo. En este caso, tendríamos

$$V_{\text{pelota}} = \frac{4 \cdot \pi}{3} \cdot \left(\frac{D}{2}\right)^3$$

3. La idea original de este problema proviene de Starfield *et al.* (1990).

$$N' = \frac{V_{\text{habitación}}}{V_{\text{pelota}}} = \frac{L \cdot H \cdot A}{\frac{4 \cdot \pi}{3} \cdot \left(\frac{D}{2}\right)^3}$$

¿Es esta estimación muy distinta de la anterior? Veámoslo:

$$\frac{N'}{N} = \frac{\frac{L \cdot H \cdot A}{\frac{4 \cdot \pi}{3} \cdot \left(\frac{D}{2}\right)^3}}{\frac{L \cdot H \cdot A}{D^3}} = \frac{6}{\pi} \approx 2$$

La diferencia es ciertamente sustancial (el doble), pero como mínimo ambas estimaciones se encuentran dentro del mismo orden de magnitud. De hecho, aunque es evidente que la forma de una pelota de *ping-pong* se asemeja más a una esfera que a un cubo, no está tan claro qué suposición es más realista en este caso, ya que mientras que la representación cúbica deja espacios entre las pelotas (Figuras 1.2 y 1.3), la representación esférica tal como la hemos aplicado asume que podríamos situar las pelotas sin dejar ningún espacio entre ellas, lo cual es claramente imposible. Éste es un buen ejemplo de un caso en que utilizar una suposición aparentemente más razonable no conlleva necesariamente mejorar el modelo en su conjunto.

Si dispusiéramos de más tiempo podríamos mejorar todavía sustancialmente nuestro modelo. ¿Cómo podríamos hacerlo? Una posibilidad sería considerar el empaquetamiento de las pelotas. En la Figura 1.3 se aprecia claramente que la cantidad de pelotas que podrá contener la habitación depende de como las dispongamos en el espacio. ¿Cuántas bolas más podría contener la habitación en el caso de la Figura 1.3B respecto al de la Figura 1.3A? [Nota: la unión de los centros de las tres bolas que aparecen en trazo continuo en la Figura 1.3B da lugar a un triángulo equilátero.]

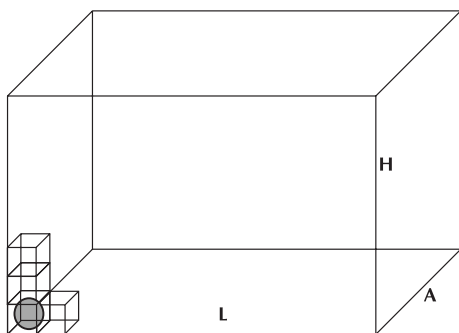


Figura 1.2. Representación de las pelotas de *ping-pong* como cubos apilados en el interior de la habitación.

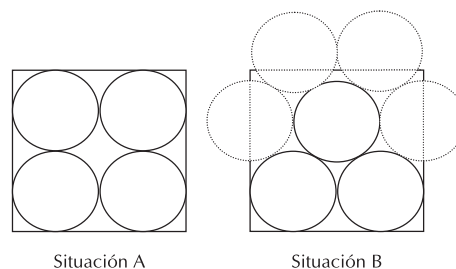


Figura 1.3. Diagrama bidimensional representando el efecto de distintos empaquetamientos en el número total de pelotas que cabrían en la habitación.

Ejemplo 2. ¿Cuánto se pesca en España?

Abordemos ahora un problema con mayor contenido ecológico. Una de las grandes virtudes de los modelos es que a menudo nos permiten responder con bastante exactitud a cuestiones sobre las que a priori no tenemos la menor idea. Planteémonos, por ejemplo, la pregunta del enunciado: ¿cuánto se pesca en España? Evidentemente una manera de responder a esta pregunta sería consultando las estadísticas oficiales al respecto, pero imaginemos que no disponemos de estas estadísticas (ni de acceso a internet) y que necesitamos

conocer urgentemente el orden de magnitud de las capturas totales. ¿Qué podemos hacer? Claramente existen muchos modelos posibles e igualmente razonables, y recomendamos al lector que, antes de seguir leyendo, dedique unos minutos a responder a la pregunta utilizando su propio modelo.

Supongamos, por ejemplo, que: (1) aunque pueden existir exportaciones e importaciones de pescado, éstas se compensan, de manera que en España se consume exactamente la misma cantidad de pescado que se pesca; (2) todas las capturas de pesca acaban siendo consumidas por personas; (3) en promedio un español consume dos raciones de pescado por semana; y (4) en promedio, una ración contiene 200 g de pescado. Con estas suposiciones podemos dar ya una respuesta aproximada a la pregunta inicial. Si en España hay unos 40 millones de habitantes, las capturas totales por año (C) serán

$$C = 40 \cdot 10^6 \text{ hab.} \cdot \frac{2 \text{ rac.}}{\text{sem.} \cdot \text{hab.}} \cdot \frac{52 \text{ sem.}}{\text{año}} \cdot \frac{200 \text{ g}}{\text{rac.}} \cdot \frac{1 \text{ t}}{10^6 \text{ g}} = 832.000 \text{ t} \cdot \text{año}^{-1}$$

Según la FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación) el promedio de pesca en España durante la década de 1990 fue de aproximadamente 1 millón de toneladas al año (<http://www.fao.org>). Esto quiere decir que el error de nuestra estima es de solamente el 17%, lo cual es bastante impresionante considerando la aparente dificultad de la pregunta y la enorme simplicidad del modelo que hemos utilizado (dedicamos menos de 5 minutos a pensar el modelo y realizar los cálculos correspondientes; ¡prometemos que ésta fue nuestra primera tentativa y que no consultamos las estadísticas de la FAO hasta después de haber completado el ejercicio!). Evidentemente parte de nuestro éxito se puede deber a la buena suerte y modelos alternativos, igualmente razonables, podrían arrojar estimas más alejadas de las observaciones. Sin embargo, el mensaje es claro: incluso en casos en que el problema inicial parece inabordable, un modelo cuantitativo sencillo basado en el sentido común nos puede ofrecer una respuesta más que satisfactoria.

Conviene, en este punto, realizar una consideración importante: ¿el hecho que las predicciones de nuestro modelo sean aproximadamente correctas implica que las suposiciones que usamos al construirlo también lo son? en nuestro caso concreto: ¿podemos concluir de lo anterior, por ejemplo, que en España las importaciones de pescado son iguales a las exportaciones? Claramente la respuesta es que no. Podríamos haber llegado a una estima idéntica considerando, por ejemplo, que las exportaciones netas son iguales al consumo interno y que la ración promedio es de 100 g. Evidentemente el hecho que el modelo produzca resultados razonables proporciona evidencia en favor de la validez de las suposiciones, y en casos en que el modelo se basa en pocas suposiciones o la validez de la mayoría de ellas ha sido comprobada independientemente, la probabilidad de que las otras sean radicalmente incorrectas es muy pequeña. En cualquier caso, es muy importante recordar que la validez de una de las suposiciones en que se basa un modelo no se puede considerar aisladamente, sino que está en relación a la estructura del modelo y al resto de suposiciones.

1.3. APLICACIONES Y LIMITACIONES DE LOS MODELOS EN ECOLOGÍA

En términos generales el ecólogo busca entender y explicar el origen y los mecanismos de las interacciones entre los organismos vivos y de éstos con su ambiente. Como ya hemos comentado, esto implica que, en general, los problemas ecológicos son muy complejos. Sin embargo su relevancia, tanto desde el punto de vista de la ciencia básica como de la aplicada, difícilmente podría ser mayor. Muchos de los grandes problemas a los que se enfrenta actualmente la humanidad, como la contaminación, el cambio global o la gestión de los recursos, tienen un importante componente ecológico. En general, dado que los servicios que nos proporcionan directa o indirectamente los ecosistemas son esenciales para las personas (Costanza *et al.* 1997), cualquier discusión sobre qué nivel de desarrollo es “sostenible” se debe basar en buena medida en consideraciones ecológicas.

Quizás la mejor manera de apreciar las potencialidades y limitaciones del uso de modelos en ecología sea con un ejemplo. Uno de los grandes problemas ambientales de las zonas de clima mediterráneo es el de los incendios forestales. En España, en los últimos 20 años han ardido anualmente una media de 190.000 ha en unos 16.500 incendios (entre 60.000 ha en el año 1996 y 485.000 ha el año 1985).

No todos los incendios son igual de importantes, sino que la mayoría queman una superficie muy pequeña, mientras que unos pocos calcinan enormes superficies. Estos pocos incendios de grandes dimensiones son los principales responsables de la mayor parte de la superficie quemada (por ejemplo, en la provincia de Barcelona el 0,58% de los incendios representó el 65% de la superficie total quemada entre 1970 y 2002), de la destrucción de infraestructuras (gran destrucción de viviendas en California en el otoño de 2003) y de la pérdida de vidas humanas (21 víctimas mortales en Portugal en verano de 2003, 17 en España en verano de 2005). Son estos pocos incendios de grandes dimensiones los que realmente suponen una amenaza para los ecosistemas y ponen en jaque a la sociedad; el resto de incendios son perfectamente tolerables por los ecosistemas y deberían serlo también para la sociedad.

¿Qué podemos hacer para reducir el número y extensión de los grandes incendios? Se trata de una pregunta de un enorme interés y, como veremos, de difícil respuesta. Para tratar de responder a esta pregunta construiremos un modelo en el que se tendrán en consideración los principales factores que afectan a la ignición y propagación del fuego. Procuraremos que sea un modelo sencillo, que recoja lo “esencial” del problema y que deje de lado otras complejidades adicionales que pudieran distraer nuestra atención.

Empecemos por explorar los factores que hacen que haya más o menos incendios. (1) Está claro que si hay más fuentes de ignición (naturales, como los rayos, o causadas por el hombre) habrá más incendios. (2) También parece evidente que la meteorología adversa (viento, humedad baja, calor) favorece que un conato se transforme en un incendio. (3) Grandes acumulaciones de combustible, especialmente si éste es fino y seco, facilitan también la ignición. (4) Finalmente, el trabajo de los bomberos reduce el número de incendios, puesto que son capaces de extinguir con gran celeridad la mayoría de los numerosísimos conatos de incendio que se producen.

Preguntémosnos ahora por los factores que influyen en la superficie total quemada. A primera vista podríamos suponer que son exactamente los mismos factores que influyen sobre el número de incendios: efectivamente, (1) si hay más igniciones habrá más incendios, por lo que, siendo lo demás igual, resultará una mayor superficie quemada; (2) en condiciones meteorológicas adversas los incendios se propagan con más facilidad; (3) la acumulación de una mayor cantidad de combustible favorece la propagación del fuego y aumenta el tamaño del incendio; y (4) los bomberos no sólo apagan conatos de incendios sino que también impiden que los incendios se propaguen. Estos factores que afectan a la superficie quemada los podemos resumir en un diagrama (Figura 1.4A).

De ser ciertas las hipótesis anteriores, para disminuir la superficie quemada bastaría con alterar cualquiera de los anteriores cuatro factores en favor del objetivo deseado; es cierto que la meteorología escapa a nuestro control, pero no hay que preocuparse: ¡nos quedan todavía tres posibilidades! Podemos concienciar a la población para que sea más cuidadosa en el campo y no prenda fuegos y podemos perseguir con más fuerza a los que los provocan intencionadamente: no acabaremos con todas las fuentes de ignición (cerca del 10% de los incendios en España son originados por rayos), pero sin duda habrá muchos menos incendios. Podemos también dotar de más recursos a los bomberos para que detecten antes los fuegos, lleguen antes a ellos y lo hagan con más medios. Finalmente, podemos tratar de reducir la cantidad de combustible acumulado en los bosques. Esto último se hacía en España no muchas décadas atrás cortando leña y pastando ganado en el monte, pero actualmente estas actividades tienen una rentabilidad económica muy baja y se han abandonado. Para reducir el combustible hay que pagar para que equipos especializados desbrocen mecánicamente o quemen el sotobosque periódicamente.

En la Europa mediterránea se ha optado básicamente por la opción de aumentar los recursos dedicados a la extinción, pero los resultados no han sido los esperados: recordemos las catástrofes de 2003 en Portugal y de 1994 en España. ¿Qué ha fallado? ¿Debemos incrementar más todavía las dotaciones de extinción? ¿O debemos buscar vías alternativas? ¿Hemos olvidado algo? Retomemos el argumento anterior resumido en la figura 1.4A. Este diagrama es estrictamente correcto para un año determinado. En el año 2006, por ejemplo, habrá más incendios y éstos quemarán una superficie mayor si: (1) hay más fuentes de ignición; (2) hace un verano caluroso y seco; (3) tenemos más combustible en nuestros bos-

ques; (4) hay menos bomberos. Irrebatible. Pero, ¿podemos afirmar lo mismo a medio o a largo plazo? ¿Arderá menos superficie en los próximos 50 años si hay mejores medios de extinción? Esta cuestión es mucho más difícil de responder y la razón estriba en la interacción entre los factores implicados (Figura 1.4B). Por el hecho de extinguir un incendio (o de eliminar algún conato de incendio) estamos permitiendo la acumulación de una cierta cantidad de combustible que de otra forma hubiese desaparecido. Por lo tanto, la extinción tiene un efecto doble sobre la superficie quemada: directamente, disminuye la superficie quemada, pero, indirectamente, la aumenta ya que facilita la acumulación de combustible. ¿Cuál de los dos efectos es más importante, el directo o el indirecto? El mismo razonamiento se puede aplicar al número de igniciones. Para tratar de responder a este tipo de preguntas los científicos solemos recurrir a la experimentación. Pero, ¿cómo hacerlo en este caso? Recordemos que el fenómeno que estamos estudiando se aplica a escalas espaciales del orden de miles de km^2 y a escalas temporales de varias décadas. ¿Elegiremos unas cuantas provincias al azar y en ellas doblaremos (o eliminaremos) el número de bomberos durante los próximos 20 años para ver como varía la superficie quemada? Absurdo. Por suerte, nos quedan los modelos.

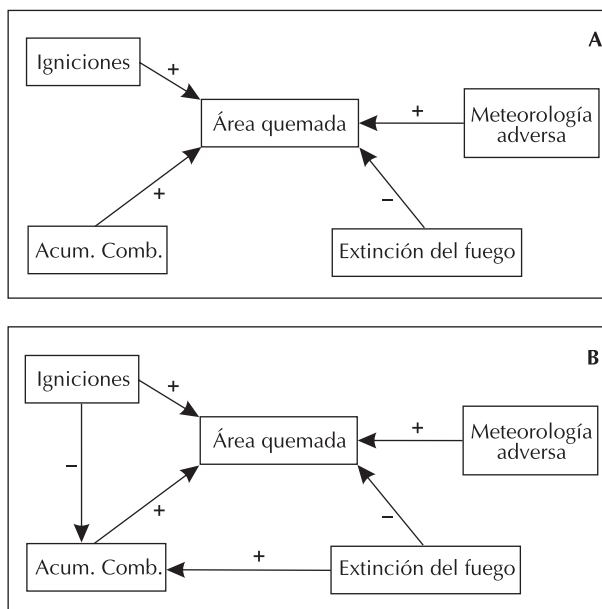


Figura 1.4. Modelo conceptual de los factores que afectan a la superficie quemada en una región, sin interacciones entre los factores (A) o con interacción entre los factores que afectan la acumulación de combustible (B).

Ejemplo 3. Modelo de régimen de incendios sobre superficies homogéneas

Consideremos un territorio homogéneo formado por un cierto número de celdas individuales. Cada celda puede estar vacía o ocupada por vegetación. Sobre este territorio cada año se producen un cierto número de igniciones n_i (rayos, por ejemplo) en posiciones aleatorias. Si la celda donde se produce la ignición no tiene vegetación no ocurre nada; si tiene vegetación se inflama con una probabilidad p_i . Si una celda se inflama, el incendio puede propagarse a celdas vecinas con vegetación, de modo que una celda se inflama con una probabilidad que depende del número de celdas vecinas que están ardiendo en ese momento. A cada paso de tiempo los bomberos tratan de extinguir el incendio. Para ello cuentan con

una capacidad de extinción E , de forma que si E es mayor que la intensidad total del incendio, lo apagan con una probabilidad p_b ($p_b < 1$, puesto que las cosas siempre pueden fallar). Un incendio se extingue cuando no hay ninguna celda ardiendo, sea de forma natural o por la actuación de los bomberos.

El anterior proceso se repite n_i veces por año. A continuación se procede a actualizar la vegetación del territorio: las celdas con vegetación no se modifican; las celdas quemadas se convierten en celdas sin vegetación al año siguiente; las celdas vacías tienen una probabilidad p_v de desarrollar vegetación. Obsérvese que el modelo es extremadamente simple en lo que respecta a la vegetación: o la hay o no la hay. Finalmente, se puede reducir el combustible por limpiezas o quemas prescritas en una cierta proporción f del territorio, de manera que cada año se elige una proporción f de celdas al azar y se les elimina la vegetación si la tienen.

Cabe añadir que cada año tiene una meteorología particular, de unidades arbitrarias. Ésta se obtiene de forma aleatoria de una distribución normal de media μ_m y desviación estándar σ_m . La meteorología afecta tanto a la probabilidad de ignición de una celda como a la probabilidad de propagación a celdas vecinas.

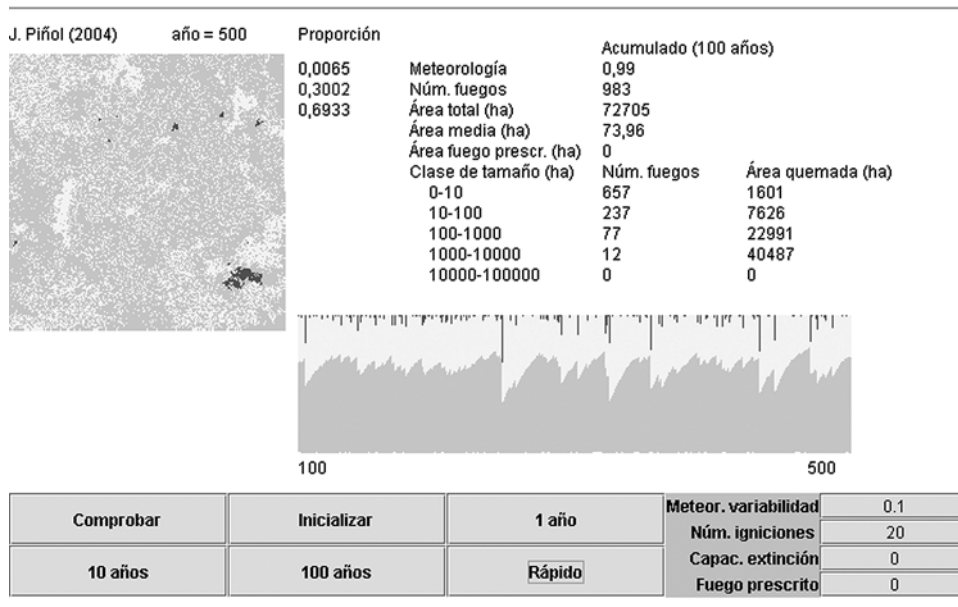


Figura 1.5. Ejemplo de ejecución del *applet* 1.1.

Este modelo, aunque simple, es demasiado complejo para resolverlo analíticamente. Es necesario programarlo en un ordenador para luego ejecutarlo muchas veces cambiando los valores de los parámetros y poder observar así el efecto de éstos sobre las variables que se desea estudiar. Así lo hemos hecho en el *applet* 1.1 (Figura 1.5). En el *applet* el territorio es de 200×200 celdas, las cuales podemos considerar que tienen 1 ha de superficie (400 km^2 en total). Algunos de los parámetros se han fijado ($p_i = 0,5$; $p_b = 0,95$; $p_v = 0,3$; $\mu_m = 1,0$) y otros los puede variar el usuario a voluntad. ¿Qué nos aporta este modelo? Con él podemos realizar “experimentos” que serían imposibles en el territorio real. A este tipo de experimentos los denominamos experimentos “virtuales”. En ellos mantendremos todos los parámetros fijos menos uno (por ejemplo, el esfuerzo en extinción) y exploraremos cómo las variaciones en este parámetro afectan las salidas del modelo. Veámoslo.

Realizaremos una serie de simulaciones de este tipo. En cada una de ellas haremos avanzar el modelo durante 300 años para eliminar el efecto de las condiciones iniciales, haremos avanzar el modelo 100 años más, y anotaremos los resultados correspondientes a esta última simulación de 100 años. Este proceso lo repetiremos para distintos valores de cada parámetro, con cinco repeticiones (réplicas) para cada combinación de parámetros (al haber un componente aleatorio, cada simulación es única, aunque los parámetros sean todos iguales). Los resultados los resumiremos en unas figuras en las que en abcisas se encuentra el valor del parámetro elegido y en ordenadas la variable de interés: en nuestro caso la superficie quemada anualmente y la proporción de superficie quemada en grandes incendios (> 1000 ha).

1. Efecto del número de igniciones. Al aumentar el número de igniciones se incrementa ligeramente la superficie total quemada a largo plazo: un incremento de 40 veces (4000%) en el número de igniciones se traduce en un aumento de únicamente el 45% en la superficie quemada anualmente (Figura 1.6A). Por otra parte, cuando hay pocas igniciones una gran parte de la superficie total quemada lo es en grandes incendios, mientras que cuando hay más igniciones pocas o ninguna de ellas da lugar a grandes incendios (Figura 1.6B).

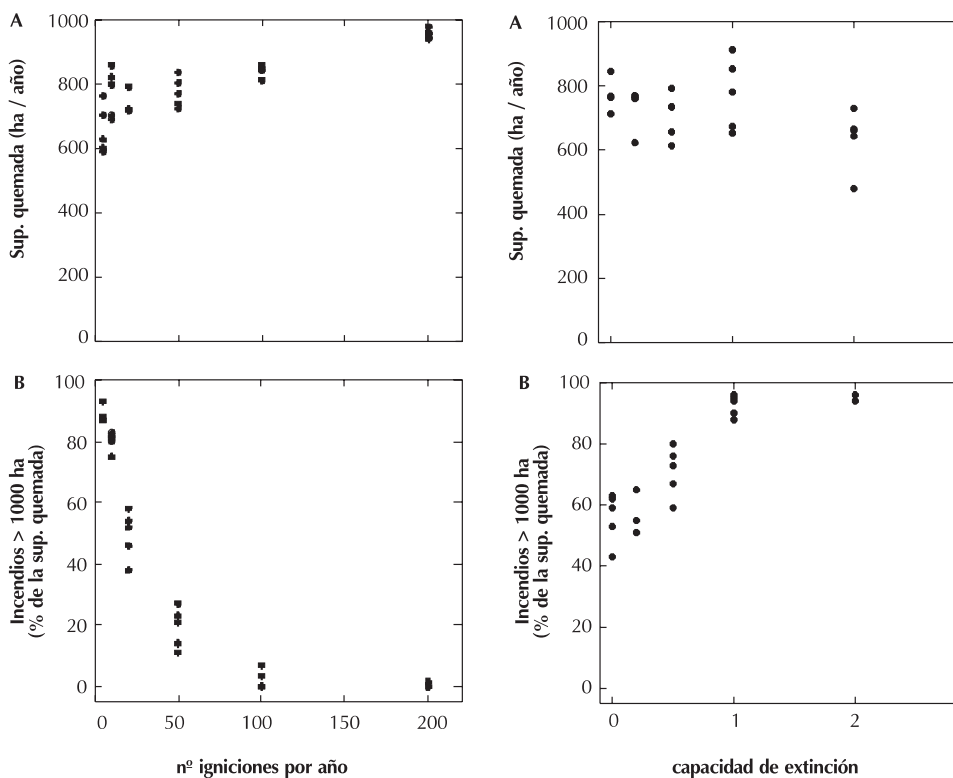


Figura 1.6. Efecto del número de igniciones anuales sobre la superficie quemada anualmente (A) y sobre la proporción de superficie quemada en grandes incendios (B). El resto de parámetros del modelo fueron: variabilidad meteorológica = 0,1; capacidad de extinción = 0; quemas prescritas = 0. Para cada valor del número de igniciones se realizaron 5 simulaciones con el *applet* 1.1.

Figura 1.7. Efecto de la capacidad de extinción sobre la superficie quemada anualmente (A) y sobre la proporción de superficie quemada en grandes incendios (B). El resto de parámetros del modelo fueron: variabilidad meteorológica = 0,1; número de igniciones anuales = 20; quemas prescritas = 0. Para cada valor de capacidad de extinción se realizaron 5 simulaciones con el *applet* 1.1.

2. Efecto de la capacidad de extinción de los bomberos. Al aumentar el esfuerzo en extinción disminuye ligeramente la superficie total quemada a largo plazo (Figura 1.7A). Por otra parte, el aumento del esfuerzo en extinción se traduce en el efecto indeseable de aumentar la proporción de superficie quemada en grandes incendios (Figura 1.7B).

3. Efecto de la reducción del combustible. Al aumentar la cantidad de territorio en que se elimina el combustible mediante quemas prescritas (o desbrozado mecánico), está claro que disminuye la superficie quemada anualmente en incendios (Figura. 1.8A). Sin embargo, en este caso la variable que deberíamos considerar es la superficie total quemada (incendios más quemas prescritas), la cual se mantiene constante para distintas intensidades de aplicación de quemas (Figura 1.8B). Por el contrario, la proporción de territorio quemado en grandes incendios disminuye claramente al aumentar la proporción de territorio tratado con quemas prescritas (Figura 1.8C).

En resumen, el modelo nos dice que la superficie quemada anualmente acabará siendo prácticamente la misma, independientemente del número de igniciones (Figura 1.6A), del esfuerzo en extinción (Figura 1.7A) o de las quemas prescritas (Figura 1.8B). Parece como si no tuviéramos control alguno sobre la superficie que va a quemar a largo plazo. Ésta está controlada por la climatología (dejamos al lector la tarea de comprobarlo con el *applet* 1.1) y por las características de la vegetación del lugar. Sin embargo, sí podemos influir en el tamaño de los incendios: un menor número de igniciones y un mayor esfuerzo en extinción aumentan la proporción de grandes incendios (Figura 1.6B y 1.7B), mientras que la utilización de quemas prescritas (o de otros medios de reducción de combustible) la reduce (Figura 1.8C). Los resultados son fácilmente interpretables suponiendo que es la acumulación de biomasa la que rige la dinámica de los incendios: procesos que tienden a eliminar combustible (más igniciones, fuego prescrito) y a crear heterogeneidad espacial frenan la propagación del fuego y hacen que los incendios sean de menor tamaño. Por el contrario, procesos que permiten la acumulación de combustible (menos igniciones, extinción de los incendios) facilitan la aparición de incendios de grandes dimensiones.

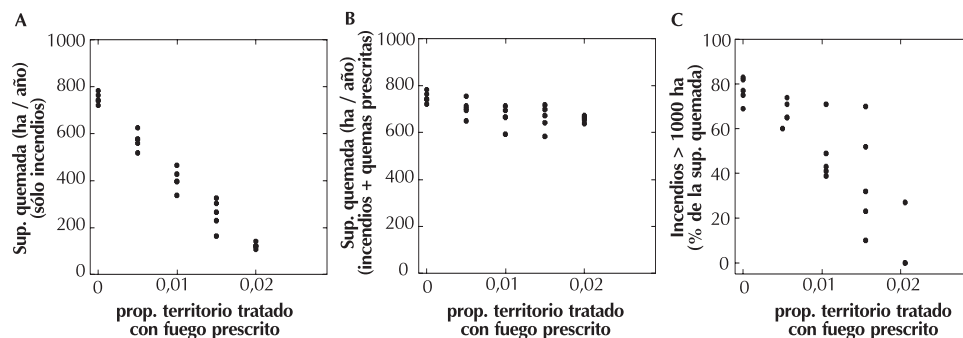


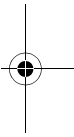
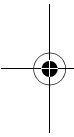
Figura 1.8. Efecto de la reducción del combustible mediante fuegos prescritos sobre la superficie quemada anualmente en incendios (A), sobre la suma de la superficie quemada en incendios más la superficie quemada en fuegos prescritos (B) y sobre la proporción de superficie quemada en grandes incendios (C). El resto de parámetros del modelo fueron: variabilidad meteorológica = 0,1; número de igniciones anuales = 20; capacidad de extinción = 0,5. Para cada valor de quemas prescritas se realizaron 5 simulaciones con el *applet* 1.1.

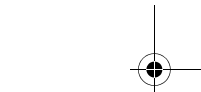
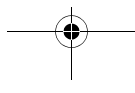
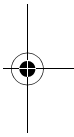
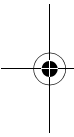


Ahora bien, ¿son fiables los resultados anteriores? Es evidente que el modelo que hemos utilizado contiene importantes simplificaciones de la realidad pero, como hemos visto, esto ocurre con todos los modelos. La cuestión es si las simplificaciones que hemos introducido son o no excesivas. El único modo de valorar esto es comparar los resultados del modelo con observaciones. La variable relevante cuando se estudian los efectos del fuego a largo plazo es el régimen de incendios; es decir, el número de incendios y la superficie quemada anualmente y la distribución de incendios y de superficie quemada en fuegos de distinto tamaño. Piñol *et al.* (2005) analizaron un modelo muy parecido al del *applet* 1.1, el cual fue capaz de simular perfectamente el régimen de incendios en una gran variedad de regiones mediterráneas (dos provincias catalanas, una del centro de Portugal, dos del sur de Francia y dos de California, EE.UU.), lo cual aporta una elevada dosis de validez a las conclusiones anteriores.

1.4. SÍNTESIS

Los modelos son representaciones simplificadas de la realidad. Su formulación y posterior validación mediante experimentos u observaciones empíricas constituye la base del método científico. De entre todos los tipos de modelos, los cuantitativos ofrecen la mayor precisión y capacidad predictiva y, en consecuencia, son los más utilizados por la ciencia en general y por la ecología en particular. De hecho, los modelos cuantitativos se han mostrado tan útiles que actualmente los encontramos, aún sin saberlo, en la mayor parte de facetas de nuestra vida (el conjunto de la ingeniería se basa también en ellos). El objetivo principal del presente capítulo es convencer al lector de lo mucho que el uso de modelos puede aportar al estudio de la ecología (y, por tanto, de la utilidad de seguir leyendo el libro). Las siguientes consideraciones son pertinentes: (1) En contra de la creencia popular, los modelos matemáticos no son, por lo general, difíciles. Al contrario, la mayoría son muy sencillos e, incluso cuando no lo son, representan la manera más sencilla de describir los fenómenos que observamos en el mundo real. (2) Los modelos son siempre simplificaciones y, por tanto, nunca describen con todo detalle el mundo real (si lo hicieran no serían modelos, serían la propia realidad). (3) Como consecuencia de lo anterior, cuando utilizamos un modelo o evaluamos su adecuación hemos de tener muy presentes las suposiciones en las que se basa. (4) Como ningún modelo es estrictamente correcto, su adecuación dependerá del uso que queramos darle y, en general, estará en función de la precisión y la exactitud de las predicciones. (5) Mediante modelos cuantitativos sencillos basados en el sentido común o en conocimientos muy básicos podemos obtener respuestas satisfactorias a preguntas aparentemente inabordable. (6) Pese a sus limitaciones los modelos son la mejor herramienta de que disponemos para describir muchos fenómenos naturales y, en algunos casos, son la única herramienta de predicción disponible (p. ej., efectos del cambio climático, régimen de incendios).







2. LOS ORGANISMOS Y EL MEDIO

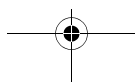
La ecología se puede definir como la ciencia que estudia las **relaciones** de los organismos con su medio biótico y abiótico (Haeckel 1869), o como el estudio de las interacciones que determinan la **distribución** y la **abundancia** de los organismos (Krebs 2001). Obviamente este estudio se puede enfocar a distintos niveles, desde los organismos individuales a las agrupaciones de individuos de la misma o distintas especies (poblaciones y comunidades, respectivamente). El organismo individual es, en cualquier caso, el nivel de organización más bajo que estudia la ecología, y es también el más palpable, el que menos corresponde a una clasificación arbitraria. Aunque tradicionalmente la ecología se ha centrado en las unidades de organización mayores (poblaciones, comunidades) es esencial entender las relaciones que se establecen entre los organismos individuales y el medio (abiótico, en este caso) para poder comprender cómo estos organismos se organizan en unidades mayores y cómo estas unidades interactúan con el ambiente.

Todos los organismos vivos se hallan bajo la influencia de una serie de **factores ambientales** (condiciones) y necesitan intercambiar **materia** y **energía** con el ambiente para seguir viviendo. En este capítulo veremos como las **condiciones ambientales**, la disponibilidad y uso de los **recursos**, y otros factores relacionados con las transferencias de materia y energía con el ambiente son esenciales para comprender el funcionamiento de los organismos vivos y determinan, en buena medida, cuestiones ecológicamente tan relevantes como el tipo de organismos que podemos encontrar en distintos lugares. Aunque aquí nos centraremos en la influencia del ambiente sobre los organismos, conviene no perder de vista que la influencia es recíproca. Como veremos en el capítulo 15, algunas características de la Tierra que ahora consideramos “condiciones ambientales” no son más que el producto histórico de la acción de los organismos vivos que la han poblado a lo largo de la historia. El estudio de los organismos desde un punto de vista ecológico se solapa con el ámbito de otras ciencias, como la fisiología o la evolución, y es por ello que buena parte de la materia que trataremos en este capítulo corresponde a ciencias “híbridas”, como la ecología fisiológica o la ecología evolutiva.

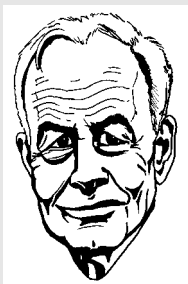
2.1. FUNCIONAMIENTO BÁSICO DE ANIMALES Y PLANTAS

Los organismos vivos son sistemas abiertos que intercambian materia y energía con el medio que los rodea. En relación al modo como obtienen la materia orgánica necesaria para el crecimiento y la supervivencia se pueden distinguir dos grandes tipos de organismos: los autótrofos, que son capaces de sintetizar materia orgánica a partir de recursos inorgánicos, y los heterótrofos, que incorporan la materia orgánica directamente, ya sea consumiendo organismos autótrofos (herbívoros) u otros heterótrofos (carnívoros). Las plantas son el ejemplo clásico de organismos autótrofos, mientras que los animales son heterótrofos.

La fotosíntesis es el conjunto de reacciones bioquímicas mediante las cuales las plantas obtienen materia orgánica a partir de dióxido de carbono, agua y radiación solar. Las plantas absorben agua por las raíces, mientras que la entrada de CO_2 tiene lugar básicamente a través de los estomas situados en las hojas. Como la atmósfera es un medio fuertemente desecante, y ningún organismo ha desarrollado una estructura permeable al CO_2 pero impermeable al paso del agua, el flujo de entrada de CO_2 viene necesariamente acompañado de una salida de H_2O . De hecho, como la molécula de agua es mucho más pe-



George Evelyn Hutchinson



G.E. Hutchinson (1903-1991) fue sin duda uno de los ecólogos más influyentes del siglo XX. Aunque nació en Cambridge, Inglaterra, desarrolló prácticamente toda su carrera científica en Estados Unidos. En 1928 fue aceptado como investigador postdoctoral en la Universidad de Yale, a la cual permaneció vinculado hasta su jubilación en 1971. Hutchinson estudió fisiología en la universidad, pero su foco de interés se fue moviendo rápidamente hacia la ecología y, en particular, la limnología, campo que revolucionó completamente. En la década de 1930 Hutchinson comenzó estudiando limnología física y química para luego aumentar el contenido biológico de sus investigaciones incorporando aspectos de biogeoquímica, biogeografía y biología evolutiva. Los estudios de Hutchinson combinan una aproximación siempre innovadora y una extraordinaria capacidad para percibir y apreciar la importancia de los detalles. Sin embargo, fue su capacidad de síntesis y de utilizar los resultados para construir un marco teórico coherente lo que le convirtió en el referente de la ecología mundial en

las décadas de 1950 y 1960. En esa época Hutchinson escribió dos de los artículos más famosos de la historia de la ecología: "Homage to Santa Rosalia; or, why are there so many kinds of animals" (1959) y "Concluding remarks (of the Cold Spring symposia on quantitative biology)" (1957). En este último Hutchinson presentó el concepto de nicho ecológico tal y como lo entendemos actualmente. Éstos y otros trabajos han inspirado (y lo continúan haciendo) a generaciones de ecólogos en todo el mundo. Hutchinson dedicó una parte importante de su vida a la elaboración de un monumental tratado de limnología en cuatro volúmenes, que se publicó entre 1957 y 1993.

queña que la de CO_2 , por cada molécula de CO_2 que entra por los estomas salen entre 100 y 500 moléculas de agua, lo cual determina los elevados requerimientos hídricos de las plantas. Es precisamente este flujo de salida de agua a través de los estomas (transpiración) la que causa el transporte de agua desde las raíces hasta las hojas. Este flujo continuo de agua es esencial no sólo por su relación con la asimilación de CO_2 sino también porque permite la hidratación y la nutrición de las partes aéreas. En efecto, las plantas necesitan también **nutrientes** que obtienen fundamentalmente del suelo. Muchos de los nutrientes son comunes a todas las plantas (elementos esenciales), aunque las proporciones requeridas pueden variar sustancialmente. Algunos nutrientes son requeridos en cantidades relativamente elevadas (macronutrientes): N, P, S, K, Ca, Mg, Fe; mientras que otros son igualmente necesarios pero en concentraciones mucho más bajas (micronutrientes).

Los animales requieren también nutrientes, que en buena parte son los mismos que necesitan las plantas (deberíamos incluir también Na y Cl como macronutrientes), pero los obtienen fundamentalmente en forma orgánica a partir de los alimentos. Prácticamente todos los organismos respiran; es decir, utilizan oxígeno para oxidar la materia orgánica y obtener energía en una reacción inversa a la fotosíntesis. En las plantas los flujos de gases asociados con la fotosíntesis dominan el intercambio de gases con el exterior. Como parte del CO_2 fijado por las plantas es respirado de nuevo y devuelto a la atmósfera, distinguimos entre fotosíntesis bruta (entrada total de CO_2) y fotosíntesis neta, una vez descontadas las pérdidas respiratorias de CO_2 . En los animales, el intercambio se limita fundamentalmente a la incorporación de O_2 y a la salida hacia la atmósfera de vapor de agua y del CO_2 producido como consecuencia de la respiración.

Problema 2.1. La tasa de fotosíntesis bruta (A_{bruta}) de una planta aumenta linealmente (dentro de un determinado rango) con la radiación fotosintéticamente activa (PAR) incidente, de modo que A_{bruta} (en $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \text{ hoja} \cdot \text{s}^{-1}$) = $0,005 \cdot \text{PAR}$ (en $\mu\text{mol fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). El PAR promedio durante las 12 horas de luz diarias es de $800 \mu\text{mol fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. La tasa de respiración promedio es de $1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \text{ hoja} \cdot \text{s}^{-1}$. ¿Cuál será la asimilación neta de carbono en un día de una planta de estas características y 5 m^2 de área foliar?

Solución. La asimilación neta corresponderá a la fotosíntesis bruta menos la respiración. Si el PAR promedio vale $800 \mu\text{mol fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, la fotosíntesis bruta en un día será

$$A_{\text{bruta}} = (0,005 \cdot 800) \frac{\mu\text{mol CO}_2}{\text{m}^2 \text{ hoja} \cdot \text{s}} \cdot \frac{3600 \text{ s}}{1 \text{ hora}} \cdot \frac{12 \text{ horas}}{1 \text{ día}} = 172.800 \frac{\mu\text{mol CO}_2}{\text{m}^2 \text{ hoja} \cdot \text{día}}$$

Dado que las plantas respiran día y noche, la respiración diaria total (R), valdrá

$$R = 1 \frac{\mu\text{mol CO}_2}{\text{m}^2 \text{ hoja} \cdot \text{s}} \cdot \frac{3600 \text{ s}}{1 \text{ hora}} \cdot \frac{24 \text{ horas}}{1 \text{ día}} = 86.400 \frac{\mu\text{mol CO}_2}{\text{m}^2 \text{ hoja} \cdot \text{día}}$$

La asimilación neta de CO_2 será, por tanto

$$A_{\text{neta}} = A_{\text{bruta}} - R = 172.800 - 86.400 = 86.400 \frac{\mu\text{mol CO}_2}{\text{m}^2 \text{ hoja} \cdot \text{día}}$$

Es decir, la mitad del carbono incorporado por las hojas de esta planta hipotética es respirado por las propias hojas. Puesto que la planta tiene 5 m^2 de hojas, su asimilación neta de carbono será

$$86.400 \frac{\mu\text{mol CO}_2}{\text{m}^2 \text{ hoja} \cdot \text{día}} \cdot 5 \text{ m}^2 \text{ hoja} \cdot \frac{1 \text{ mol CO}_2}{10^6 \mu\text{mol CO}_2} = 0,43 \frac{\text{mol CO}_2}{\text{día}}$$

2.2. LAS CONDICIONES AMBIENTALES: EL EJEMPLO DE LA TEMPERATURA

Llamamos condiciones ambientales a los factores abióticos a los que responden los organismos y que varían en el espacio y en el tiempo. Aunque la definición anterior implica que los organismos se ven influidos por las condiciones, en realidad una de las propiedades más notables de los organismos vivos es su capacidad para mantener sus propiedades y su funcionamiento aproximadamente constante pese a estar sometidos a una gran variabilidad en las condiciones ambientales. Esta capacidad de ajuste, conocida con el nombre de **homeostasis**, permite a las especies tolerar un cierto rango de valores para cada condición ambiental. Sin embargo, dentro de este rango tolerable la **eficacia biológica** (o *fitness*) no es constante, sino que tiende a ser máxima alrededor de unas condiciones óptimas y a disminuir a medida que nos alejamos de ellas (Figura 2.1). Entendemos la eficacia biológica como una medida de la capacidad de los individuos de dejar descendientes, la cual depende tanto de su fertilidad como de su supervivencia. La temperatura, la salinidad, el pH o la humedad relativa son algunos ejemplos de condiciones ambientales que afectan a la *fitness* de los individuos. Obviamente, los organismos son sensibles a una multitud de condiciones y, al mismo tiempo, cada especie se caracteriza por su particular sensibilidad a una o varias condiciones ambientales determinadas. Desde un punto de vista global la temperatura es sin duda la más importante de las condiciones ambientales. En lo que resta de esta sección nos centraremos en el estudio de sus efectos sobre los organismos.

La temperatura es un factor crítico en la vida de casi todos los organismos, y lo es por distintos motivos. En primer lugar, el rango de temperaturas compatibles con la vida es relativamente estrecho: normalmente entre pocos grados bajo cero y unos 50°C . A temperaturas inferiores a 0°C el agua se congela y diversos procesos (interrupción del transporte en fase líquida, cambios osmóticos y de pH) causan daños irreversibles en las células. Las temperaturas elevadas provocan la desnaturalización de las proteínas. Dentro del rango no letal la temperatura activa muchos procesos biológicos y modifica las tasas a las que se producen las reacciones metabólicas. En general los procesos se aceleran a medida que aumenta la temperatura, lo cual ha llevado a la definición de parámetros como la Q_{10} , que corresponde al cociente entre la velocidad de un proceso a una cierta temperatura y la velocidad a una temperatura 10°C más baja. Una Q_{10} constante implica que a un determinado incremento de temperatura le corresponde siempre la misma razón de velocidades; es decir, que la relación entre velocidad y temperatura es exponencial, del tipo

$$V_T = V_0 \cdot e^{\mu \cdot T} \quad 2.1$$

donde V_T es la velocidad del proceso a la temperatura T (en $^{\circ}\text{C}$), V_0 es la velocidad a 0°C , y μ es una constante. Q_{10} y μ son parámetros característicos de cada proceso y miden exactamente lo mismo, como veremos en el siguiente problema.

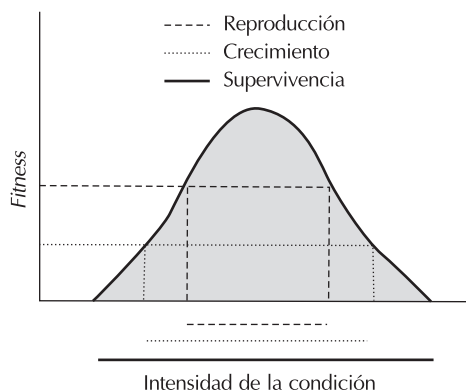


Figura 2.1. Relación entre la eficacia biológica o *fitness* y la intensidad de una condición ambiental genérica.

Problema 2.2. La respiración mitocondrial de un determinado organismo tiene una Q_{10} aproximadamente constante igual a 2. Si la tasa de respiración es de $50 \text{ nmol CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ a 20°C , ¿cuál será la tasa a 25°C ?

Solución. Una manera de resolver este problema es calcular la μ correspondiente a la Q_{10} anterior y aplicar la ecuación 2.1 para encontrar la tasa de respiración a la temperatura deseada. La relación entre Q_{10} y μ es la siguiente:

$$Q_{10} = \frac{V_{T+10}}{V_T} = \frac{V_0 \cdot e^{\mu \cdot (T+10)}}{V_0 \cdot e^{\mu \cdot T}} = e^{\mu \cdot 10} \Rightarrow \mu = \frac{\ln Q_{10}}{10}$$

En nuestro caso, μ vale: $\ln(2)/10 = 0,0693^{\circ}\text{C}^{-1}$. A 20°C tenemos

$$V_{20} = 50 = V_0 \cdot e^{0,0693 \cdot 20} \Rightarrow V_0 = \frac{50}{e^{0,0693 \cdot 20}} = 12,5 \frac{\text{nmol}}{\text{g} \cdot \text{s}}$$

Por lo que la tasa de respiración a 25°C será:

$$V_{25} = 12,5 \cdot e^{0,0693 \cdot 25} = 70,7 \frac{\text{nmol}}{\text{g} \cdot \text{s}}$$

Dado que la temperatura presenta oscilaciones notables en casi todos los ambientes terrestres, y a distintas frecuencias (diurna, diaria, estacional...), la capacidad de regulación térmica es un aspecto crítico en la vida de los organismos. Según el modo como los organismos regulan su temperatura éstos se pueden dividir en endotermos, si regulan la temperatura corporal mediante la producción de calor dentro del propio organismo, y ectotermos, si dependen fundamentalmente de fuentes externas de calor. Los primeros acostumbran a lograr una regulación más efectiva, lo cual les permite mantener la temperatura corporal aproximadamente constante y relativamente alta. Aunque hay excepciones, se puede generalizar diciendo que todos los organismos excepto aves y mamíferos son ectotermos. En general, la temperatura de un cuerpo viene determinada por su balance energético con el exterior. En los endotermos el intercambio de calor con el exterior es también importante porque determina el gasto energético necesari-

rio para mantener la temperatura corporal aproximadamente constante. El intercambio de calor entre los organismos y el medio se produce por **radiación** (Φ), **conducción** (G), **convección** (H), **calor latente** (L) y producción de **energía metabólica** (M)

$$\Phi_n + G_n + H_n + L_n + M = c \cdot \frac{dT}{dt} \quad 2.2$$

donde c es la capacidad calorífica, dT/dt es la variación de la temperatura con el tiempo y el subíndice n indica que nos referimos a los flujos netos. En condiciones de **estado estacionario** (temperatura constante) la temperatura corporal no varía y por tanto $dT/dt = 0$. A continuación estudiaremos estos flujos uno a uno.

1. Radiación. Todos los cuerpos que se encuentran a una temperatura superior al cero absoluto ($\sim -273^\circ\text{C}$) emiten energía por radiación, según

$$\Phi = \varepsilon \cdot A \cdot \sigma \cdot T^4 \quad 2.3$$

donde ε es la emisividad (fracción que varía entre 0 y 1), A es la superficie del cuerpo (m^2), σ es la constante de Stefan-Boltzmann ($= 5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{K}^{-4}$) y T la temperatura del cuerpo (K). No sólo la cantidad de energía sino también la "calidad" (longitud de onda) dependen de la temperatura del objeto radiante. Los cuerpos a temperaturas ordinarias emiten radiación de onda larga, mientras que sólo objetos muy calientes, como el sol, emiten radiación de onda corta. Típicamente, pues, los organismos absorben radiación de onda corta proveniente del sol (en forma directa, reflejada y difusa) y radiación de onda larga proveniente de los objetos que los rodean; y emiten radiación de onda larga en función de su propia temperatura. La eficiencia con que los cuerpos absorben la radiación (su absorptividad) depende de la longitud de onda. Si sólo consideramos radiaciones de onda larga (p. ej., en el interior de una habitación) podemos calcular la radiancia neta como

$$\Phi_n = \varepsilon \cdot A \cdot \sigma \cdot (T^4 - T_o^4) \quad 2.4$$

donde T_o es la temperatura de los alrededores del cuerpo considerado. En general, para un organismo que se encuentra en un espacio abierto tendremos que añadir un término correspondiente a la radiación solar de onda corta (S), con lo que la ecuación anterior queda

$$\Phi_n = A \cdot [\varepsilon \cdot \sigma \cdot (T^4 - T_o^4) - (a_S \cdot S)] \quad 2.5$$

donde a_S es la absorptividad de onda corta.

Problema 2.3. Calcular la pérdida neta de energía radiante de una persona desnuda en una habitación a 20°C . Considerar que la emisividad (ε) vale 1,0, la temperatura de la piel es de 33°C y la superficie total del cuerpo es de $1,5 \text{ m}^2$ (Tipler 1994).

Solución. Como acabamos de ver, el flujo neto de energía entre un cuerpo y el medio es función de la diferencia de la cuarta potencia de las temperaturas; en nuestro caso

$$\Phi_n = \varepsilon \cdot A \cdot \sigma \cdot (T^4 - T_o^4) = 1 \cdot 1,5 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8} \cdot (306^4 - 293^4) = 118,87 \approx 120 \text{ W}$$

Dejamos dos preguntas para el lector: (a) ¿por qué hemos considerado que la temperatura de la piel es de 33°C y no de 37°C ? (b) 120 W es la potencia de una bombilla luminosa; sin embargo, una persona desnuda en una habitación no brilla especialmente, ¿por qué?

2. Conducción y convección. La diferencia entre ambos procesos es que en el caso de la convección la transferencia de calor se produce mediante un transporte directo de masa, mientras que en la conducción la energía térmica se transmite como consecuencia de la interacción entre átomos o moléculas, pero sin que exista un transporte neto de las mismas. Típicamente el transporte de calor en un sólido o entre dos sólidos en contacto se produce fundamentalmente por conducción, mientras que cuando un objeto se encuentra rodeado de aire en movimiento la transferencia de calor es mayoritariamente por convección. Para la mayor parte de organismos vivos la convección es más importante que la conducción como mecanismo de intercambio de calor con el ambiente. Afortunadamente, convección y conducción se rigen por leyes similares y es posible formular una única ecuación que incluya a ambos procesos

$$G_n + H_n = I_n = k_c \cdot A \cdot \frac{\Delta T}{\Delta x} = k_c \cdot A \cdot \frac{(T - T_o)}{\Delta x} \quad 2.6$$

donde k_c es la conductividad térmica por conducción y convección (en $\text{W} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$) y Δx es la distancia a lo largo de la cual se produce el transporte (en metros). Es importante señalar que la conductividad térmica por conducción depende únicamente de las propiedades del material (el organismo, en este caso), mientras que la conductividad por convección depende, además, de la velocidad relativa entre el fluido y el cuerpo.

3. Calor latente. Todo cambio de fase (de sólido a líquido, de líquido a gas, etc.) lleva asociado un intercambio de energía. En los organismos vivos la transferencia de calor latente más importante corresponde a la evaporación de agua en su superficie (transpiración en las hojas de las plantas, sudor en los animales), la cual implica una pérdida de calor desde el organismo hacia el ambiente. Cuantitativamente, el flujo de calor es proporcional al calor latente de vaporización (λ , en $\text{J} \cdot \text{kg}^{-1}$) y a la tasa de evaporación (E , en $\text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$)

$$L_n = \lambda \cdot E = \lambda \cdot g \cdot A \cdot (e - e_o) \quad 2.7$$

donde g es la conductancia al vapor de agua de la superficie del organismo y e y e_o son las concentraciones de vapor de agua (o las presiones de vapor) en la superficie del organismo y en el aire circundante, respectivamente.

4. Energía metabólica. Una de las funciones primordiales del metabolismo es la producción de energía para realizar trabajo. Sin embargo, parte de esta energía se convierte necesariamente en calor y es transferida al ambiente. Este calor metabólico es un componente importante del balance energético de los organismos, particularmente en el caso de los endotermos. En general, la producción de energía metabólica (M) es función de la masa del organismo (m)

$$M = C \cdot m^{3/4} \quad 2.8$$

donde C es una constante que depende del tipo de organismo (evidentemente mucho mayor para endotermos). La ecuación anterior indica que la relación entre la tasa metabólica y la masa obedece a una ley potencial con exponente $3/4$, y es una de las leyes más famosas en biología, el origen de la cual es todavía objeto de intenso debate. Si queremos expresar la tasa metabólica por unidad de superficie para compararla con los flujos anteriores, una relación útil, aunque aproximada, es $A = 0,1 \cdot m^{2/3}$.

Problema 2.4. Comparar el gasto metabólico total y el gasto metabólico por unidad de masa de dos animales de tamaños uno el doble que el otro.

Solución. Denominemos M_g y M_p al gasto metabólico de las especies grande y pequeña, respectivamente. La masa de la especie grande es $m_g = 2 \cdot m_p$. Entonces, la proporción entre sus gastos metabólicos es

$$\frac{M_g}{M_p} = \frac{C \cdot (2 \cdot m_p)^{3/4}}{C \cdot (m_p)^{3/4}} = 2^{3/4} = 1,68$$

Por tanto, la especie cuyo peso es el doble solamente produce 1,68 veces más energía que la especie menor. Comparemos ahora las proporciones entre los gastos metabólicos por unidad de masa de las dos especies:

$$\frac{\frac{M_g}{2 \cdot m_p}}{\frac{M_p}{m_p}} = \frac{C \cdot (2 \cdot m_p)^{3/4}}{2 \cdot C \cdot (m_p)^{3/4}} = \frac{2^{3/4}}{2} = 2^{-1/4} = 0,84$$

Por tanto, la especie mayor tiene un gasto energético por unidad de masa sensiblemente inferior al del animal más pequeño.

Si combinamos todas las ecuaciones anteriores obtenemos la siguiente expresión para el balance energético de un organismo de masa m y área A

$$A \cdot \left[\varepsilon \cdot \sigma \cdot (T^4 - T_o^4) - (a_S \cdot S) + k_c \cdot \frac{(T - T_o)}{\Delta x} + \lambda \cdot g \cdot (e - e_o) \right] - (C \cdot m^{3/4}) = c \cdot \frac{dT}{dt} \quad 2.9$$

donde se ha utilizado un convenio de signos que implica que los flujos que entran al organismo son negativos y los que salen positivos (aunque los términos de radiación y convección normalmente representan pérdidas de calor, dependiendo de la temperatura del animal y de la del ambiente, éstos pueden invertirse). Si el organismo se encuentra, además, a una temperatura T constante (estado estacionario), tenemos

$$A \cdot \left[\varepsilon \cdot \sigma \cdot (T^4 - T_o^4) - (a_S \cdot S) + k_c \cdot \frac{(T - T_o)}{\Delta x} + \lambda \cdot g \cdot (e - e_o) \right] - (C \cdot m^{3/4}) = 0 \quad 2.10$$

Problema 2.5. Un animal de 2 m^2 de superficie externa se encuentra a 35°C . La temperatura ambiental es de 15°C . ¿Cuál es la energía metabólica necesaria para mantener esta temperatura corporal? Considerar $\varepsilon = 1,0$, $a_S = 0,5$, $S = 0,15 \text{ kW}\cdot\text{m}^{-2}$, $k_c = 0,01 \text{ W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$, $\Delta x = 1 \text{ cm}$, $\lambda = 2,4 \text{ MJ}\cdot\text{kg}^{-1}$ y $E = 5 \text{ mg}\cdot\text{s}^{-1}$.

Solución. Mantener la temperatura constante implica encontrarse en estado estacionario. Si aplicamos la ecuación 2.10 al caso descrito en el enunciado (transformando las unidades cuando corresponde), obtenemos

$$A \cdot \varepsilon \cdot \sigma \cdot (T^4 - T_o^4) - (a_S \cdot A \cdot S) + k_c \cdot A \cdot \frac{(T - T_o)}{\Delta x} + \lambda \cdot E - M = 0$$

$$2 \cdot 1 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8} \cdot (308^4 - 288^4) - (0,5 \cdot 2 \cdot 150) + 0,01 \cdot 2 \cdot \frac{(35 - 15)}{0,01} + 2,4 \cdot 10^6 \cdot 5 \cdot 10^{-6} - M = 0$$

$$M = 142,3 \text{ W}$$

2.3. TRANSFERENCIAS DE MATERIA: EL AGUA COMO RECURSO

Los organismos no sólo intercambian energía con el medio sino que también intercambian diversos tipos de materiales, incluyendo agua y nutrientes en diversas formas (alimentos sólidos, oxígeno, dióxido de

carbono, nutrientes disueltos...). Es interesante constatar que las leyes que describen el transporte de estos materiales son por lo general muy parecidas a las que hemos visto para las transferencias de calor, del tipo

$$\frac{df}{dt} = k \cdot A \cdot \frac{dp}{dx} \quad 2.11$$

en forma diferencial o, en forma incremental

$$F = k \cdot A \cdot \frac{\Delta p}{\Delta x} = K \cdot A \cdot \Delta p \quad 2.12$$

En estas ecuaciones f es la magnitud transportada, F el flujo (es decir, el transporte por unidad de tiempo), p la propiedad la variación de la cual causa el flujo, A el área transversal en la dirección del flujo (por ejemplo, la superficie externa del organismo), x la longitud a lo largo de la que se produce el transporte, k la conductividad del medio en relación a la sustancia transportada, y K la conductancia; es decir, la conductividad dividida por la longitud ($= k/\Delta x$). El inverso de la conductancia recibe el nombre de resistencia.

Una de las transferencias de materia más importantes cuantitativamente en la biosfera es la evaporación de agua en las hojas de las plantas (**transpiración**) y la correspondiente absorción por las raíces, que resulta en un transporte neto de agua entre el suelo y la atmósfera. A continuación estudiaremos este flujo con un poco más de detalle. Como hemos visto anteriormente, el flujo de entrada de CO_2 a través de los estomas de las hojas, necesario para la fotosíntesis, lleva asociado un flujo de salida de agua. Aunque las reacciones de la fotosíntesis utilizan agua, la transpiración representa típicamente más del 95% de los requerimientos de agua de las plantas. Estos requerimientos pueden ser fenomenales: un árbol grande aislado, por ejemplo, puede transpirar (y absorber del suelo) más de 400 kilogramos de agua en un solo día.

El mecanismo de transporte de agua entre las raíces y las hojas de las plantas es eminentemente pasivo. La radiación solar provoca la evaporación del agua en las cámaras subestomáticas y su salida hacia la atmósfera, la cual está casi siempre subsaturada en vapor de agua. Esta evaporación causa una succión que se propaga por toda la planta gracias a la tensión superficial y a la elevada cohesión entre las moléculas de agua (debida en buena parte a los puentes de hidrógeno entre ellas). El flujo de salida de vapor de agua en las hojas se puede modelar como

$$E = g \cdot A_f \cdot \Delta e = g \cdot A_f \cdot (e - e_o) \approx g \cdot A_f \cdot \text{VPD} \quad 2.13$$

de manera similar a como hemos visto al estudiar la transferencia de calor latente en el apartado anterior. En la ecuación anterior g es la conductancia foliar (la de los estomas más la de la capa límite) en las unidades correspondientes, A_f es el área foliar, e y e_o son las concentraciones de vapor de agua (o las presiones de vapor) en las cavidades subestomáticas y en el aire circundante, respectivamente, y VPD es el déficit de presión de vapor de agua en la atmósfera. El VPD es equivalente a Δe si asumimos que las cavidades subestomáticas se encuentran saturadas de vapor de agua y que la temperatura de las hojas y del aire circundante son iguales.

Por otra parte, el transporte de agua desde las raíces a las hojas a través del sistema conductor de las plantas (**xilema**) es función de una magnitud que vemos aquí por primera vez: el potencial hídrico. El concepto de **potencial hídrico** está conectado con el de potencial químico, el cual nos da una idea de la energía libre (disponible para realizar trabajo) asociada a una especie química. En el caso del agua, el potencial hídrico se define como la diferencia entre el potencial químico del agua en nuestro sistema y el potencial químico del agua en condiciones estándar, dividida por el volumen molar parcial del agua. El agua fluye espontáneamente de mayor a menor potencial hídrico. En la planta el potencial hídrico es casi siempre negativo, lo cual implica que el agua se encuentra bajo tensión, producto de la succión en las hojas.

El flujo de agua a través de una planta es proporcional al gradiente de potencial hídrico entre el suelo y las hojas

$$J = k_x \cdot A_x \cdot \frac{\Delta\Psi}{\Delta b} = k_x \cdot A_x \cdot \frac{(\Psi_f - \Psi_s)}{\Delta b} \quad 2.14$$

donde J es el flujo de agua (en $\text{kg}\cdot\text{s}^{-1}$, o en $\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$), k_x es la conductividad hidráulica de la planta por unidad de sección transversal del xilema (en $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, o en $\text{m}^2\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$), A_x es la superficie transversal del xilema (m^2), b es la altura de la planta (en metros) y Ψ_f y Ψ_s son, respectivamente, el potencial hídrico en las hojas y en el suelo (en MPa). En condiciones de equilibrio el agua que sale por las hojas es compensada exactamente por el transporte a través del xilema, de modo que $E = -J$ y, por tanto

$$g \cdot A_f \cdot \text{VPD} = -k_x \cdot A_x \cdot \frac{(\Psi_f - \Psi_s)}{\Delta b} \quad 2.15$$

donde el convenio de signos es análogo al del apartado 2.2 e indica, simplemente, que el agua “sale” de las hojas por evaporación y “entra” a través del xilema. En estas ecuaciones hemos ignorado el efecto de la gravedad (debido al peso de la columna de agua) ya que su contribución acostumbra a ser despreciable excepto en árboles muy altos.

Problema 2.6. En verano, el déficit de presión de vapor (VPD) puede llegar a valores del orden de 3 kPa en diversas zonas de la península Ibérica. ¿Cuál será el potencial hídrico en las hojas de un árbol de 12 m de altura que se encuentra en estas condiciones y para el que $g = 0,000005 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{kPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, $A_f/A_x = 1000 \text{ m}^2\cdot\text{m}^{-2}$, $k_x = 0,1 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, y $\Psi_s = -2 \text{ MPa}$?

Solución. Si suponemos que el árbol se encuentra en condiciones estacionarias (es decir, no hay ni almacenamiento ni pérdida neta de agua), y utilizamos las unidades correctas, tenemos

$$E = g \cdot A_f \cdot \text{VPD} = -k_x \cdot A_x \cdot \frac{(\Psi_f - \Psi_s)}{\Delta b} \Rightarrow \Psi_f = -\frac{g \cdot A_f \cdot \text{VPD} \cdot \Delta b}{k_x \cdot A_x} + \Psi_s =$$

$$\frac{-0,000005 \cdot 1000 \cdot 3,0 \cdot 12}{0,1} - 2 = -3,8 \text{ MPa}$$

La disponibilidad de agua es, probablemente, el factor más importante que determina la distribución de la vegetación en los ecosistemas continentales. Ahora bien, esta disponibilidad no se ha de considerar de una manera absoluta sino que se ha de poner en relación a la demanda atmosférica, la cual depende de la temperatura. La temperatura es, en efecto, el principal factor que controla la **evapotranspiración potencial**. Dado que la concentración de vapor de agua en la atmósfera en condiciones de saturación (e_s) crece exponencialmente con la temperatura

$$e_s \approx a \cdot e^{b \cdot T} \quad 2.16$$

(donde $a = 0,625 \text{ kPa}$ y $b = 0,0635^\circ\text{C}^{-1}$ son constantes), para una misma humedad relativa en la atmósfera ($h_r = e_o/e_s$), el déficit de presión de vapor (VPD) que perciben las plantas es mucho mayor a temperaturas elevadas. Veámoslo con un ejemplo.

Problema 2.7. Si la temperatura en las hojas del árbol del problema 2.6 era de 30°C , calcular el efecto sobre la transpiración de un aumento de 5°C si las demás condiciones se mantienen constantes.

Solución. Lo primero que hemos de hacer es calcular cuáles eran los valores de e_s y de e_o a 30°C

$$e_s = 0,625 \cdot e^{0,0635 \cdot 30} = 4,2 \text{ kPa}$$

$$e_o = e_s - \text{VPD} = 1,2 \text{ kPa}$$

Por lo tanto, a 35°C tendremos

$$e_s = 0,625 \cdot e^{0,0635 \cdot 35} = 5,8 \text{ kPa}$$

$$\text{VPD} = e_s - e_o = 4,6 \text{ kPa}$$

Si repetimos ahora los cálculos del problema 2.6 con este nuevo VPD obtenemos

$$E = g \cdot A_f \cdot \text{VPD} = -k_x \cdot A_x \cdot \frac{(\Psi_f - \Psi_s)}{\Delta b} \Rightarrow \Psi_f = -\frac{g \cdot A_f \cdot \text{VPD} \cdot \Delta b}{k_x \cdot A_x} + \Psi_s =$$

$$\frac{-0,000005 \cdot 1000 \cdot 4,6 \cdot 12}{0,1} - 2 = -4,8 \text{ MPa}$$

Este valor es ya muy bajo, por lo que es probable que en estas nuevas condiciones la planta haya reducido g (cerrando los estomas) para mantener el potencial hídrico en las hojas dentro de unos límites fisiológicamente razonables (véase problema 2.15).

2.4. FORMA, TAMAÑO Y FUNCIÓN

El tamaño y la forma son, en general, las dos características más conspicuas de los organismos. Aunque, como acabamos de ver, las interacciones de los seres vivos con el ambiente pueden ser bastante complejas, es a menudo sorprendente descubrir hasta qué punto tamaño y forma determinan el funcionamiento de los organismos. Muchas características morfológicas, fisiológicas y ecológicas varían de manera predecible con el tamaño, tal como hemos visto para la tasa metabólica en el apartado 2.2. Este tipo de relaciones se denominan **relaciones alométricas**, y se caracterizan por ser de la forma

$$\xi = C \cdot \Theta^z \quad 2.17$$

donde ξ es la variable considerada, Θ es una medida del tamaño corporal (p. ej., la masa m), y C y z son constantes. Una característica importante de este tipo de relaciones es que si representamos la relación entre el logaritmo de ξ y el de Θ , ésta se convierte en una línea recta de pendiente z . No menos interesante es el hecho que, con frecuencia, cuando usamos la masa como medida del tamaño, el exponente z presenta valores que son múltiplos simples de $1/4$. Un ejemplo de ello es la ya citada relación entre tasa metabólica y masa corporal, pero también lo son las relaciones con la frecuencia de latidos del corazón o el consumo de oxígeno en animales y con la conductividad hidráulica foliar o la altura total en plantas (Peters 1983, Schmidt-Nielsen 1984). ¿De dónde provienen estas relaciones? Responder a esta pregunta no es en absoluto trivial, como lo demuestra el hecho que su explicación es todavía objeto de fuerte controversia en la literatura científica. Sin embargo, está claro que en el origen de las relaciones se encuentran compromisos necesarios entre variables o limitaciones físicas fundamentales que subyacen al funcionamiento de los organismos vivos.

Igual que existen relaciones entre el tamaño y variables fisiológicas existen también relaciones alométricas entre diferentes medidas del tamaño o entre el tamaño de distintos órganos. Así, por ejemplo, la masa total de los árboles guarda una estrecha relación con el diámetro del tronco, lo cual es muy útil ya que permite estimar la cantidad de biomasa total de un bosque (variable extremadamente difícil de medir directamente) a partir de la medida de los diámetros de los árboles que lo componen (véase capítulo 12). De modo similar, el área total de hojas de un árbol guarda una estrecha relación con su diámetro o con la superficie total de raíces, lo cual tiene una clara interpretación funcional, ya que las hojas han de ser abastecidas con agua y nutrientes que son absorbidos por las raíces y transportados por el tronco. Este tipo de relaciones reflejan el modo como se produce la asignación de recursos entre distintas partes del organismo. En sentido estricto, cuando el exponente z es igual a 1 la relación se denomina iso-

métrica, ya que la proporción entre las dos variables se mantiene constante, mientras que ésta es alométrica sólo cuando z es distinto de 1. Un exponente distinto de 1 implica una relación no lineal en la que las proporciones cambian con el tamaño.

Al igual que el tamaño, la forma determina en buena medida el funcionamiento de los organismos. De hecho, dado que las relaciones entre variables son a menudo estrictamente alométricas (z distinto de 1), forma y tamaño interactúan para determinar las características funcionales de los organismos. Un buen ejemplo de ello es la relación entre tamaño, forma y pérdidas de calor por radiación.

Problema 2.8. Comparar las pérdidas de calor por radiación de dos animales de forma redondeada (se puede aproximar a una esfera a efectos de cálculo) con unos volúmenes de 5 cm^3 y de 5 m^3 , respectivamente. Expresar la potencia radiada por unidad de masa del animal (m). Suponer que la emisividad térmica y la densidad de ambos animales es igual.

Solución. En ambos casos tenemos que, a partir de la ecuación 2.3

$$\frac{R}{m} = \frac{\varepsilon \cdot A \cdot \sigma \cdot T^4}{m}$$

Dado que ε , σ y T son iguales para los dos animales, tenemos que la única diferencia entre ambos se deberá al cociente A/m . Como ambos animales poseen la misma densidad, la relación anterior se reduce a A/V . Para una esfera

$$\begin{aligned} A &= 4 \cdot \pi \cdot r^2 \\ V &= \frac{4}{3} \cdot \pi \cdot r^3 = A \cdot \frac{r}{3} \\ \frac{A}{V} &= \frac{3}{r} \end{aligned}$$

Si llamamos 1 al animal de 5 cm^3 y 2 al otro, tenemos

$$\frac{\frac{A_2}{V_2}}{\frac{A_1}{V_1}} = \frac{r_1}{r_2} = \frac{\sqrt[3]{\frac{3 \cdot V_1}{4 \cdot \pi}}}{\sqrt[3]{\frac{3 \cdot V_2}{4 \cdot \pi}}} = \frac{\sqrt[3]{V_1}}{\sqrt[3]{V_2}}$$

Como $V_2 = 10^6 \cdot V_1$ tenemos que, en nuestro caso

$$\frac{\sqrt[3]{V_1}}{\sqrt[3]{10^6 \cdot V_1}} = \frac{1}{100}$$

Es decir, el organismo de mayor tamaño radia más energía que el pequeño (10^4 veces más), pero, como pesa 10^6 veces más, radia 100 veces menos por unidad de masa. El hecho que los organismos de mayor tamaño tiendan a perder menos energía en forma de radiación llevó a Bergmann a sugerir que éste era el motivo por el cual los animales de las zonas polares tienden a ser mayores (regla de Bergmann). Esta explicación es actualmente muy controvertida, tanto para endotermos como para ectotermos.

2.5. ÁREA DE DISTRIBUCIÓN, HÁBITAT Y NICHO

Estamos ahora en disposición de abordar una de las cuestiones básicas en ecología: ¿por qué los individuos de una especie se encuentran presentes en unas áreas y ausentes en otras? El área de distribución de una especie determinada es el conjunto de localidades donde viven individuos de la especie. Este conjunto corresponde siempre a una fracción relativamente pequeña de la Biosfera, lo cual no es sorprendente si

consideramos la multiplicidad de factores (condiciones ambientales, recursos) que pueden influir en la vida de los organismos y la complejidad de las interacciones entre ellos. Para una especie determinada es posible estudiar, factor a factor, cuál es el rango de valores compatible con su supervivencia. Aunque para un factor determinado este rango puede ser relativamente amplio, es evidente que si combinamos los rangos correspondientes a todos los factores que influyen en la vida de la especie el “espacio” habitable resultante será relativamente pequeño. Estas consideraciones llevaron a G.E. Hutchinson a formalizar el concepto de nicho ecológico, introducido a comienzos del siglo XX por J. Grinnel y C. Elton. El nicho ecológico de una especie es el hiper-volumen n -dimensional (cada dimensión corresponde a un factor) dentro del cual la especie puede mantener poblaciones viables (Figura 2.2). Se trata de un concepto central en ecología que pone de manifiesto la íntima relación que existe entre características “ecológicas” básicas, como la distribución y la abundancia de las especies, y las propiedades físico-químicas del medio.

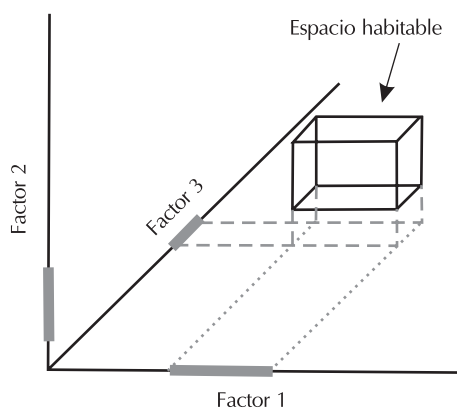


Figura 2.2. Representación del concepto de nicho ecológico como un volumen en un espacio n -dimensional.

Diversas consideraciones son pertinentes. La primera es que las condiciones ambientales no se mantienen constantes en el tiempo, sino que presentan importantes variaciones, ya sean cíclicas (día-noche, mareas), direccionales (depósito de sedimentos, glaciaciones) o con un importante componente estocástico (huracanes, incendios). Estas variaciones hacen que zonas habitables dejen de serlo y viceversa y, en general, determinan en gran medida la relación entre los organismos y el medio. Los organismos disponen de diversos mecanismos para responder a estos cambios, ya sea ajustando su ciclo vital (fenología), variando su comportamiento, o desplazándose. Por razones obvias los ajustes fenológicos son más importantes en organismos que no pueden desplazarse. Ejemplos de este tipo de ajuste son la caída de las hojas de los árboles caducifolios en invierno, o la disminución del área foliar total en verano para reducir el consumo de agua en muchas plantas de zonas áridas (como las jaras, *Cistus* spp.). Muchos animales varían su comportamiento o se desplazan para evitar las condiciones ambientales más adversas. Un ejemplo de lo primero son los animales que hibernan, mientras que el ejemplo clásico de lo segundo son las migraciones de las aves, algunas de las cuales, como el charrán ártico (*Sterna paradisaea*), llegan a desplazarse más de 35.000 km al año entre los cuarteles de cría y los de invernada.

Problema 2.9. Las plantas tienen una capacidad limitada para tolerar potenciales hídricos muy negativos (véase problema 2.15). Cuando este límite se sobrepasa ocurren importantes disfunciones del sistema conductor, lo cual hace que en condiciones de sequía extrema algunas ramas (o plantas enteras) se sequen o las hojas se marchiten. Supongamos que el potencial hídrico foliar mínimo que puede resistir el árbol del problema 2.7 sin padecer daños fisiológicos graves, es de -4 MPa. Calcular la reducción de área foliar necesaria para mantener el potencial hídrico foliar dentro de los límites aceptables.

Solución. En este caso tenemos

$$g \cdot A_f \cdot \text{VPD} = -k_x \cdot A_x \cdot \frac{(\Psi_f - \Psi_s)}{\Delta b}$$

$$\frac{A_f}{A_x} = \frac{k_x \cdot (\Psi_f - \Psi_s)}{g \cdot \text{VPD} \cdot \Delta b} = \frac{0,1 \cdot (-4 + 2)}{0,000005 \cdot 4,6 \cdot 12} = 724,6$$

lo cual implica una reducción del área foliar del 27,5%.

En general, la distribución de una especie corresponde únicamente a una fracción de las localidades en las que las condiciones ambientales y los recursos son compatibles con la supervivencia de ésta (área de distribución potencial o hábitat). ¿Por qué? En primer lugar porque no todos los lugares son accesibles; es decir, existen barreras a la dispersión de las especies que impiden que éstas lleguen a todos los rincones de la Tierra donde las condiciones y los recursos son adecuados. Las barreras son un factor ecológico de extraordinaria importancia, ya que tienen hondas implicaciones evolutivas (la mayor parte de modelos de especiación requieren la presencia de barreras) y determinan, en buena medida, la biogeografía de las especies. La existencia de barreras a la dispersión de las especies, y el papel del hombre como agente supresor de éstas, es también la causa de que la proliferación de especies exóticas se haya convertido en un problema ambiental de primera magnitud. En segundo lugar, algunas especies no ocupan todas las zonas donde potencialmente podrían vivir (y acceder) sino que seleccionan preferentemente áreas concretas por motivos “sociales” (selección del hábitat). Un ejemplo de este tipo de comportamiento es la selección de áreas de cría por aves coloniales. Finalmente, las interacciones con otras especies (depredación, parasitismo, competencia...) pueden determinar la ausencia de una especie en zonas donde podría estar presente según los criterios anteriores, tal como veremos en el capítulo 8.

2.6. SÍNTESIS: “EL TEATRO ECOLÓGICO Y EL DRAMA EVOLUTIVO”

En este capítulo hemos explorado brevemente la relación entre los organismos y el medio que los rodea. Cualquier organismo vivo necesita intercambiar materia y energía con el medio y está bajo la influencia de diversos factores que modifican las condiciones ambientales o la disponibilidad de los recursos. Las leyes que determinan los flujos principales de materia y energía entre los organismos y el medio obedecen normalmente a leyes físicas bien conocidas y son notablemente constantes entre organismos. Pese a la complejidad de los seres vivos, propiedades geométricas básicas, como el tamaño o la forma del cuerpo, determinan su funcionamiento hasta niveles a menudo sorprendentes. Aunque los seres vivos son capaces de mantener sus propiedades y su funcionamiento relativamente constantes pese a estar sometidos a una gran variabilidad ambiental, cada organismo puede vivir sólo dentro de un determinado rango de condiciones, lo cual es la base del concepto de nicho ecológico. Incluso dentro de este rango tolerable la eficacia biológica (o *fitness*) no es constante, sino que tiende a ser máxima alrededor de unas condiciones óptimas y a disminuir a medida que nos alejamos de ellas. Como consecuencia, cada especie presenta un área de distribución potencial bien definida. Sin embargo, el área de distribución potencial no acostumbra a estar completamente ocupada, ya sea por falta de accesibilidad, por motivos de comportamiento, o a causa de las interacciones con otras especies. En un marco evolutivo, el hecho de que la eficacia biológica de los organismos dependa de sus características en relación al medio donde viven es uno de los motores de la selección natural: dado que (1) los organismos de una población no son idénticos entre ellos, (2) parte de esta variación es hereditaria, y (3) no todos los individuos sobreviven ni producen el número máximo de descendientes ya que los recursos son limitados, los individuos más aptos en un ambiente determinado dejarán en promedio un mayor número de descendientes y sus características tenderán a estar mejor representadas en la siguiente generación. De ahí el título que hemos dado a esta sección: “el teatro ecológico” (el lugar como condicionante) y “el drama evolutivo” (el proceso que tiene lugar a lo largo del tiempo), traducción del título de un famoso libro de G.E. Hutchinson: *The ecological theatre and the evolutionary play*.

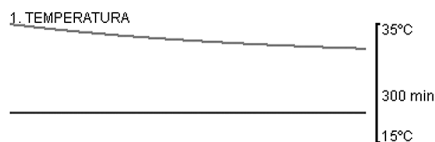
2.7. APPLETS DE LOS MODELOS

Applet 2.1. Balance de energía de un animal

Este *applet* simula el balance de energía de animales de forma ideal, esférica o cilíndrica. Se consideran los flujos de energía que hemos visto en el apartado 2.2; es decir: (1) radiación, (2) absorción de radiación de onda corta, (3) convección-conducción, (4) calor latente, y (5) producción de energía metabólica. El paso de tiempo del modelo es de 1 segundo. A cada paso se calculan todos los flujos de energía anteriores, se efectúa su balance y se incrementa o reduce la temperatura del animal de acuerdo con éste. Puesto que la temperatura del animal es variable no se trata de un modelo de equilibrio. El *applet* proporciona valores numéricos de los flujos considerados y también gráficos de las variaciones temporales de la temperatura del animal y de los flujos de energía (Figura 2.3).

CARACTERÍSTICAS DEL ANIMAL

Volumen	0.1257	m ³
Área superficial	1.508	m ²
Relación S/V	12	1/m
Masa	125.664	kg
Temp. exterior	20.00	°C
Temp. animal	30.85	°C
Energía	131,030,622	J



FLUJOS	Instant.	Periodo	Total
Radiación	88.89 J	326.78 kJ	1.86 MJ
Rad. solar	-100.00 J	-360.00 kJ	-1.80 MJ
Convección	163.57 J	600.61 kJ	3.38 MJ
Calor latente	82.73 J	303.74 kJ	1.73 MJ
Metabolismo	-187.66 J	-675.58 kJ	-3.38 MJ
TOTAL	47.52 J	195.55 kJ	1.79 MJ



Tiempo (s)	1	3600	18000
Evaporación	0.034 g	0.124 l	0.704 l

Comprobar	Emisividad	0.9	Forma animal:	<input type="radio"/> Esfera	<input checked="" type="radio"/> Cilindro
Inicializar	Cond. termica	0.1	W/mK	Radio	0.2 m
1 segundo	T ambiente	20	°C	Longitud	1 m
1 minuto	Rad. solar	500	W/m ²	T animal	35 °C
1 hora	Humedad aire	60	%		
1 día	C (metabolismo)	5	W·kg ^{4/3}		JP & JMV, 2004

Figura 2.3. Ejemplo de ejecución del *applet* 2.1. Se muestra la variación durante 5 horas de la temperatura de un animal (gráfico superior) y de los principales flujos de energía (gráfico inferior) con los parámetros y variables ambientales indicados.

Applet 2.2. Economía hídrica de una planta

Este *applet* simula el balance de agua de una planta en condiciones de equilibrio. Dado un déficit de presión de vapor (VPD, en kPa), se calcula la transpiración de 1 m² de hojas según la ecuación 2.13. A partir de esta transpiración, se considera que el agua transpirada es compensada exactamente (situación estacionaria) por la que aporta el sistema conductor de la planta (ecuación 2.15). El paso de tiempo del modelo es de 1 segundo. El modelo introduce el hecho que la conductancia estomática y la conductividad hidráulica del xilema normalmente disminuyen a potenciales hídricos muy negativos. Con ello se consigue simular el cierre estomático y la pérdida de conductividad por embolismo de los conductos xilemá-

ticos. El modelo simula un ciclo diario de 24 horas (noche-día-noche) y proporciona resultados numéricos del potencial hídrico foliar, la conductancia estomática, la conductividad del xilema y la transpiración. También representa gráficamente la variación temporal del déficit de presión de vapor, de la transpiración y del potencial hídrico foliar (Figura 2.4).

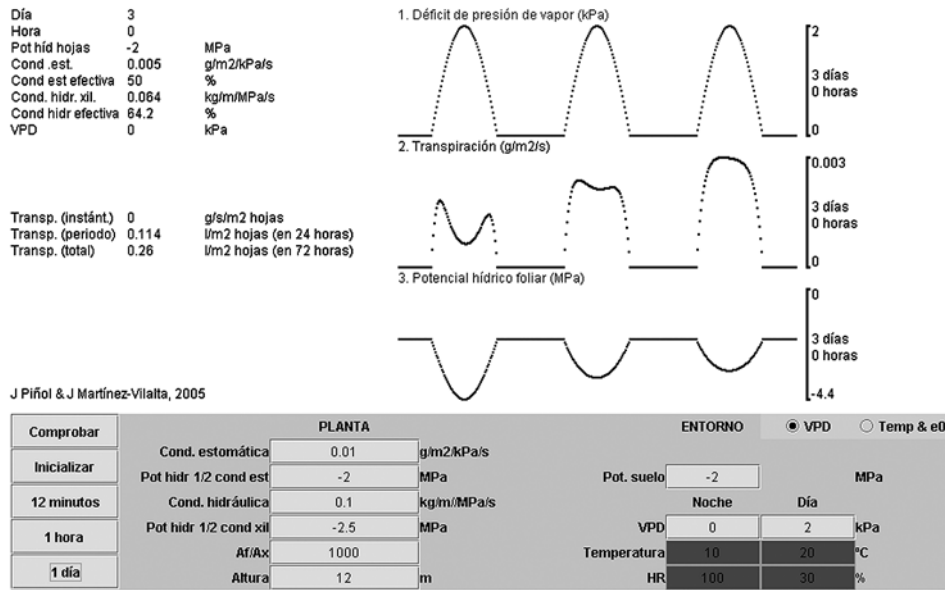


Figura 2.4. Ejemplo de ejecución del *applet* 2.2. Se simulan tres ciclos diarios con todos los parámetros idénticos excepto la presión a la que se pierde la mitad de la conductividad hidráulica del xilema.

2.8. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 2.10. Una planta tiene una producción primaria neta de 0,95 g C·m⁻²·día⁻¹ cuando crece a 15°C y de 1,08 g C·m⁻²·día⁻¹ cuando lo hace a 25°C. Por otra parte, su respiración vale 0,55 y 1,17 g C·m⁻²·día⁻¹ a 15°C y a 25°C, respectivamente. (a) Calcular la Q_{10} de la producción primaria bruta y de la respiración. (b) ¿A qué temperatura se hará negativo el balance de carbono? [Nota: los términos producción primaria y respiración se tratan con detalle en el apartado 13.1.]

Solución

(a) La Q_{10} de un proceso es el cociente entre la velocidad del mismo a una temperatura T y a otra temperatura 10°C inferior. Puesto que sabemos la respiración a 25°C y a 15°C, la Q_{10} de la respiración vale $1,17/0,55 = 2,13$.

La producción primaria bruta (PPB) es la suma de la producción primaria neta (PPN) y la respiración (R). Por lo tanto, a 25°C la PPB vale 2,25 g C·m⁻²·día⁻¹ y a 15°C vale 1,5 g C·m⁻²·día⁻¹; el cociente de estas dos cantidades es la Q_{10} de la producción primaria bruta: $2,25/1,5 = 1,5$.

(b) En el apartado anterior hemos supuesto, implícitamente, que la PPB y la R aumentaban exponencialmente con la temperatura, es decir

$$PPB = PPB_0 \cdot e^{\mu_{PPB} \cdot T}; \quad R = R_0 \cdot e^{\mu_R \cdot T}$$

Observamos que la respiración crece más rápidamente con la temperatura que la PPB, con lo que existirá una temperatura para la que $PPB < R$ y, por tanto, el balance de carbono de la planta se hará negativo ($PPN < 0$). Para saber a partir de qué temperatura ocurrirá esto basta con igualar las dos ecuaciones anteriores y solucionar para T . Los valores de μ_{PPB} y μ_R se pueden calcular directamente a partir de las Q_{10} correspondientes (Q_{10}^{PPB} para la PPB y Q_{10}^R para la R).

$$\mu_{PPB} = \frac{\ln Q_{10}^{PPB}}{10} = \frac{\ln 1,5}{10} = 0,041; \quad \mu_R = \frac{\ln Q_{10}^R}{10} = \frac{\ln 2,13}{10} = 0,076$$

Los valores de PPB_0 y R_0 se pueden calcular a partir, por ejemplo, del valor conocido de PPB y de R a 15°C:

$$PPB_{15} = PPB_0 \cdot e^{\mu_{PPB} \cdot 15} \Rightarrow 1,5 = PPB_0 \cdot e^{0,041 \cdot 15} \Rightarrow PPB_0 = 0,81 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$$

Un cálculo análogo para la respiración a 15°C ofrece un valor de $R_0 = 0,18 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$. Ahora ya estamos en disposición de calcular la temperatura a la que se igualan PPB y R

$$PPB = R \Rightarrow PPB_0 \cdot e^{\mu_{PPB} \cdot T} = R_0 \cdot e^{\mu_R \cdot T} \Rightarrow \frac{PPB_0}{R_0} = e^{(\mu_R - \mu_{PPB}) \cdot T} \Rightarrow T = \frac{\ln\left(\frac{PPB_0}{R_0}\right)}{\mu_R - \mu_{PPB}} = \frac{\ln\left(\frac{0,81}{0,18}\right)}{0,076 - 0,041} = 43,0^\circ\text{C}$$

Por lo tanto, a temperaturas mayores de 43°C el balance de carbono de la planta se hará negativo. Un balance negativo implica que la planta no sólo no crece sino que pierde más carbono del que incorpora. Si esta situación se prolonga durante mucho tiempo puede provocar la muerte de la planta.

Problema 2.11. La relación entre la frecuencia de los movimientos del cascabel y la temperatura del cuerpo de la serpiente *Crotalus atrox* sigue una ley aproximadamente exponencial entre 10 y 35°C (Martin & Bagly in Margalef 1974). A 10°C la frecuencia es de 1000 ciclos por minuto y a 35°C es de 5000 ciclos por minuto. (a) ¿Cuál es la Q_{10} de este proceso? (b) ¿A qué temperatura esperaríamos que estuviera el cuerpo de la serpiente si la frecuencia de los movimientos del cascabel fuese de 3500 ciclos por minuto?

Solución

(a) El valor de Q_{10} se puede calcular a partir del de μ , y éste se obtiene como

$$\frac{5000}{1000} = \frac{V_{35}}{V_{10}} = \frac{V_0 \cdot e^{\mu \cdot 35}}{V_0 \cdot e^{\mu \cdot 10}} = e^{\mu \cdot 25} \Rightarrow \mu = \frac{\ln 5,0}{25} = 0,064$$

con lo que tenemos

$$Q_{10} = e^{(\mu \cdot 10)} = 1,90$$

(b) Para aplicar la ecuación exponencial de la frecuencia respecto a la temperatura nos falta conocer el valor de V_0 . Éste lo podemos calcular a partir de la frecuencia a 10°C

$$V_{10} = V_0 \cdot e^{\mu \cdot 10} \Rightarrow V_0 = \frac{V_{10}}{e^{\mu \cdot 10}} = \frac{1000}{e^{0,064 \cdot 10}} = 527 \text{ ciclos} \cdot \text{min}^{-1}$$

Por lo tanto, la serpiente moverá el cascabel a 3500 ciclos por minuto a la siguiente temperatura

$$V_T = V_0 \cdot e^{\mu \cdot T} \Rightarrow T = \frac{\ln\left(\frac{V_T}{V_0}\right)}{\mu} = \frac{\ln\left(\frac{3500}{527}\right)}{0,064} = 29,6^\circ\text{C}$$

Problema 2.12. ☉ En un famoso artículo publicado en 1969, Porter & Gates estudiaron el balance de energía de diversos animales con su ambiente. Uno de los casos que trataron fue el de la iguana *Dipsosaurus dorsalis* en los desiertos del sur de Estados Unidos. En la tabla siguiente se presentan algunas características de las iguanas estudiadas:

Variable	Valor
Radio	1 cm
Longitud	25 cm
T_{animal}	45°C
S	1000 W·m ⁻²
k_c	0,1 W·m ⁻¹ ·K ⁻¹
ϵ	1,0
h_r (aire)	70%

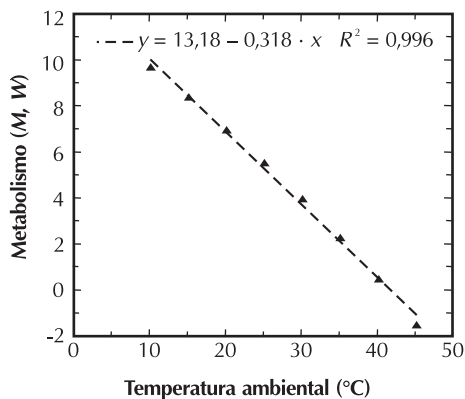
Utilizar el *applet* 2.1 para determinar (a) la relación entre la temperatura ambiental y la energía metabólica requerida para mantener constante la temperatura corporal, y (b) la relación entre temperatura ambiental y temperatura corporal en el equilibrio si $C = 2,5 \text{ W}\cdot\text{kg}^{2/3}$ (donde C es la constante de la ecuación 2.8). ¿Qué conclusiones se pueden sacar de los resultados? [Nota: suponer una forma cilíndrica y considerar que el valor para el resto de variables corresponde con el fijado en el *applet*. Considerar valores de temperatura ambiental entre 10 y 45°C.]

Solución

(a) Para determinar la relación entre la temperatura ambiental y la energía metabólica requerida para mantener la temperatura corporal constante podemos ejecutar el *applet* 2.1 usando temperaturas ambientales entre 10 y 45°C (a intervalos de, por ejemplo, 5°C), e imponiendo $C = 0$ (es decir, sin gasto metabólico). De este modo el balance energético instantáneo (1 segundo) cambiado de signo corresponderá a la energía metabólica que sería necesaria para igualar el balance energético a cero y, por tanto, mantener la temperatura corporal constante, ya que

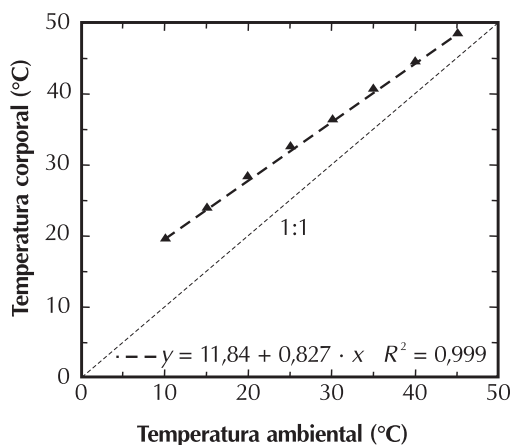
$$R_n + G_n + H_n + L_n + M = 0 \Rightarrow R_n + G_n + H_n + L_n = -M$$

Si lo hacemos y representamos la relación entre temperatura ambiental y energía metabólica requerida obtenemos los resultados de la figura.



Es decir, la energía metabólica requerida para mantener la temperatura corporal constante disminuye de manera aproximadamente lineal con la temperatura ambiental, hasta hacerse negativa para temperaturas ambientales similares a la temperatura del cuerpo.

(b) En realidad las iguanas son ectotermas y, por tanto, su temperatura corporal es función de la temperatura externa. Si, tal como dice el enunciado, fijamos $C = 2,5 \text{ W}\cdot\text{kg}^{0,75}$ (es decir, suponemos que el gasto metabólico es totalmente independiente de las condiciones ambientales) y ejecutamos el *applet* 2.1 con temperaturas ambientales entre 10 y 45°C (de nuevo a intervalos de 5°C) hasta que la temperatura corporal deja de variar, obtenemos la relación de la siguiente figura entre temperatura ambiental y temperatura corporal en el equilibrio.



Vemos que ambas temperaturas presentan una relación lineal y que la temperatura corporal es más distinta de la ambiental a bajas temperaturas (la diferencia entre ambas temperaturas es de unos 10°C cuando la temperatura ambiental es de 10°C y de unos 4°C cuando la temperatura ambiental es de 45°C).

Problema 2.13. El agateador común (*Certhia brachydactyla*) es un pájaro insectívoro que habita en bosques templados del sur de Europa y se alimenta mayoritariamente en los troncos de los árboles. Carrascal *et al.* (2001) estudiaron el comportamiento de esta ave en la Sierra de Guadarrama, en el centro de España. En particular, los autores determinaron las preferencias de los agateadores por troncos soleados o sombreados en función de la temperatura ambiental. Los resultados mostraron que, pese a que las disponibilidades de alimento eran parecidas entre ambos tipos de troncos, los agateadores seleccionaban preferentemente troncos expuestos cuando las temperaturas ambientales eran bajas mientras que se encontraban mayoritariamente en troncos sombreados cuando las temperaturas eran altas. ¿Cómo se interpretarían estos resultados?

Solución. La radiación solar directa calienta el cuerpo del agateador, lo cual disminuye la energía metabólica necesaria para mantener la temperatura corporal constante. Esta ventaja explica porqué los agateadores prefieren los troncos expuestos cuando las temperaturas son bajas. A temperaturas más altas el beneficio obtenido por el calentamiento solar disminuye y otros factores pasan a ser preponderantes. En el caso que nos ocupa es probable que los agateadores sean más fácilmente detectables por sus depredadores en los troncos soleados (mejores condiciones de iluminación; mayor contraste) y, por tanto, que alimentarse en estos troncos entrañe un riesgo adicional. Nos encontraríamos pues ante un compromiso entre minimizar el riesgo de ser depredado y minimizar el gasto metabólico, cuya solución óptima depende de la temperatura ambiental.

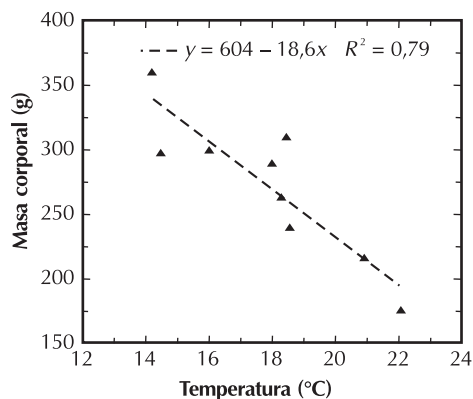
Problema 2.14. ■ Smith *et al.* (1995) estudiaron la relación entre temperatura ambiental y tamaño corporal del ratón de cola peluda (*Neotoma cinerea*) en el oeste de Estados Unidos. Sus resultados se presentan en la tabla siguiente:

Temperatura media julio (°C)	Masa corporal (g)
22,1	175
21,0	214
18,5	240
18,3	263
18,0	290
16,0	300
14,5	298
18,4	310
14,2	360

(a) ¿Existe relación entre tamaño corporal y temperatura? ¿A qué se debe? (b) Igualmente, los autores utilizaron el tamaño de excrementos fosilizados para estimar la masa corporal de las ratas en el pasado y estudiar su evolución durante los últimos 20.000 años. Sus resultados mostraron una estrecha relación entre la temperatura ambiental estimada y el tamaño del cuerpo. ¿Qué indican estos resultados? ¿Qué implicaciones tienen en un contexto de cambio climático como el actual?

Solución

(a) Vemos que hay una clara relación negativa entre la temperatura media del mes de julio y la masa corporal.



En concreto, la temperatura del mes de julio explica el 79% de la variación en el tamaño corporal de esta especie ($R^2 = 0,79$), lo cual implica una relación estadísticamente significativa ($P < 0,001$; ver apéndice matemático). El hecho de que los individuos que viven en zonas más frías tiendan a ser más grandes es consistente con la regla de Bergmann, de manera que podríamos atribuir la relación al hecho de que los individuos de mayor tamaño presentan una menor relación superficie/volumen y, por tanto, pierden menos calor por unidad de masa, lo cual es claramente una ventaja en zonas frías. Sin embargo, no hemos de olvidar que este patrón podría responder también a otros factores, relacionados, por ejemplo, con la disponibilidad de alimento en zonas con distinta temperatura.

(b) El hecho de que el tamaño corporal responda a variaciones relativamente rápidas (miles de años) en la temperatura ambiental sugiere que ésta ejerce una importante presión de selección en esta especie y que sus individuos son capaces de adaptarse de manera muy rápida a las condiciones ambientales. En un contexto de cambio climático, los resultados sugieren que, además de cambios en la distribución, seremos testigos de cambios evolutivos en las características de los individuos en una zona determinada.

Problema 2.15. ☉ La ecuación que hemos visto para describir el transporte de agua en las plantas (ecuación 2.15) no incluye explícitamente dos aspectos importantes de su funcionamiento. En primer lugar, a potenciales hídricos muy bajos (negativos) aumenta la probabilidad de que se formen embolismos, los cuales obstruyen los conductos del xilema y resultan en una pérdida de conductividad hidráulica. Es decir, la conductividad del xilema es función del potencial hídrico. En segundo lugar, las plantas pueden modificar la apertura de los estomas, normalmente en respuesta también al potencial hídrico en las hojas, de manera que en condiciones de estrés hídrico (potenciales hídricos muy negativos) los estomas se cierran y aumentan la resistencia al paso del agua. Considerar una planta adaptada a climas áridos con las siguientes características: $g = 0,005 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{kPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, $A_f/A_x = 1000 \text{ m}^2\cdot\text{m}^{-2}$, $k_x = 0,1 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$, y $\Delta b = 20 \text{ m}$. (a) Para simular la ausencia de control estomático y embolismo podemos fijar el *applet* 2.2 fijando los potenciales hídricos para los que se pierde la mitad de la conductancia estomática (Ψ_g) y la mitad de la conductividad del xilema (Ψ_x) al valor mínimo permitido ($= -100 \text{ MPa}$), de manera que ambas capacidades conductoras se mantienen, en la práctica, constantes. Simular un ciclo diario con las siguientes condiciones ambientales: $\Psi_s = -2 \text{ MPa}$, $\text{VPD}(\text{noche}) = 0$ y $\text{VPD}(\text{día}) = 3 \text{ kPa}$. (b) Repetir el apartado anterior modificando la vulnerabilidad al embolismo del xilema (utilizar $\Psi_x = -3 \text{ MPa}$) para añadir el efecto de esta disfunción del sistema conductor. (c) Repetir el apartado (b) modificando la sensibilidad de los estomas al potencial hídrico (utilizar $\Psi_g = -3 \text{ MPa}$) para incorporar el control estomático. Comentar y comparar los resultados de cada apartado.

Solución

(a) Si introducimos los valores del enunciado en el *applet* 2.2 y avanzamos de hora en hora durante un ciclo diario entero observamos que mientras es de noche $\text{VPD} = 0$ y, por tanto, la transpiración es cero y el potencial hídrico de las hojas es igual al del suelo ($\Psi_f = \Psi_s$). Después, a medida que aumenta el VPD la transpiración aumenta proporcionalmente (hasta valores máximos del orden de $0,015 \text{ ml}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), mientras el potencial hídrico en las hojas disminuye hasta -5 MPa . Por la tarde la transpiración disminuye y los potenciales hídricos foliares se recuperan hasta llegar a los valores de la noche anterior. Obsérvese que tanto la conductancia estomática efectiva como la conductividad efectiva del xilema permanecen alrededor del 100% durante todo el día.

(b) Si introducimos el efecto del embolismo (es decir, la resistencia al embolismo deja de ser irrealmente alta para tomar un valor razonable, típico de una especie adaptada a climas moderadamente áridos) y repetimos la simulación de un ciclo diario de hora en hora vemos que la situación cambia radicalmente respecto al apartado anterior: el potencial hídrico en las hojas decrece mucho más rápido que antes al aumentar el VPD, y cuando éste llega a $1,5 \text{ kPa}$ aparece un mensaje diciendo que la planta se ha secado, lo cual indica que los potenciales hídricos foliares son tan negativos que la planta ha perdido completamente la capacidad de transportar agua (es decir, los embolismos han obstruido todos los conductos) y, por tanto, la parte aérea se seca. Esto ocurre porque la conductividad hidráulica del xilema se reduce al disminuir el potencial hídrico y, si el resto de variables se mantienen constantes (es decir, no hay regulación estomática y la planta mantiene el mismo flujo de agua), la ecuación

$$g \cdot A_f \cdot \text{VPD} = -k_x(\Psi_f) \cdot A_x \cdot \frac{(\Psi_f - \Psi_s)}{\Delta b}$$

implica que el potencial hídrico de las hojas debe disminuir para aumentar el gradiente, lo cual causa a su vez más embolismo, y se entra en un ciclo inestable que acaba sólo cuando la conductividad del xilema se hace cero.

(c) Afortunadamente las plantas reales regulan la apertura de sus estomas en función del potencial hídrico. Si introducimos el control estomático usando el valor del enunciado (manteniendo iguales los demás parámetros) observamos que la situación cambia de nuevo: esta vez la planta no se seca y los potenciales hídricos foliares son similares a los del primer apartado, pero las tasas de transpiración son mucho más bajas, ya que g presenta casi siempre valores inferiores al máximo. En particular, vemos también que se produce una acusada reducción de los valores al mediodía (cuando VPD es máximo), lo cual causa que haya dos picos de transpiración unidos por una "depresión de mediodía". Este fenómeno ocurre realmente y es típico en plantas de clima mediterráneo. Evidentemente este tercer apartado es el que mejor reproduce el funcionamiento de las plantas y su respuesta fisiológica bajo condiciones de sequía.

Problema 2.16. 🌲 ☉ Martínez-Vilalta *et al.* (resultados no publicados) estudiaron las relaciones hídricas del pino albar (*Pinus sylvestris*) de distintas edades (y portes) en un bosque maduro en el norte de Escocia. En la tabla siguiente se hallan resumidas las principales características de las clases de edad estudiadas (se muestran únicamente los promedios).

Variable	Clase de edad 1	Clase de edad 2	Clase de edad 3
Edad (años)	24-28	41-54	124-186
Altura (Δh , m)	6,6	11,7	13,4
Pot. hídrico suelo (Ψ_s , MPa)	-0,49	-0,52	-0,51
A_f/A_x (m ² ·m ⁻²)	1,2·10 ³	1,2·10 ³	1,0·10 ³
Conductividad (k_x , m ² ·MPa ⁻¹ ·s ⁻¹)	2,5·10 ⁻⁷	2,3·10 ⁻⁷	2,7·10 ⁻⁷

(a) Determinar la conductancia hidráulica promedio de los árboles de las distintas clases de edad. (b) ¿Qué ocurre si la tasa de transpiración (por unidad de área foliar) es la misma para todas las clases de edad? (c) Muchos árboles, entre ellos el pino albar, tienden a mantener el potencial hídrico (mínimo) de las hojas aproximadamente constante, ¿qué reducción en la conductancia estomática sería necesaria para mantener el potencial hídrico foliar de las clases de edad 2 y 3 igual al de los árboles más jóvenes? (d) ¿Qué implicaciones pueden tener estos resultados? [Nota: el problema se puede resolver también utilizando el *applet* 2.2.]

Solución

(a) La conductancia (K_x , inverso de la resistencia) es la conductividad dividida por la longitud del elemento considerado, de modo que mientras la conductividad nos da idea de la capacidad de transporte por unidad de longitud, la conductancia indica la capacidad de transporte total (del árbol entero, en este caso). Para pasar de conductividad a conductancia dividimos por la longitud (en lugar de multiplicar) porque consideramos el árbol como un conjunto de resistencias en serie, de manera que la resistencia total resultante es la suma de las resistencias individuales. Si dividimos k_x por Δh en nuestro caso, obtenemos

$$K_{x,1} = \frac{k_{x,1}}{\Delta h_1} = \frac{2,5 \cdot 10^{-7}}{6,6} = 3,79 \cdot 10^{-8} \text{ m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$$

$$K_{x,2} = \frac{k_{x,2}}{\Delta h_2} = \frac{2,3 \cdot 10^{-7}}{11,7} = 1,97 \cdot 10^{-8} \text{ m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$$

$$K_{x,3} = \frac{k_{x,3}}{\Delta h_3} = \frac{2,7 \cdot 10^{-7}}{13,4} = 2,01 \cdot 10^{-8} \text{ m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$$

Es decir, la conductancia hidráulica total de la parte aérea es mucho mayor (casi el doble) en los árboles más jóvenes.

(b) Sabemos que (a partir de la ecuación 2.15, sustituyendo $E_f = g \cdot \text{VPD}$)

$$E_f \cdot A_f = -k_x \cdot A_x \cdot \frac{(\Psi_f - \Psi_s)}{\Delta h} = -k_x \cdot A_x \cdot (\Psi_f - \Psi_s)$$

donde E_f es la transpiración por unidad de área foliar. Conocemos el valor de todas las variables anteriores excepto el potencial hídrico de las hojas. Si reordenamos la ecuación obtenemos

$$\Psi_f = \Psi_s - \frac{E_f \cdot A_f}{K_x \cdot A_x}$$

En esta ecuación ya podemos ver que si el resto de variables son aproximadamente constantes, tal como ocurre en nuestro caso, menores conductancias hidráulicas implican potenciales hídricos más negativos (mayor estrés) en las hojas. Esto nos indica simplemente que cuanto mayor es la resistencia (menor la conductancia) mayores son las pérdidas de potencial en el camino, tal como ocurre en un sistema de cañerías o en un circuito eléctrico. En nuestro caso tendremos que la diferencia de potencial hídrico entre el suelo y las hojas será aproximadamente el doble en los árboles de las clases de edad 2 y 3 que en los árboles más jóvenes.

(c) Tal como hemos visto en el problema anterior, potenciales hídricos muy bajos (negativos) en las hojas son peligrosos, ya que pueden causar embolismo y otras disfunciones fisiológicas perjudiciales para la planta. Afortunadamente las plantas pueden regular la apertura de los estomas (y por tanto la transpiración) en función del estado hídrico de las hojas. En nuestro caso, para mantener el potencial hídrico foliar constante hemos de modificar E_f de manera que compense las diferencias en K_x . Variar E_f y g es equivalente en este caso porque los árboles crecen juntos y, por tanto, podemos suponer que el VPD es constante. Concretamente, tenemos

$$\Psi_f = \Psi_{s,1} - \frac{E_{f,1} \cdot A_{f,1}}{K_{x,1} \cdot A_{x,1}} = \Psi_{s,2} - \frac{E_{f,2} \cdot A_{f,2}}{K_{x,2} \cdot A_{x,2}} = \Psi_{s,3} - \frac{E_{f,3} \cdot A_{f,3}}{K_{x,3} \cdot A_{x,3}}$$

si reordenamos

$$E_{f,2} = \frac{(\Psi_{s,2} - \Psi_{s,1}) \cdot K_{x,2} \cdot K_{x,1} + E_{f,1} \cdot (A_f/A_x)_1 \cdot K_{x,2}}{(A_f/A_x)_2 \cdot K_{x,1}}$$

$$= \frac{[-0,52 - (-0,49)] \cdot 1,97 \cdot 10^{-8} \cdot 3,79 \cdot 10^{-8} + E_{f,1} \cdot 1,20 \cdot 10^3 \cdot 1,97 \cdot 10^{-8}}{1,20 \cdot 10^3 \cdot 3,79 \cdot 10^{-8}} \approx 0,52 \cdot E_{f,1}$$

Es decir, la conductancia estomática se ha de reducir el 48% para que el potencial hídrico foliar sea el mismo en los árboles de la clase de edad 2 que en los de edad 1. Un cálculo análogo para la clase de edad 3 muestra que la reducción ha de ser del 36% para que el potencial hídrico foliar en éstos sea el mismo que en los de la clase de edad 1. La reducción necesaria es ligeramente menor en la tercera clase de edad porque en ésta el área de hojas por unidad de área de xilema es también ligeramente más pequeña.

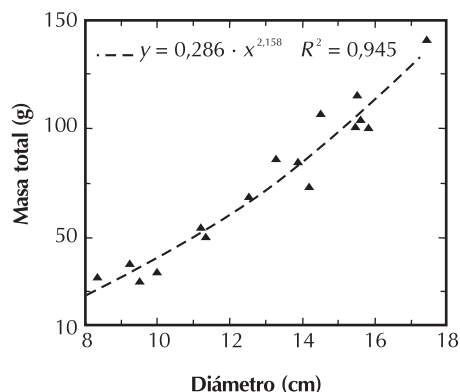
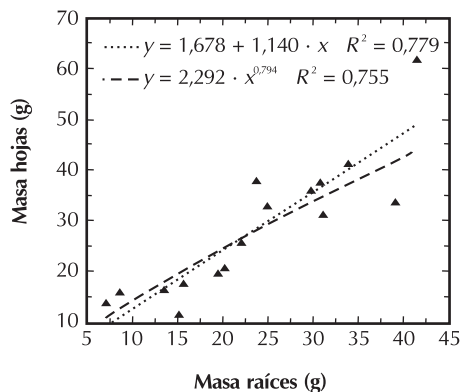
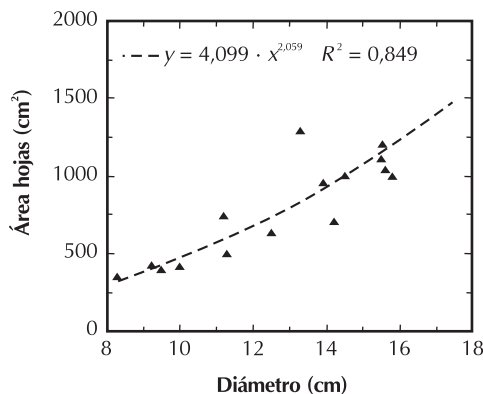
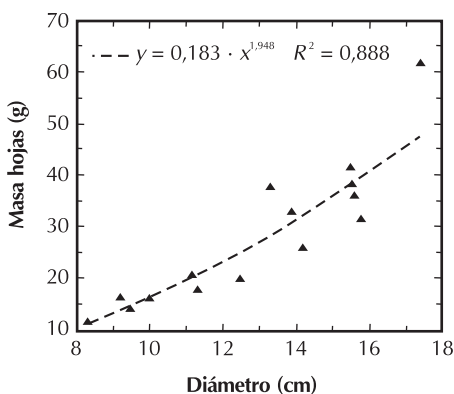
(d) Si la capacidad conductora del xilema (conductividad hidráulica) no aumenta con el porte del árbol (tal como ocurre en este caso), un aumento en la talla implica necesariamente una reducción en la capacidad del árbol para transportar agua del suelo a las hojas. Esta reducción tendrá que traducirse en una disminución del potencial hídrico foliar (con los problemas que hemos visto que esto conlleva), una reducción del área de hojas por unidad de área del xilema o una disminución en la conductancia estomática (cierre de los estomas). Las dos últimas consecuencias implican una reducción en la asimilación de CO_2 y, por tanto, en el crecimiento. Esto ha llevado a diversos autores a sugerir que las limitaciones hidráulicas causadas por la estatura determinan la altura máxima que pueden alcanzar los árboles y explican la reducción en el crecimiento que se observa típicamente con la edad (y tamaño) de los individuos.

Problema 2.17. Los datos siguientes corresponden a un estudio de la biomasa de un grupo de plantones de pino albar (*Pinus sylvestris*) de siete años de edad crecidos en invernadero (Vanderklein *et al.* datos no publicados). Determinar la relación alométrica entre el diámetro y el área y biomasa de hojas, entre la biomasa de raíces y la de hojas, y entre el diámetro y la biomasa total. Interpretar los exponentes de cada una de las relaciones.

Diámetro (cm)	Peso hojas (g)	Área hojas (cm ²)	Peso raíces (g)	Peso total (g)
11,2	20,73	745	20,03	55,27
10,0	16,10	416	8,56	34,31
9,5	13,90	398	7,10	30,12
12,5	20,15	630	19,58	69,52
11,3	17,83	496	15,65	50,81
14,5	33,73	1000	39,01	106,87
15,5	38,11	1115	23,74	102,23
14,2	25,83	708	22,20	73,35

Diámetro (cm)	Peso hojas (g)	Área hojas (cm ²)	Peso raíces (g)	Peso total (g)
9,2	16,35	424	13,54	38,68
15,5	41,36	1207	33,83	115,16
15,8	31,71	1004	31,26	101,00
13,9	33,10	959	25,08	84,96
15,6	36,09	1046	29,81	103,05
13,3	37,86	1295	30,78	86,61
8,3	11,64	353	15,21	31,95
17,4	61,89	1997	41,44	141,10

Solución. Para determinar qué relación alométrica existe entre dos variables representamos la relación entre ambas y ajustamos una función potencial (o, lo que es equivalente, representamos la relación entre los logaritmos de las dos variables y ajustamos una función lineal; véase apéndice matemático).



En primer lugar observamos que las correlaciones son, en general, muy buenas (R^2 elevada), lo cual indica que las variables estudiadas están estrechamente relacionadas. Las relaciones entre el diámetro del tallo y la masa y el área de las hojas presentan un exponente muy parecido, cercano a 2. Este exponente tiene una interpretación geométrica muy sencilla: el diámetro es una medida unidimensional, y el área transversal del tallo (y del xilema) crece con el cuadrado de éste; dado que el área de hojas está estrechamente relacionada con el área transversal del xilema que las soporta, el área de hojas debe escalar aproximadamente con el cuadrado del diámetro. La biomasa de hojas escala también con el cuadrado del diámetro porque las hojas son fundamentalmente planas. El hecho que la relación entre el diámetro del tallo y la biomasa total de la planta presente un exponente un poco mayor de 2 (2,16) es lógico si consideramos que parte de la estructura de la planta (p. ej., el tallo) es eminentemente tridimensional y, por tanto, su masa debe escalar con la tercera potencia del diámetro. Finalmente, observamos que hay también una estrecha relación entre la biomasa de raíces y la de hojas, con un exponente cercano a 1 (como lo demuestra el hecho que el ajuste lineal es ligeramente mejor que el mejor ajuste potencial). Esto es lógico si consideramos que las raíces proporcionan recursos a las hojas (agua, nutrientes), mientras que éstas nutren a las raíces con asimilados; y que en ambos casos la capacidad de absorción tiene que ver fundamentalmente con la superficie externa y no con el volumen.

2.9. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 2.18. Algunos atletas son capaces de desarrollar potencias asombrosas de forma sostenida. Por ejemplo, se calcula que cuando el ciclista navarro Miguel Indurain batió el record de la hora desarrolló una potencia media a lo largo de la prueba de 500 W. (a) ¿Qué cantidad de agua debería haber sudado y evaporado si éste hubiese sido el único medio de refrigeración de su cuerpo? Considerar un calor latente de vaporización del agua de $2,45 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$. (b) Calcular la capacidad de refrigeración de esta evaporación en un cuerpo, como el de Indurain, de unos 80 kg. Considerar un calor específico de $3,43 \text{ kJ}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$.

Problema 2.19. El consumo de oxígeno en la respiración de células de *Scenedesmus obliquus* a 20°C y a 30°C es de $1,95$ y $3,43 \text{ ml O}_2$ ($\text{g peso seco}\cdot\text{hora}^{-1}$), respectivamente (Margalef 1974). (a) ¿Cuál es el valor de la Q_{10} de este proceso? (b) ¿Qué consumo de O_2 esperaríamos a 23°C ?

Problema 2.20. 🌿 La fotosíntesis bruta y la respiración de una planta siguen cinéticas exponenciales con unos valores de Q_{10} de $1,5$ y $2,5$, respectivamente. A 35°C la fotosíntesis bruta y la respiración valen $1,5 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$. ¿Cuál es la fotosíntesis neta máxima de esta planta y a qué temperatura se da?

Problema 2.21. 🌿🌿 La fotosíntesis bruta y la respiración de una planta siguen cinéticas exponenciales con unos valores de Q_{10} de $1,5$ y $2,5$, respectivamente. A 40°C la fotosíntesis neta es cero. ¿A qué temperatura es máxima la fotosíntesis de esta planta?

Problema 2.22. En el grillo (*Gryllus campestris*) el número de chirridos por segundo crece exponencialmente con la temperatura. Se ha medido una frecuencia de $2,4$ chirridos por segundo a 17°C y de $3,6$ a 22°C (modificado de Margalef 1974). (a) ¿Cuál es la Q_{10} de este proceso? (b) ¿Qué frecuencia de chirridos esperaríamos encontrar a 26°C ? (c) ¿A qué temperatura se debería encontrar un grillo que hiciese $3,2$ chirridos por segundo?

Problema 2.23. Se ha medido el consumo de oxígeno por el escarabajo de la patata (*Leptinotarsa decemlineata*) a distintas temperaturas (Marzusch in Schmidt-Nielsen 1997). Calcular la Q_{10} del proceso para los distintos intervalos de temperatura que permiten los datos. ¿Es constante el valor de Q_{10} , o varía también con la temperatura?

Temperatura ($^\circ\text{C}$)	Consumo de O_2 ($\mu\text{l}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)
7	61
10	81
15	126
20	200
25	290
30	362

Problema 2.24. Comparar las pérdidas de calor por radiación de un animal de un volumen de 5 cm^3 y de forma redondeada (aproximable a una esfera) con las de un animal también de 5 cm^3 de volumen pero de forma alargada (aproximable a un cilindro de 10 cm de largo). Ambos animales tienen la misma temperatura corporal y se encuentran en un medio con la misma temperatura ambiental. Suponer que la emisividad térmica y la densidad de los dos animales valen 1.

Problema 2.25. Considerar como válida la relación entre la tasa metabólica (M) y la masa de un animal (m) de la ecuación 2.8. Suponer ahora una colección de animales esféricos de distinto tamaño. (a) ¿Qué relación se esperaría encontrar entre M y el volumen (V)? (b) ¿Y entre M y la superficie corporal (A)? (c) ¿Y entre M y el radio del animal (r)? (d) ¿Y entre M y la relación superficie/volumen del animal (A/V)?

Problema 2.26. El primer estudio que relacionó la tasa metabólica con la superficie corporal en lugar de con la masa estaba basado en una serie de determinaciones en perros (Rubner 1883 *in* Schmidt-Nielsen 1997). (a) ¿Qué tipo de relación existe entre la tasa metabólica (M) y la masa corporal (m)? (b) ¿Y con la superficie corporal (A)? (c) ¿Y con la relación entre superficie y masa? (d) ¿Cuál de estas tres variables es mejor estimador de la tasa metabólica de los perros? (e) Comparar los valores de los exponentes que se han obtenido en este ejercicio con los deducidos en el problema anterior. ¿Se puede considerar que estos perros sean “esféricos”?

Masa (kg)	Sup. corporal (cm ²)	Tasa metabólica (kJ·día ⁻¹)
31,20	10.750	4661
24,00	8805	4111
19,80	7500	3803
18,20	7662	3521
9,61	5286	1899
6,50	3724	1798
3,19	2423	1176

Problema 2.27. A uno de los autores del libro (JP) le preguntaron en el examen de ecología de 4º curso de Biología por qué los animales endotermos regulan su temperatura corporal alrededor de 40°C en lugar de, por ejemplo, 20°C . ¿Sabrías dar una respuesta algo más brillante que la que dio él (y que aquí no nos atrevemos a reproducir)?

Problema 2.28. La cuestión de si los grandes dinosaurios eran capaces de mantener su temperatura corporal aproximadamente constante ha sido muy controvertida durante décadas. Se cree que *Brachiosaurus*, el dinosaurio más pesado, pesaba más de 80 toneladas. Utilizar el *applet* 2.1 con los valores de los parámetros utilizados en el problema 2.12 (excepto el tamaño) para demostrar que incluso si los grandes dinosaurios eran ectotermos podían mantener la temperatura corporal relativamente constante a causa precisamente de su gran tamaño. [Nota: para responder la pregunta representar la relación entre la temperatura ambiental y la temperatura corporal al cabo de 10 h para organismos de diversos tamaños, de entre 0,5 y 3 m de radio (suponiendo una forma esférica).]

Problema 2.29. Paseando por el monte en verano es habitual ver lagartijas tomando el sol encima de una piedra para regular su temperatura corporal. (a) Utilizando el *applet* 2.1 y considerando un animal con las características de la iguana del problema 2.12 determinar la temperatura corporal de equilibrio (suponiendo una tasa metabólica constante) y la diferencia en el gasto metabólico necesario para mantener la temperatura corporal constante según si el animal está expuesto directamente a la radiación solar (Radiación (S) = $1000 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$) o si está en la sombra (Radiación (S) = $100 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$). (b) ¿Hay algún motivo por el cual estar encima de una piedra (comparado, por ejemplo, con el suelo o la vegetación) es especialmente ventajoso? [Nota: considerar una temperatura ambiental de 25°C .]

Problema 2.30. Es sabido que una persona se enfría mucho más rápidamente cuando está sumergida en agua fría que cuando se encuentra en el aire a la misma temperatura. La razón principal es la mayor con-

ductividad térmica del agua ($0,585 \text{ W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$) que del aire ($0,024 \text{ W}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$), lo cual acelera extraordinariamente la pérdida de calor por convección/conducción. Utilizar el *applet* 2.1 para simular el enfriamiento de una persona sumergida en agua a 0°C o rodeada de aire a la misma temperatura. Considerar que la persona se puede simular como un cilindro de 1,7 m de longitud y 0,12 m de radio y que su temperatura inicial es de 37°C . Considerar también una emisividad de 1,0, que es de noche y que la producción de calor vale $C = 5 \text{ W}\cdot\text{kg}^{4/3}$. Para simplificar, suponer que ni en el aire ni en el agua (evidentemente) se producen pérdidas por calor latente (se consigue con $\text{HR} > 100$ en el *applet*). (a) Si la hipotermia irreversible se alcanza cuando el cuerpo de una persona alcanza los 24°C , ¿cuánto tiempo sobrevivirá una persona sumergida en agua líquida a 0°C ? ¿y en el aire a la misma temperatura? (b) Suponer que la persona que está en el aire se acurruca. Esto lo podemos simular en el *applet* pasando de la forma cilíndrica a la forma esférica, pero conservando la masa. ¿Cuánto tiempo tardará en llegar a la hipotermia esta persona?

Problema 2.31. La hormigas obreras de la especie *Cataglyphis velox* presentan una extraordinaria variabilidad en el tamaño de los adultos, con diferencias de más de un orden de magnitud en la masa dentro de la misma colonia. Cerdá & Retana (1997) estudiaron la respuesta a la temperatura de obreras de distinto tamaño en una colonia donde las temperaturas diurnas oscilaban entre 30 y 55°C , y obtuvieron los resultados siguientes:

Tamaño	Masa corporal promedio (mg)	Temperatura máxima de supervivencia ($^\circ\text{C}$)	Temperatura preferida ($^\circ\text{C}$)
Muy pequeñas	2,56	50	< 35
Pequeñas	5,84	52	~ 40
Medianas	10,70	54	~ 45
Grandes	16,07	56	> 50

Los autores también encontraron que no existían diferencias en la eficiencia de captura de alimento entre las obreras de distintos tamaños. ¿Implican algún beneficio para la colonia las diferencias de tamaño entre las obreras?

Problema 2.32. A partir de la ecuación 2.15 determinar: (a) ¿Cuál es el efecto sobre el potencial hídrico de las hojas de valores crecientes de área foliar? (b) ¿Qué estrategias puede adoptar la planta para compensar este efecto?

Problema 2.33. En un lugar desértico, al amanecer la temperatura es de 5°C y la humedad relativa del 100%. Al mediodía la temperatura sube hasta 40°C . Si suponemos que la masa de aire que hay sobre el lugar sigue siendo la misma, ¿qué humedad relativa habrá al mediodía?

Problema 2.34. Durante el mediodía de un día de agosto en el encinar del bosque de Poblet (Montañas de Prades, Tarragona), la humedad relativa en la atmósfera es del 50%. La temperatura ambiental es de 35°C . Considerando que la conductancia estomática máxima de la copa del encinar es de aproximadamente $2,86\cdot 10^{-3} \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{kPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ y que los estomas no se cierran durante el día, (a) ¿cuál será el flujo de vapor de agua (aproximado) hacia la atmósfera correspondiente a una encina con 16 m^2 de hojas? (b) ¿cuál será el flujo por unidad de superficie de suelo si el índice de área foliar (LAI) es de 4 (m^2 hojas· m^{-2} suelo)? (c) ¿se puede mantener este flujo a largo plazo? ¿por qué? [Datos: la presión de saturación del vapor de agua a 35°C es de aproximadamente $5,8 \text{ kPa}$.]

Problema 2.35. El dosel de un bosque de pino albar (*Pinus sylvestris*) en los puertos de Tortosa-Beceite (Tarragona) tiene una conductancia estomática promedio de $1,0\cdot 10^{-3} \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{kPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$. Durante un día de julio, la temperatura media es de 30°C y la humedad relativa es del 40%. En el Abernethy Forest (Escocia) hay un pinar de la misma especie con una conductancia estomática similar y que, en la misma época, está sometida igualmente a una humedad relativa del 40%. Sin embargo, la temperatura diurna media en esta localidad del norte de Escocia es de sólo 15°C . (a) ¿Cuál será el flujo de vapor de agua hacia la atmósfera de un pino con 10 m^2 de hojas en los dos casos? (b) Si la conductividad hidráulica total del xilema es la misma en ambas zonas ($k_b = k_x \cdot A_x = 0,002 \text{ kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$), ¿cuál será el gradiente de potencial hídrico necesario para mantener la tasa de transpiración anterior? (c) Suponiendo que el potencial hídrico del suelo es de -1 MPa y que la altura de los pinos es de 15 m , ¿cuál será el potencial hídrico en las hojas en ambos casos? (d) ¿Es razonable que las conductancias estomáticas sean similares en las dos localidades? ¿Por qué?

Problema 2.36. En muchas zonas del noreste de la península Ibérica la encina (*Quercus ilex*) coexiste con el labiérnago (*Phillyrea latifolia*), una especie muy parecida pero con una distribución más reducida. Se sabe que muchas encinas se secaron durante la sequía extrema que ocurrió en el año 1994 en el noreste de la Península. Sin embargo, los labiérnagos sobrevivieron sin daño aparente. En la tabla siguiente se presentan las características básicas de ambas especies por lo que respecta al transporte de agua (Martínez-Vilalta *et al.* 2003). (a) Utilizar el *applet* 2.2 para comparar las dos especies en tres condiciones distintas: (1) elevada disponibilidad hídrica (potencial hídrico del suelo = $-0,5$ MPa, $VPD_{\text{día}} = 1,5$ kPa), (2) sequía moderada (potencial del suelo = $-2,5$ MPa, $VPD_{\text{día}} = 2,5$ kPa), y (3) sequía extrema (potencial del suelo = $-4,0$ MPa y $VPD_{\text{día}} = 4,0$ kPa). Comentar los resultados (p. ej., transpiración diaria, potenciales hídricos, supervivencia...). (b) ¿Se pueden explicar las diferencias en la supervivencia a la sequía por las distintas características hidráulicas de las dos especies? ¿Podría esto modificar la distribución de ambas especies a largo plazo? [Nota: se recomienda abordar este problema después de haber resuelto el problema 2.15.]

Variable	<i>Q. ilex</i>	<i>P. latifolia</i>
g ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{kPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)	0,004	0,002
Ψ_g (MPa)	-2,3	-5,0
k_x ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)	0,40	0,03
Ψ_x (MPa)	-2,0	-6,0
A_f/A_x ($\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$)	2500	1200
Δh (m)	10	8

Problema 2.37. En la siguiente tabla se da la masa y el consumo de O_2 de distintos mamíferos (Schmidt-Nielsen 1997). Estimar la relación alométrica entre el consumo de O_2 y la masa y entre el consumo específico (por kg de masa del animal) y la masa.

Animal	Masa (kg)	Consumo de O_2 ($\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$)
Musaraña	0,0048	0,0355
Ratón de campo	0,0090	0,0225
Rata canguro	0,0152	0,0273
Ratón	0,025	0,041
Ardilla	0,096	0,09
Rata	0,290	0,25
Gato	2,5	1,70
Perro	11,7	3,87
Oveja	42,7	9,59
Hombre	70	14,76
Caballo	650	71,10
Elefante	3833	268,00

Problema 2.38. 🦋 🌐 Ruff *et al.* (1997) estudiaron la relación entre tamaño corporal y encefalización en el género *Homo* durante el Pleistoceno. A partir de los valores promedio que se presentan en la tabla siguiente, determinar si se ha producido un cambio en la relación alométrica entre la masa corporal y la del cerebro. ¿Cuándo?

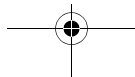
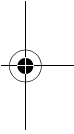
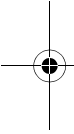
Tiempo (miles de años aC)	Masa corporal (kg)	Masa del cerebro (g)
0 (hombre actual)	58,2	1302
10-21	62,9	1412
21-35	66,6	1460
36-75	76,0	1442
90	66,6	1444
100-150	67,7	1307
200-300	65,6	1148
400-550	67,9	1057
600-1150	58,0	835
1200-1800	61,8	890

Problema 2.39. 🦋 📊 Peñuelas *et al.* (2002) estudiaron las variaciones climáticas y en la fenología de diversas especies durante los últimos 50 años en Cardedeu, una localidad del noreste de la península Ibérica. En la tabla siguiente se presentan algunos de sus resultados, para un árbol, el manzano (*Malus domestica*) y un ave migratoria, el ruiseñor (*Luscinia megarhynchos*). Interpretar los resultados.

Año	Temperatura media (°C)	Inicio floración manzano (día del año, 1-enero = 1)	Primera observación ruiseñor (día)
1955	13,8	112	100
1960	14,4	107	98
1965	14,1	129	96
1970	13,9	117	97
1975	13,9	110	107
1980	14,3	105	97
1985	14,7	102	108
1990	15,0	98	112
1995	15,3	89	109
2000	15,6	93	111

Problema 2.40. ■ En un trabajo clásico, Davidson & Andrewartha (1948) estudiaron la relación entre el clima y la demografía del insecto *Thrips imaginis* en un jardín del campus de la Universidad de Adelaida (Australia), donde trabajaban. En la tabla siguiente se presentan el número de individuos observados por rosal durante el máximo primaveral de la población (finales de noviembre), la lluvia entre septiembre y octubre, y una medida del calor acumulado (temperatura acumulada en grados-día; es decir, el número de días transcurridos a una temperatura superior a un determinado umbral multiplicado por los grados por encima de ese umbral) entre el inicio de la estación y finales de agosto. ¿Qué indican estos resultados?

Año	Lluvia (l-m ²)	Temp. acumulada (°C-día)	Núm. individuos
1932	111,0	653,9	126
1933	111,5	561,1	37
1934	166,4	333,9	47
1935	139,2	755,6	112
1936	100,1	623,3	32
1937	111,0	669,4	115
1938	51,6	1023,3	339
1939	68,8	1001,1	468
1940	60,5	587,2	115
1941	164,6	702,2	263
1942	153,7	683,3	389
1943	110,7	517,2	59
1944	-	-	-
1945	171,7	445,0	89
1946	83,3	965,0	200





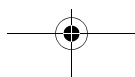
3. TAMAÑO Y ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES

El objetivo de este capítulo es entender qué es una población ecológica y aprender cómo podemos medir su tamaño, para así poder abordar, en capítulos posteriores, el estudio de la dinámica de las poblaciones y el modo cómo éstas interactúan entre ellas. En términos muy generales podemos definir una población como un conjunto de individuos de una misma especie que, en un momento dado, viven en un lugar determinado. Ahora bien, esta definición es poco precisa y, en la práctica, presenta al menos dos inconvenientes importantes. El primero es que no siempre es fácil distinguir qué es un individuo. Si bien es cierto que muchas de las especies que nos son más familiares, empezando por nosotros mismos, presentan una forma altamente determinada (**organismos unitarios**), existen también muchos otros organismos en los que esto no es así. En los **organismos modulares** (p. ej., todas las plantas) el cigoto da lugar a una unidad de crecimiento (módulo) que se va repitiendo. En estos organismos el crecimiento no responde a un programa genético bien determinado sino que depende críticamente de las condiciones ambientales. Como consecuencia, es difícil predecir a priori la forma y el tamaño de un individuo. Además, muchos organismos modulares se pueden reproducir asexualmente, de modo que “individuos” que se encuentran físicamente separados pueden ser clones; es decir, pueden tener un código genético idéntico. En esos casos distinguimos entre **rametes** (los módulos que pueden vivir separados), y **genetes** (los productos de un mismo cigoto). En general, si se quiere describir la dinámica de una población de una especie modular, se debe especificar tanto el número y dinámica de sus individuos genéticos como la de los rametes.

El segundo problema de nuestra definición de población es que no especifica suficientemente el ámbito espacio-temporal. Desde un punto de vista estrictamente ecológico se considera que una población es un conjunto de individuos de una misma especie que interactúan entre ellos o que, al menos, tienen una elevada probabilidad de hacerlo. Desde una perspectiva más genética, en cambio, una población sería un conjunto de individuos con una elevada probabilidad de cruzarse entre ellos en relación a la probabilidad de hacerlo con individuos de otras poblaciones. Esta última definición tiene la ventaja de que delimita poblaciones que son a la vez unidades desde el punto de vista evolutivo: la selección natural actúa sobre los individuos, pero son las poblaciones las que evolucionan. De todos modos, esta definición presenta también problemas (p. ej., cuando consideramos organismos que se reproducen asexualmente) y, en la práctica, es habitual que las poblaciones se definan de forma arbitraria según la conveniencia del investigador.

3.1. ABUNDANCIA, DENSIDAD Y TAMAÑO DE LAS POBLACIONES

La abundancia de las especies responde a factores ambientales y bióticos (interacciones con otros organismos) y, por tanto, puede variar enormemente dentro del área de distribución. La abundancia de una especie en una región determinada es función del número total de individuos que la habitan y del área de la región. La **densidad absoluta** de una población se define como el número total de individuos (es decir, el tamaño de la población) por unidad de área o de volumen, según los casos. A menudo es imposible contar todos los individuos de una población y, por tanto, se deben realizar muestreos. A veces, especialmente en el caso de organismos móviles, puede ser también difícil establecer con precisión los límites geográficos de la población o zona de estudio. En las secciones siguientes nos ocuparemos de los problemas prácticos que supone



Charles Elton y el Bureau of Animal Population



Charles Elton nació en Manchester el año 1900. Durante sus estudios en la Universidad de Oxford bajo el tutelaje de otro naturalista eminente, Julian Huxley, comenzó a interesarse por las causas de las fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones de animales, especialmente mamíferos. Elton fue el primero en explorar sistemáticamente las oscilaciones en las poblaciones de liebres y linces en Canadá a partir de los registros de capturas de la compañía peletera Hudson Bay Company, en una serie de trabajos clásicos que tuvieron un enorme impacto en el estudio de la biología de poblaciones y de las interacciones entre pares de especies. En 1932 Elton fundó el Bureau of Animal Population, un instituto de investigación independiente ubicado en la Universidad de Oxford que dominaría el campo de la dinámica de poblaciones durante décadas. Por este centro, que contaba con un reducido número de científicos permanentes, pasaron algunos de los ecólogos más ilustres de la época. Entre los colegas de Elton en el instituto se contaba P. H. "George" Leslie, a quien debemos, entre otras cosas, el desarrollo de métodos matriciales para modelar la dinámica de poblaciones estructuradas en clases de edad (las matrices de Leslie) y la introducción de importantes mejoras teóricas en los métodos de captura-recaptura. El Bureau of Animal Population cerró en 1967, coincidiendo con la jubilación de Elton. Charles Elton fue sin duda una de las grandes figuras de la ecología del siglo XX; algunos de sus libros más destacados son *Animal ecology* (1927) y *The ecology of invasions by plants and animals* (1958).

la estimación del tamaño de las poblaciones. Conviene tener en cuenta, de todos modos, que en algunos casos no hace falta (o no es posible) estimar el número exacto de individuos de una población sino que es suficiente con identificar las zonas donde las densidades poblacionales son más altas (o más bajas), lo cual simplifica notablemente el trabajo. En esos casos hablamos de **densidades relativas**. Por ejemplo, a partir del número de individuos de una determinada especie observados por unidad de tiempo en dos zonas distintas podemos saber en cuál es más abundante la especie en cuestión, aunque no sepamos cuantos individuos hay por unidad de superficie en ninguna de las dos zonas.

Las densidades poblacionales varían enormemente en función del organismo que consideremos. Así, podemos encontrar millones de diatomeas en un m³ de agua, o del orden de 500.000 artrópodos por m² de suelo, mientras que las densidades poblacionales de algunos mamíferos (p. ej., grandes carnívoros) son del orden de 10⁻⁶ individuos por m². Esta variabilidad responde, en primer lugar, al tamaño corporal de las especies: evidentemente los organismos menores tienden a necesitar menos recursos y, por tanto, pueden alcanzar abundancias mayores. A parte del efecto del tamaño, la abundancia de una especie depende de sus relaciones con el medio de manera similar a como lo hace el área de distribución (capítulo 2). De hecho el área de distribución no es más que una delimitación a escala regional de la zona donde la abundancia de una determinada especie es mayor que cero. En general las abundancias tienden a ser mayores en el centro del área de distribución y a disminuir hacia los extremos, hasta llegar a una zona donde la especie desaparece. Distribución y abundancia son, en realidad, dos caras de un mismo fenómeno, y a medida que reducimos la escala espacial las diferencias entre ambos conceptos se difuminan. No es sorprendente, en este contexto, que exista una relación positiva entre el tamaño del área de distribución y la abundancia que las especies alcanzan localmente (regla de Hanski).

3.2. CENSOS Y MUESTRAS

Para responder a la mayoría de preguntas sobre la ecología de una población hemos de conocer primero su tamaño con una cierta precisión. Para decidir, por ejemplo, cuántos animales se pueden cazar o pescar, o si hace falta aplicar un tratamiento para controlar una plaga, o si una determinada especie se encuentra en peligro de extinción, el primer paso es siempre determinar cuántos individuos hay en las poblaciones correspondientes.

En algunos casos es posible contar todos los individuos de una población. Un ejemplo de ello serían los censos de población (de personas) que se realizan en muchos países, o los contajes de individuos a

partir de fotografías de poblaciones enteras. Sin embargo, los contajes exhaustivos son posibles para muy pocos organismos y, en general, hemos de recurrir a **técnicas de muestreo**. La evaluación del tamaño poblacional total a partir de unas muestras obtenidas de la población es un problema de inferencia estadística. El muestreo es siempre un proceso iterativo asintótico en el que la información se va acumulando hasta que se alcanza un nivel que se considera satisfactorio, el cual resulta de un compromiso entre el deseo de minimizar el esfuerzo y la necesidad de conseguir buenas estimas del tamaño poblacional. Es por este motivo que el tipo de muestreo más adecuado en cada caso no depende sólo del sistema ecológico que se está estudiando, sino también del uso que se quiere dar a los datos.

Existen dos grandes estrategias de muestreo para estimar el tamaño de las poblaciones. La primera se basa en el censo de unidades espaciales de tamaño conocido (volúmenes de agua, superficies, transectos lineales...) en un momento determinado, y se aplica tanto a organismos sésiles como móviles. La segunda consiste en censos extendidos en el tiempo y acostumbra a utilizarse para organismos móviles. Los supuestos que hay detrás de estas dos aproximaciones son distintos y, por tanto, las trataremos por separado.

3.3. CENSOS EN UNIDADES ESPACIALES

El procedimiento general consiste en contar todos los individuos que hay en diversas unidades de muestreo de tamaño conocido. Estas unidades reciben el nombre de parcelas y en principio pueden tener cualquier forma, aunque lo más habitual es que sean rectangulares o circulares. En general los contajes correspondientes a cada parcela se combinan para obtener una estima de la densidad de población. Para obtener una buena estima se requiere que: (1) el recuento de individuos en cada parcela sea exacto, (2) la superficie (o volumen) de la unidad de muestreo se conozca con precisión, y (3) las unidades de muestreo sean **representativas** del conjunto del área de interés. Si se quiere estimar el tamaño total de la población a partir de la densidad se requiere también que (4) la superficie (o volumen) total ocupado por la población sea conocida. El tercero de los requisitos anteriores acostumbra a ser crítico y, para alcanzarlo, hace falta diseñar cuidadosamente el procedimiento de muestreo. En general, las cuatro decisiones críticas que se deben tomar cuando se diseña un muestreo son: ¿qué forma han de tener las parcelas?, ¿cuál ha de ser su tamaño?, ¿cuántas se han de muestrear? y ¿cómo se han de distribuir en el espacio?

En relación a la **forma** se han de considerar dos cuestiones. En primer lugar el **efecto borde**: los límites de las parcelas acostumbran a ser una fuente de sesgo en las estimaciones y, por tanto, es deseable reducir la relación entre la longitud del borde y el área de la parcela. Esta relación es menor en un cuadrado que en un rectángulo, y es mínima en un círculo. En segundo lugar cabe considerar que, para un mismo tamaño, formas más alargadas acostumbran a cruzar más unidades de hábitat distintas y favorecen, por tanto, la representatividad. En este sentido el tamaño ideal en cada caso dependerá de la heterogeneidad espacial de la zona de estudio.

Si nos movemos dentro de rangos razonables en relación a las dimensiones del sistema estudiado, el **tamaño y número** n de parcelas no debería modificar la **exactitud** de la estima, pero sí su **precisión**; es decir, el tamaño del intervalo de confianza que se establece alrededor del valor esperado. Si suponemos que los valores obtenidos obedecen a una distribución normal, cada uno de los lados del intervalo de confianza (CI) se puede calcular como

$$CI_{1-\alpha} = t_{\alpha} \cdot s_E \quad 3.1$$

donde t_{α} es el valor de la t de Student para $n - 1$ grados de libertad y un nivel de confianza igual a $(1 - \alpha)$, y s_E es el error estándar de la media, el cual se calcula a partir de la desviación estándar (s) como

$$s_E = \frac{s}{\sqrt{n}} \quad 3.2$$

En general la precisión aumenta (CI disminuye) a medida que incrementamos el tamaño de las unidades de muestreo, ya que obtenemos una mejor estima de la densidad dentro de cada parcela. Igualmente

te, la precisión aumenta si muestreamos un número mayor de parcelas (aumentamos n). De hecho, si la desviación estándar se mantiene constante la precisión aumenta con la raíz de n . Habitualmente, si mantenemos constante el área total muestreada, los menores errores estándar se obtienen muestreando el mayor número posible de parcelas relativamente pequeñas, aunque la solución más eficiente depende de la distribución de los individuos en cada caso y de factores como el efecto borde.

Problema 3.1. Supongamos que realizamos un muestreo preliminar para diseñar un muestreo más extensivo con el objetivo de determinar la densidad de una población de organismos. Los resultados del muestreo preliminar indican que el número promedio de individuos observados por muestra (\bar{N}) es de 25 y la desviación estándar (s) es de 5,0. ¿Cuál sería el número de parcelas necesario para conseguir una precisión (entendida como el intervalo de confianza del 95%) de ± 2 individuos por muestra?

Solución. Sabemos que el tamaño del intervalo de confianza de una distribución normal se puede calcular como

$$CI_{1-\alpha} = t_{\alpha} \cdot s_E = t_{\alpha} \cdot \frac{s}{\sqrt{n}}$$

Si reordenamos los términos y sustituimos los valores conocidos, considerando que $t_{0,05}$ es aproximadamente igual a 2 siempre que el tamaño de muestra no sea muy pequeño (véase apartado 16.1), tenemos

$$n = \left(\frac{t_{0,05} \cdot s}{CI_{1-\alpha}} \right)^2 = \left(\frac{2,0 \cdot 5,0}{2,0} \right)^2 = 25$$

Hemos de muestrear, por tanto, un mínimo de 25 parcelas.

Una vez decidida la forma, el tamaño y el número de parcelas, se ha de decidir la mejor manera de distribuir las parcelas en el área de estudio. En principio lo más sencillo sería distribuir las parcelas de una manera sistemática (p. ej., a intervalos de distancia regulares), pero este tipo de distribución conlleva problemas importantes cuando existe algún tipo de regularidad en la variabilidad ambiental. En general, los métodos de inferencia estadística requieren que las unidades de muestreo se distribuyan al azar; es decir, que cada una de las parcelas potenciales en que podríamos dividir la zona de estudio tenga la misma probabilidad de ser muestreada. Esta estrategia se denomina **muestreo aleatorio simple**, y es la aproximación más deseable en la mayoría de casos. Sin embargo, a veces puede ser conveniente dividir la zona que se quiere estudiar en subunidades y realizar un muestreo aleatorio independiente dentro de cada una de ellas. Este procedimiento recibe el nombre de **muestreo aleatorio estratificado** y se acostumbra a aplicar cuando: (1) se requieren estimas de la densidad poblacional y de los intervalos de confianza para cada sub-población por separado, (2) las problemáticas del muestreo difieren entre las distintas unidades dentro de la zona de estudio, o (3) la heterogeneidad espacial hace que la precisión de las estimaciones aumente si estratificamos el muestreo. Una vez realizado el conteo dentro de cada subunidad o estrato, estimar la densidad promedio (\bar{X}) es sencillo

$$\bar{X} = \frac{\sum_{b=1}^L n_b \cdot \bar{X}_b}{n} \quad 3.3$$

donde n_b es el número de unidades de muestreo en el estrato b , L es el número de estratos, n el número total de unidades de muestreo, y \bar{X}_b es la estima correspondiente al estrato b .

Problema 3.2. Supongamos que realizamos un muestreo para determinar la densidad de una población de nutrias que abarca tres ríos distintos. Previamente se ha determinado que existen diferencias entre éstos que justifican un muestreo estratificado en que cada uno de los ríos (1, 2 y 3) corresponde a un estrato. Cada unidad de muestreo corresponde a 1 km de trayecto del río. Las densidades medidas en cada uno de los ríos son: $\rho_1 = 0,12$ nutrias·km⁻¹, $\rho_2 = 0,17$ nutrias·km⁻¹, y $\rho_3 = 0,03$ nutrias·km⁻¹. Las longitudes (l) de los ríos son de 17, 5 y 23 km para 1, 2 y 3, respectivamente. ¿Cuál es la densidad promedio del conjunto de la población?

Solución. Si aplicamos directamente la ecuación 3.3 obtenemos:

$$\bar{\rho} = \frac{\sum_{b=1}^L n_b \cdot \bar{\rho}_b}{n} = \frac{l_1 \cdot \rho_1 + l_2 \cdot \rho_2 + l_3 \cdot \rho_3}{l_1 + l_2 + l_3} = \frac{17 \cdot 0,12 + 5 \cdot 0,17 + 23 \cdot 0,03}{17 + 5 + 23} = 0,080 \text{ ind.} \cdot \text{km}^{-1}$$

3.4. CENSOS REPETIDOS EN EL TIEMPO

Otro método muy utilizado para estimar el tamaño de una población consiste en capturar una parte de los individuos, marcarlos, soltarlos de nuevo, y re-muestrearlos posteriormente para determinar cuántos individuos están marcados. Este tipo de técnicas se conocen con el nombre de **captura-recaptura** y se utilizan fundamentalmente en organismos móviles. Tienen la ventaja de que nos pueden proporcionar información no sólo sobre el tamaño de la población, sino también sobre la natalidad, la mortalidad y las tasas migratorias. En contrapartida, la obtención de los datos acostumbra a requerir un esfuerzo importante y a menudo implica hacer unas suposiciones muy restrictivas sobre las características de la población estudiada.

Existen varios métodos de captura-recaptura (Krebs 1999). El más sencillo es el **método de Petersen**, que se basa en una única recaptura y supone que el tamaño de la población se mantiene constante durante el periodo de estudio. El procedimiento básico consiste en marcar con un único tipo de marca un conjunto de individuos y realizar una sola recaptura pasado un periodo de tiempo relativamente corto para ver qué proporción de individuos están marcados. La información de que disponemos es el número de individuos marcados en el primer muestreo (M), el número total de individuos capturados en el segundo muestreo (C), y el número de éstos que estaban marcados (R). Si suponemos que la fracción de individuos marcados no varía entre muestreos ($N/M = C/R$), podemos estimar el tamaño de la población (N) como

$$\hat{N} = \frac{C \cdot M}{R} \quad 3.4$$

Sin embargo, éste es un estimador sesgado de N , por lo que cuando el tamaño de muestra es pequeño es preferible introducir la corrección siguiente (estimador de Seber)

$$\hat{N} = \frac{(C+1) \cdot (M+1)}{R+1} - 1 \quad 3.5$$

El cálculo de los intervalos de confianza es también sencillo, aunque la aproximación más adecuada depende de los valores concretos de R y C (Krebs 1999), y no lo veremos aquí. En cualquier caso es muy importante tener claro que al utilizar las ecuaciones anteriores estamos suponiendo que: (1) el tamaño de la población no se modifica entre los dos muestreos, (2) todos los individuos tienen la misma probabilidad de ser capturados, (3) el marcaje no modifica la probabilidad de captura de los individuos (las marcas no producen una mortalidad diferencial ni modifican el comportamiento de manera relevante), y (4) las marcas no se pierden y son reconocidas inmediatamente durante la recaptura. En los casos reales existen múltiples factores que pueden llevar a que uno o más de los supuestos anteriores no se cumplan. En esos casos, al igual que si estamos interesados en estimar también otros parámetros demográficos, hemos de recurrir a múltiples muestreos sucesivos en el tiempo y a técnicas estadísticas más complejas.

Problema 3.3. Para estimar el tamaño de una población cerrada se capturan y marcan 16 individuos. Pasado un cierto tiempo, cuando los individuos marcados se han dispersado en la población, se vuelve a realizar un muestreo. Esta vez se capturan 20 individuos, el 25% de los cuales estaban marcados. ¿Cuál es el tamaño de la población?

Solución. Sabemos que

$$\hat{N} = \frac{(C+1) \cdot (M+1)}{R+1} - 1$$

En nuestro caso

$$\hat{N} = \frac{(C+1) \cdot (M+1)}{R+1} - 1 = \frac{(20+1) \cdot (16+1)}{5+1} - 1 = \frac{21 \cdot 17}{6} - 1 = 58,5 \approx 59 \text{ ind.}$$

3.5. LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS INDIVIDUOS EN LAS POBLACIONES

Aunque el tamaño de una población es el principal parámetro que hemos de conocer para comenzar a estudiar su demografía, la distribución espacial de los individuos dentro de la población nos puede proporcionar mucha información adicional. Es más, tal y como hemos visto en la sección 3.3, la distribución espacial determina, en parte, cual es la mejor estrategia posible para estimar el tamaño de la población. Idealmente, el diseño del muestreo debería reflejar la distribución de los organismos. Diversos tipos de distribuciones son posibles. En un caso hipotético en el que no actuase ningún proceso direccional esperaríamos una **distribución aleatoria**. En este caso cualquier porción del espacio (superficie o volumen) tendría la misma probabilidad de estar ocupada por un individuo. Aunque es posible encontrar poblaciones en las que los individuos se distribuyen de este modo, no es ni mucho menos lo más frecuente. Muchos organismos presentan una **distribución agregada** (o de contagio), en cuyo caso la probabilidad de encontrar un nuevo individuo aumenta en las proximidades de otros individuos, como ocurre con las especies coloniales. En otros casos la **distribución es uniforme** (o regular), y la probabilidad de encontrar un nuevo individuo disminuye cuando nos encontramos cerca de otro. Éste sería el caso, por ejemplo, de las especies territoriales.

Cuando la distribución es al azar, la distribución estadística que describe la ocurrencia de los organismos dentro de las unidades de muestreo es la distribución de Poisson. A diferencia de la distribución normal esta distribución es discontinua y asimétrica: es discontinua porque el número de ocurrencias dentro de una unidad de muestreo es un número entero; y asimétrica porque las probabilidades de ocurrencia son pequeñas y no existe ninguna clase por debajo de cero. La distribución de Poisson presenta una propiedad muy interesante, ya que su media es igual a su variancia ($\bar{X} = s^2$). Para comprobar si en un caso concreto la distribución de los organismos es al azar basta, pues, con determinar si \bar{X} es significativamente distinto de s^2 , donde la variable X se refiere, en este caso, a la densidad poblacional. La manera más sencilla de hacerlo es utilizando una prueba de bondad de ajuste (apéndice matemático), mediante la cual calculamos cuál sería la probabilidad de obtener un cierto cociente entre la variancia y la media si ambas fueran realmente iguales. En particular, tenemos que

$$\chi^2 = \frac{s^2}{\bar{X}} \cdot (n - 1) \quad 3.6$$

donde n es el número de unidades muestrales. El valor observado de χ^2 lo comparamos con el valor teórico correspondiente a $n - 1$ grados de libertad y al nivel de confianza $(1 - \alpha)$ con el que queremos realizar el test y, según el resultado, tenemos que:

- Si $\chi^2_{1-\alpha/2} \leq \chi^2 \leq \chi^2_{\alpha/2}$ aceptamos que $\bar{X} = s^2$ (distribución aleatoria).
- Si $\chi^2 > \chi^2_{\alpha/2}$ aceptamos que $\bar{X} < s^2$ (distribución agregada).
- Si $\chi^2 < \chi^2_{1-\alpha/2}$ aceptamos que $\bar{X} > s^2$ (distribución uniforme).

Existen otras maneras de aproximarse al problema de las distribuciones espaciales de los organismos. Una de las más usadas para organismos sésiles (p. ej., plantas) es el análisis de la **distancia al vecino más próximo**. Este parámetro es interesante porque nos da una idea de la intensidad (o de la probabilidad) de la interacción entre individuos. Si la distribución es al azar esperaríamos que la distancia media al vecino más próximo (\bar{r}_E) fuera

$$\bar{r}_E = \frac{1}{2 \cdot \sqrt{\rho}} \quad 3.7$$

donde ρ es la densidad de la población. Como en los casos anteriores, existen tests estadísticos que permiten determinar si la distancia promedio observada (\bar{r}_O) es significativamente distinta a la esperada (\bar{r}_E). El más simple consiste en computar el estadístico z como

$$z = \frac{\bar{r}_O - \bar{r}_E}{s_{E,r}} = \frac{\bar{r}_O - \bar{r}_E}{\frac{0,2614}{\sqrt{N \cdot \rho}}} \quad 3.8$$

donde $s_{E,r}$ es el error estándar de la distancia esperada y N es el número total de individuos muestreados. Consideraremos que la distribución es agregada si $|z| > 1,96$ y $\bar{r}_O < \bar{r}_E$, mientras que ésta será uniforme si $|z| > 1,96$ y $\bar{r}_O > \bar{r}_E$; en el caso que $|z| < 1,96$ se considera que la distribución es aleatoria.

Problema 3.4. Se muestrea una población de plantas mediante dos métodos distintos. Por una parte se distribuyen 10 parcelas de 10 m² al azar y se cuentan todos los individuos presentes en ellas. Con este método se estima una densidad media de 13 individuos por parcela, con una desviación estándar de 1. Por otra parte se mide la distancia al vecino más próximo de 50 individuos de la población. El promedio de ésta vale 0,6 metros. Comparar los dos métodos y determinar qué tipo de distribución tienen los individuos en la población.

Solución. Si utilizamos la media y la desviación estándar de los contajes para testar si la distribución corresponde a una Poisson, obtenemos

$$\chi_0^2 = \frac{s^2}{\bar{X}} \cdot (n-1) = \frac{1^2}{13} \cdot (10-1) = 0,69$$

este valor es menor que $\chi_{1-\alpha/2}^2 (= 2,70)$ (gl = 9) y, por tanto, aceptamos que $\bar{X} > s^2$ (distribución uniforme). Por otra parte, si utilizamos el método del vecino más próximo (con la densidad correspondiente de 1,3 ind·m⁻²), tenemos que

$$\bar{r}_E = \frac{1}{2 \cdot \sqrt{\rho}} = \frac{1}{2 \cdot \sqrt{1,3}} = 0,44 \text{ m}$$

esta distancia es menor que la observada (= 0,6 m), lo cual sugiere que la distribución es uniforme. Para testar si esta tendencia es significativa calculamos el estadístico z

$$z = \frac{\bar{r}_O - \bar{r}_E}{s_{E,r}} = \frac{\bar{r}_O - \bar{r}_E}{\frac{0,2614}{\sqrt{N \cdot \rho}}} = \frac{0,60 - 0,44}{\frac{0,2614}{\sqrt{50 \cdot 1,3}}} = 4,98$$

como $z > 1,96$ aceptamos que la distribución es, efectivamente, uniforme. En este caso ambos métodos sugieren el mismo patrón de distribución espacial de los individuos en la población. Como veremos más adelante, éste no es siempre el caso.

3.6. SÍNTESIS

En este capítulo hemos visto qué es una población ecológica y qué parámetros se utilizan para caracterizar su tamaño. La determinación de éste es fundamental, ya que toda la demografía (capítulos 3 a 8) se basa en estudiar cómo el tamaño poblacional varía con el tiempo. Aunque teóricamente es posible contar todos los individuos de una población, esta aproximación es a menudo impracticable y normalmente se debe recurrir a contajes parciales (muestreos) con los que se estima el tamaño total. Estos muestreos pueden ser de dos grandes tipos según si (1) muestreamos unidades espaciales de tamaño conocido, o (2) realizamos censos repetidos en el tiempo. En el primer caso contamos todos los individuos presentes en un cierto número de unidades de muestreo (parcelas) para obtener una estima de la densidad poblacional que luego usaremos para calcular el total de individuos de la población. En este caso es importante definir la forma, tamaño, número y distribución de las parcelas de manera que obtengamos la precisión requerida con el menor esfuerzo posible. La segunda aproximación, aplicable a organismos móviles, consiste en capturar parte de los individuos de la población, marcarlos, y re-muestrearlos posteriormente para determinar qué fracción de los individuos había sido marcada originalmente. Este método es muy potente, ya que nos puede aportar información no sólo sobre el tamaño poblacional sino también sobre otros parámetros demográficos. En contrapartida, requiere un esfuerzo

considerable y, en sus versiones más simples, se basa en suposiciones poco realistas: básicamente que el tamaño de la población se mantiene constante entre muestreos y que los individuos son capturados al azar independientemente de si están o no marcados. Finalmente, hemos visto que la distribución espacial de los individuos en las poblaciones (aleatoria, agregada o uniforme) es un parámetro ecológico relevante, y hemos estudiado con algún detalle dos de los métodos que existen para determinarla.

3.7. APPLETS DE LOS MODELOS

Applet 3.1. Marcaje y recaptura

Este *applet* ilustra el método de Petersen de marcaje y recaptura tal y como lo hemos visto en este capítulo. De forma resumida, lo que hace el método es muestrear M individuos de una población cuyo tamaño queremos estimar, los cuales se marcan y se sueltan de nuevo. Al cabo de un cierto tiempo se muestrean de nuevo C individuos de la misma población y se observa si llevan o no marca; supongamos que R de estos C individuos llevan marca. A partir de los valores de M , C y R se puede efectuar una estimación del tamaño de la población en el momento de marcar.

El *applet* permite elegir el tamaño poblacional o hacer que éste sea determinado al azar (poniendo 0 como tamaño de la población), de modo que éste sea desconocido para el usuario. El *applet* permite también estudiar el efecto de que las distintas hipótesis en las que se basa el método no se cumplan. Las simulaciones se pueden hacer de una en una o realizando un cierto número de réplicas, elegido por el usuario. En este último caso se obtiene un intervalo de confianza empírico para la estima del tamaño poblacional.

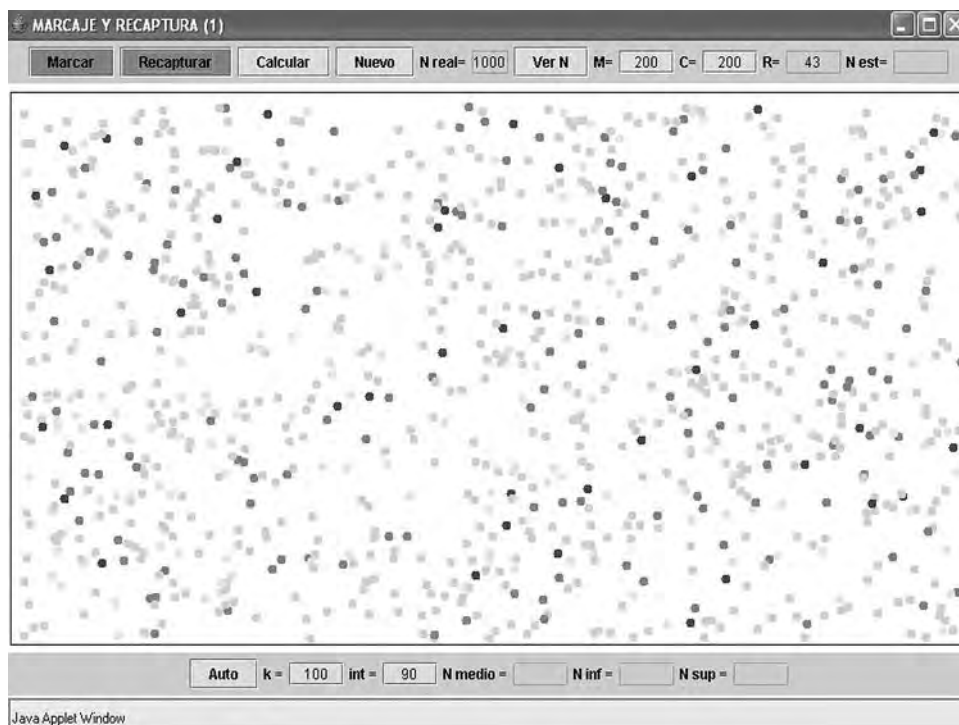


Figura 3.1. Ejemplo de ejecución del *applet* 3.1 de marcaje y recaptura.

Applet 3.2. Distribución espacial

Este *applet* permite estudiar la estructura espacial de poblaciones generadas por el propio programa. En primer lugar se genera una población con una serie de parámetros fijados por el usuario: (1) número de individuos; (2) grado de agregación o repulsión entre los individuos; y (3) distancia que alcanzan los efectos de la agregación o repulsión. La distribución espacial de puntos se genera mediante un proceso de Poisson heterogéneo. A continuación el *applet* permite analizar la distribución espacial de la población generada utilizando los métodos del cociente variancia/media y de la distancia al vecino más próximo.

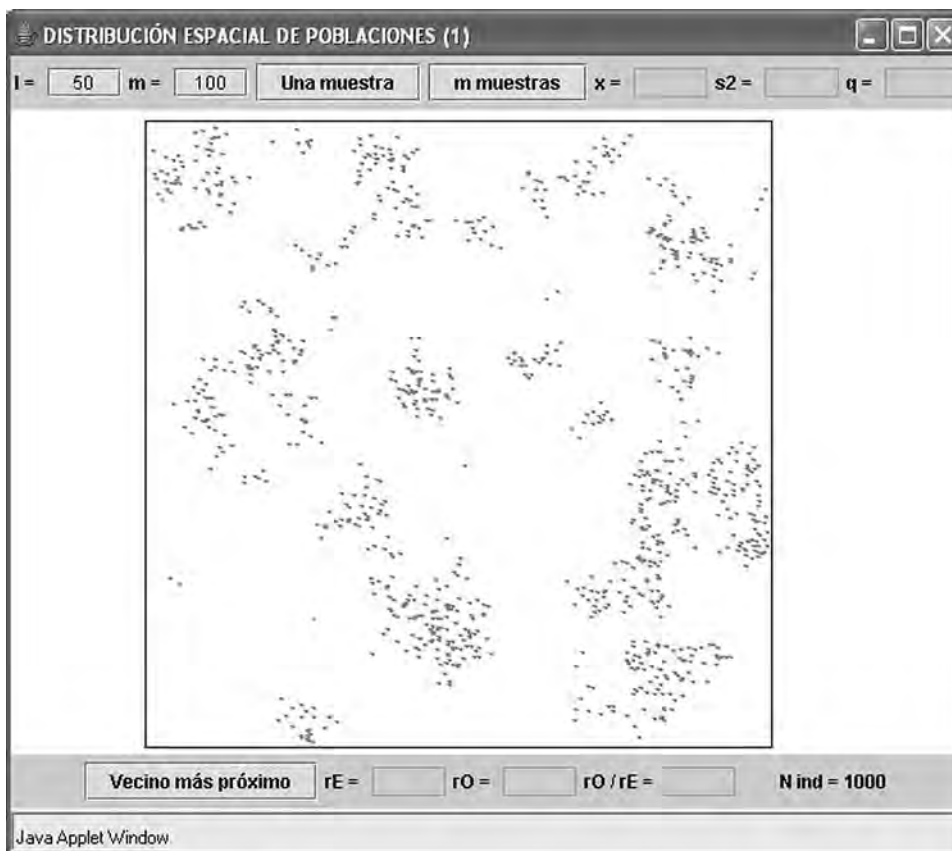


Figura 3.2. Ejemplo de ejecución del *applet* 3.2 de distribución espacial de poblaciones.

3.8. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 3.5. Se utilizaron estaciones fijas de escucha para estimar las abundancias de diversas especies de passeriformes en los carrizales del Delta del Ebro (Martínez-Vilalta *et al.* 1998). Las estaciones de escucha se repartieron de manera aproximadamente sistemática por los carrizales del Delta. En cada estación se contabilizaban todos los machos cantores detectados en períodos de 10 minutos, repartidos durante la estación de cría. En la tabla siguiente se muestra el número de machos distintos detectados por punto de muestreo en cada uno de los carrizales estudiados (el tamaño de éstos en hectáreas está indicado entre paréntesis).

Especie	Alfacada (35)	Canal Vell (39)	Encanyis- sada (339)	Garxal (30)	Olles (37)	Platjola (28)	Vilacoto (160)
<i>Cettia cetti</i>	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00	0,00	0,14
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	0,80	3,50	1,29	1,00	2,50	2,50	1,86
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	0,90	2,00	1,06	1,50	1,25	1,83	1,00
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	0,10	0,25	0,09	0,50	0,25	0,00	0,29
<i>Locustella luscinioides</i>	0,70	0,75	1,43	0,00	0,25	0,33	2,00
<i>Cisticola juncidis</i>	1,90	2,75	2,63	3,50	3,25	4,00	3,43
<i>Panurus biarmicus</i>	0,20	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Emberiza schoeniclus</i>	0,40	1,25	1,09	1,00	0,00	0,00	2,29

Si suponemos que los muestreos permitieron detectar todos los machos de cada especie en una área de 3,0 ha (para *A. arundinaceus*) o 1,5 ha (para el resto de especies, de canto menos potente) alrededor de la estación de escucha, estimar el tamaño poblacional total de cada una de las especies en el conjunto de la zona estudiada.

Solución. El diseño del censo se asemeja a un muestreo estratificado. Si multiplicamos, en cada caso, el número de machos por punto de muestreo en cada carrizal por el tamaño de éste obtenemos el número total estimado por especie y zona. Por ejemplo, el número total de machos (o de parejas) de *Acrocephalus melanopogon* en la Encanyissada será

$$N_{Enc} = \frac{0,09 \text{ ind.}}{\text{punto}} \cdot \frac{\text{punto}}{1,5 \text{ ha}} \cdot 339 \text{ ha} = 20,3 \approx 20 \text{ ind.}$$

El proceso debe repetirse para el resto de localidades y especies, con lo que se obtienen los siguientes resultados:

Especie	N total (ind.)
<i>Cettia cetti</i>	25
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	728
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	257
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	76
<i>Locustella luscinioides</i>	585
<i>Cisticola juncidis</i>	1301
<i>Panurus biarmicus</i>	30
<i>Emberiza schoeniclus</i>	552

Problema 3.6. En un robleal de la costa este de los Estados Unidos se hizo un muestreo exploratorio en el que se estimó el área basal del bosque utilizando parcelas de diferentes tamaños (y formas) pero manteniendo el área total muestreada (= 1120 m²). Los resultados fueron los siguientes (Bormann 1953):

Tamaño parcela (m × m)	s (estandarizada a 4 m ²)	Núm. parcelas
4 × 4	50,7	70
4 × 10	47,3	28
4 × 20	44,6	14
4 × 70	41,3	4
4 × 140	34,8	2

(a) A igualdad de área muestreada, ¿cuál de los diseños anteriores sería más adecuado? ¿por qué? (b) ¿cuál sería el diseño más adecuado si el factor que determinara el coste fuera el número de parcelas y no el área total muestreada?

Solución

(a) El estadístico que determina el tamaño de los intervalos de confianza y, por tanto, la precisión de las estimas, es el error estándar (s_E)

$$s_E = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

Si lo calculamos para los datos de la tabla, obtenemos:

Tamaño parcela (m × m)	s_E
4 × 4	6,06
4 × 10	8,94
4 × 20	11,9
4 × 70	20,7
4 × 140	24,6

Claramente el primero de los diseños anteriores (70 parcelas de 4 × 4 m²) es preferible, ya que minimiza el error estándar.

(b) En este caso el último diseño (4 × 140 m²) sería preferible, ya que tiene la menor desviación estándar y, por tanto, también el menor error estándar si el número de parcelas muestreadas es constante.

Problema 3.7. Una parcela para contar individuos de una pequeña planta se dividió en 16 subunidades de 1 m². En el cuadro siguiente se pueden ver los resultados del conteo dentro de cada una de las subunidades:

3	0	5	1
5	7	2	0
3	2	0	7
3	3	3	4

Calcular la precisión (error estándar) utilizando dos formas distintas para las parcelas de medida (de 4 m² en ambos casos): (1) 2 × 2 m² (es decir, cada cuadrante corresponde a una parcela) y (2) 4 × 1 m² (cada columna corresponde a una parcela). ¿Cuál de las dos formas es más apropiada? ¿A qué se debe la distinta precisión según la forma en este caso?

Solución. En el primer caso las cuatro parcelas serían: (3, 0, 5, 7), (5, 1, 2, 0), (3, 2, 3, 3) y (0, 7, 3, 4). La media para cada una de ellas vale: 3,75, 2,00, 2,75 y 3,50, respectivamente. La media global es 3,0, y si calculamos la desviación y el error estándar

$$s_E = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

obtenemos $s = 0,79$ y $s_E = 0,40$.

En el segundo caso la media es igualmente 3,0, pero si calculamos s y s_E obtenemos 0,41 y 0,20, respectivamente. Elegiríamos, por tanto, la segunda opción, ya que comporta una mayor precisión. En este caso las parcelas alargadas permiten capturar mejor la heterogeneidad ambiental.

Problema 3.8. En la isla Daphne Major, dentro del archipiélago de las Galápagos, hay una población sedentaria de *Geospiza fortis*, uno de los llamados pinzones de Darwin. Esta especie se alimenta de semillas, y tanto el tamaño medio de las semillas consumidas como el rango de tamaños consumibles aumentan con el tamaño del pico. En marzo de 1976 se realizaron dos muestreos utilizando redes para capturar los pájaros. En el primero se capturaron y anillaron 751 individuos con anillas amarillas, y en el segundo se capturaron 421, 167 de los cuales ya estaban anillados. Dos años más tarde, en marzo de 1978, y después de una sequía muy intensa, se volvieron a realizar dos campañas de anillamiento. En la primera se capturaron 145 individuos; los cuales fueron marcados con anillas rojas. En la segunda campaña se capturaron 123 individuos, 39 de los cuales llevaban anillas rojas. Se pudo determinar también que el tamaño medio del pico aumentó significativamente entre 1976 y 1978. (a) Estimar el tamaño de la población en 1976 y en 1978. (b) ¿Qué podría haber causado el aumento en el tamaño del pico? (Problema basado en Boag & Grant 1981.)

Solución

(a) A partir de los datos del enunciado tenemos que en 1976 (antes de la sequía)

$$\hat{N} = \frac{(C+1) \cdot (M+1)}{R+1} - 1 = \frac{(421+1) \cdot (751+1)}{167+1} - 1 = 1888$$

mientras que en 1978

$$\hat{N} = \frac{(C+1) \cdot (M+1)}{R+1} - 1 = \frac{(123+1) \cdot (145+1)}{39+1} - 1 = 452$$

Por lo tanto, la población se redujo de 1888 a 452 individuos en sólo dos años.

(b) Esta espectacular reducción en el tamaño poblacional fue probablemente causada por la sequía. Es razonable pensar que ante la escasez de alimento los pinzones con el pico más grueso tuvieron supervivencias mayores (ya que el rango de semillas de las que pueden alimentarse es mayor), lo cual causó que el tamaño medio del pico de los supervivientes en 1978 fuera mayor que el de la población original en 1976. De hecho se trata de un ejemplo clásico (y extremadamente rápido) de selección natural.

Problema 3.9. En la tabla siguiente se presentan los resultados de diversas campañas sucesivas de anillamiento en una colonia de cría de gaviota de Audouin (*Larus audouinii*) en las islas Columbretes (Oro *et al.* 2004b). En cada campaña se anillaron todos los pollos nacidos en la colonia, y en las campañas sucesivas se registraron todos los individuos con anillas de cada año. En la tabla siguiente se muestran las probabilidades de recaptura de un año al siguiente para los individuos registrados entre 1995 y 2000. Se sabe que la probabilidad de supervivencia de un año al siguiente es de 0,79. Suponiendo que ésta sea constante y que no haya inmigración, estimar el número de gaviotas que emigran de la colonia cada año.

	1995	1996	1997	1998	1999	2000
Tamaño población (ind.)	1300	1080	980	400	170	180
Probabilidad recaptura	0,58	0,51	0,53	0,39	0,12	0,75

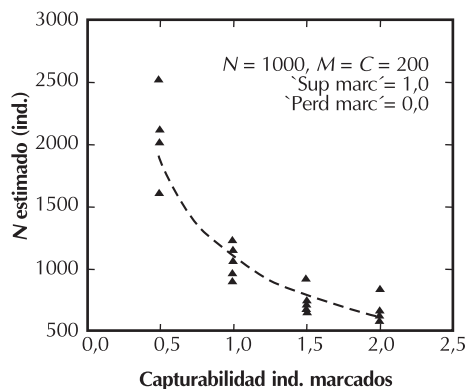
Solución. Si suponemos que no hay inmigración, y dado que todos los individuos son controlados, tenemos que el total de pollos anillados ha de ser igual al número de individuos que vuelven de nuevo a la colonia al año siguiente más los individuos que mueren más los que emigran a otras colonias. Por tanto, el número total de emigrantes será igual al número de supervivientes ($N \cdot$ supervivencia) menos los individuos que vuelven a la colonia (es decir, recapturados, $N \cdot P_{\text{recaptura}}$). Es decir, para los años considerados nuestra estima del número total de emigrantes sería:

$$\begin{aligned}
 1995 &\rightarrow 1300 \cdot (0,79 - 0,58) = 273 \text{ ind.} \\
 1996 &\rightarrow 1080 \cdot (0,79 - 0,51) = 302 \text{ ind.} \\
 1997 &\rightarrow 980 \cdot (0,79 - 0,53) = 255 \text{ ind.} \\
 1998 &\rightarrow 400 \cdot (0,79 - 0,39) = 160 \text{ ind.} \\
 1999 &\rightarrow 170 \cdot (0,79 - 0,12) = 114 \text{ ind.} \\
 2000 &\rightarrow 180 \cdot (0,79 - 0,75) = 7 \text{ ind.}
 \end{aligned}$$

Problema 3.10. Utilizar el *applet* 3.1 para estudiar los riesgos de no cumplir las siguientes suposiciones del método de marcaje-recaptura: (a) el marcaje no modifica la capturabilidad de los individuos, (b) el marcaje no modifica la supervivencia de los individuos, (c) las marcas no se pierden.

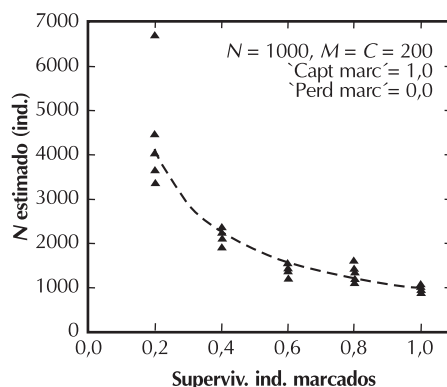
Solución. La manera más simple de estudiar los efectos de un determinado parámetro sobre las estimas de un modelo consiste en variar dicho parámetro manteniendo el resto de parámetros constantes. Ésta es la aproximación que utilizaremos aquí, aunque hemos de ser conscientes de que esta aproximación es problemática cuando existe algún tipo de interacción entre los parámetros. Si ejecutamos el *applet* 3.1 siempre con $N = 1000$ y $M = C = 200$, por ejemplo, y variamos el parámetro de interés dentro del rango permitido mientras mantenemos los otros dos parámetros constantes e iguales al valor supuesto por el método de marcaje y recaptura, tenemos:

(a) Si representamos las estimas (N) obtenidas en función de la capturabilidad de los individuos marcados, desde valores inferiores a los correspondientes a los individuos no marcados (0,5) hasta valores superiores (2,0), obtenemos:



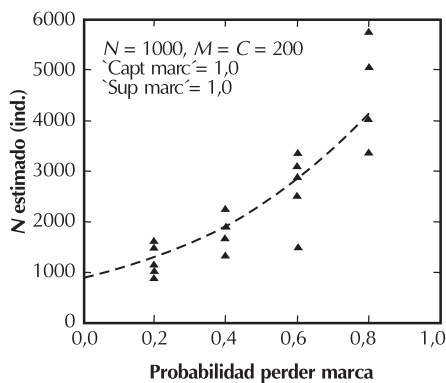
es decir, sobreestimamos el tamaño real cuando las marcas disminuyen la capturabilidad de los individuos, mientras que lo subestimamos si ocurre lo contrario.

(b) Si representamos ahora N en función de la supervivencia (relativa) de los individuos marcados:



vemos que tanto la exactitud como la precisión de nuestras estimas disminuyen dramáticamente a medida que la supervivencia de los individuos marcados se reduce.

(c) De manera similar, la exactitud y la precisión disminuyen drásticamente si se pierden las marcas:



[Nota: en las figuras anteriores se han utilizado siempre cinco réplicas.]

Problema 3.11. Los resultados que se presentan a continuación corresponden a datos obtenidos por estudiantes de prácticas de ecología (2º de Biología de la Universidad Autónoma de Barcelona) en los años 2001 y 2002. Los estudiantes midieron la distancia al vecino más próximo de individuos macho y hembra en una población de enebro (*Juniperus communis*) en el Pla de la Calma, Montseny. Se utilizaron parcelas cuadradas de 25 × 25 m² en las que se contaron todos los individuos.

	N (ind.)	\bar{r}_O (m)
Hembras	121	1,87
Machos	171	1,70
TOTAL	292	1,05

¿Cómo se distribuyen espacialmente los machos en esta población? ¿y las hembras? ¿y todos los individuos en conjunto?

Solución. El primer paso para responder a las preguntas del enunciado consiste en calcular las densidades de población correspondientes. Considerando que el área muestreada es siempre de 625 m², tenemos que las densidades son 0,194 ind·m⁻², 0,274 ind·m⁻² y 0,467 ind·m⁻² para hembras, machos, y el conjunto de la población, respectivamente. Si utilizamos la ecuación

$$\bar{r}_E = \frac{1}{2 \cdot \sqrt{\rho}}$$

para calcular la distancia al vecino más próxima esperada a partir de las densidades, obtenemos:

$$\begin{aligned} \bar{r}_{E, \text{entre hembras}} &= 1,14 \text{ m} \\ \bar{r}_{E, \text{entre machos}} &= 0,96 \text{ m} \\ \bar{r}_{E, \text{global}} &= 0,73 \text{ m} \end{aligned}$$

Estas distancias son menores que las observadas en todos los casos, sugiriendo una distribución regular. Sin embargo, para testar si las diferencias son significativas hemos de calcular el estadístico z

$$z = \frac{\bar{r}_O - \bar{r}_E}{S_{E,r}} = \frac{\bar{r}_O - \bar{r}_E}{\sqrt{N \cdot \rho}}$$

Si lo hacemos obtenemos:

$$\begin{aligned} z_{\text{entre hembras}} &= 13,6 \\ z_{\text{entre machos}} &= 19,5 \\ z_{\text{global}} &= 14,2 \end{aligned}$$

Como el valor absoluto siempre es mayor que 1,96 aceptamos que, en la población estudiada, tanto las hembras como los machos como el conjunto de los individuos se distribuyen de manera regular. Este patrón es típico en situaciones en las que la competencia intraespecífica es importante y, por tanto, los individuos tienden a espaciarse al máximo en la población.

Problema 3.12. En el diagrama siguiente se muestran los resultados de censos realizados en distintas parcelas dentro de una determinada área de estudio (Krebs 1999). Determinar si la distribución espacial de los individuos es aleatoria. ¿Son lógicos los resultados? ¿por qué?

8	6	3
5	4	2
3	3	2

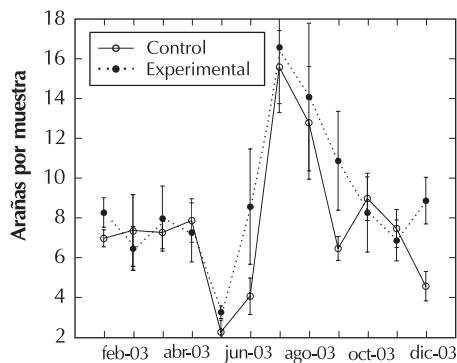
Solución. Si calculamos la media y la variancia vemos que ambas valen 4,00 y, por tanto, concluiríamos que la distribución es al azar. Sin embargo, basta mirar el cuadro anterior para darse cuenta de que en realidad existe un claro gradiente en la zona de estudio, con mayores abundancias hacia el extremo superior izquierdo. Situaciones como ésta ponen de manifiesto las limitaciones del índice s^2/\bar{X} para evaluar la distribución espacial de los organismos, ya que este índice es insensible a ciertos tipos de agregación. En estos casos sería conveniente utilizar medidas más detalladas, como por ejemplo la distancia al vecino más próximo.

Problema 3.13. ■ Se realizó un experimento de exclusión de artrópodos caminadores de las copas de los árboles mediante la aplicación de una cola en los troncos de 8 mandarinos (Piñol *et al.* datos inéditos). Durante el año 2003 se muestrearon mensualmente las copas de estos 8 mandarinos y de otros 8 árboles control, y de estas muestras se contaron las arañas recogidas. Antes de realizar el experimento suponíamos que habría más arañas en los árboles control que en los experimentales, ya que éstas no vuelan y, por tanto, les debería resultar más difícil alcanzar las copas de los árboles tratados con cola. (a) ¿Están los datos de acuerdo con esta hipótesis? (b) ¿Qué tipo de distribución espacial siguen las arañas? ¿Varía ésta a lo largo del año?

	Control								Cola en el tronco							
Enero	6	5	7	7	9	7	8	7	8	10	8	12	7	6	9	6
Febrero	8	5	4	4	2	7	11	18	3	3	5	10	6	10	10	5
Marzo	8	10	7	10	2	7	7	6	8	11	5	17	5	2	9	7
Abril	6	9	3	11	6	6	10	12	4	3	5	16	7	5	8	10
Mayo	4	4	1	0	1	1	4	3	3	2	4	3	3	3	3	5
Junio	2	3	1	7	4	4	3	9	5	12	2	8	2	1	14	25
Julio	11	22	10	22	21	15	11	13	3	13	13	6	22	28	22	26
Agosto	11	10	4	20	27	3	16	11	6	6	3	15	13	---	25	31
Septiembre	7	5	6	7	5	5	7	10	8	3	5	13	18	12	23	5
Octubre	13	12	10	6	4	8	11	8	5	8	6	16	5	---	2	16
Noviembre	10	3	6	10	11	8	6	6	8	5	2	7	12	6	9	6
Diciembre	3	1	4	8	6	5	5	5	7	10	8	12	5	6	15	8

Solución. Para resolver este problema con facilidad debemos utilizar una hoja de cálculo. Calculemos, para los 8 árboles control y para los 8 árboles experimentales, la media y la variancia del número de arañas en la muestra. Vale la pena notar que este número que obtenemos no es una estimación del tamaño de la población ni de la densidad absoluta; únicamente es una estimación relativa que sirve para comparar unos árboles con otros. Para obtener una estimación del valor absoluto hubiese sido necesario recoger todas las arañas de las copas de los mandarinos, tarea ciertamente mucho más laboriosa.

(a) Si representamos la variación de la media de arañas en los árboles control y en los experimentales vemos que no hay casi diferencia entre unos y otros. Más aún, de haber alguna diferencia sería en sentido contrario: en los meses de junio, septiembre y diciembre parece haber más arañas en los árboles experimentales que en los árboles control. Para confirmar esta suposición deberíamos realizar el test estadístico correspondiente (véase apéndice matemático), tarea que dejamos para el lector.



El conocimiento de la biología de las arañas ayuda a interpretar estos resultados, en un principio inesperados. Si bien es cierto que las arañas no pueden volar y que, por lo tanto, son incapaces de cruzar una barrera de cola entomológica, también es verdad que son capaces de fabricar hilos de seda que al soltarlos al viento las lleva de un sitio a otro. En cierto sentido, las arañas, aunque no tienen alas, pueden volar.

(b) Utilizaremos el método del cociente media/variancia. Calculemos la media y la variancia para cada mes de los árboles control y experimentales. A continuación calculemos el estadístico

$$\chi^2 = \frac{s^2}{\bar{X}} \cdot (n - 1)$$

Los resultados se encuentran en la siguiente tabla:

	Control			Cola en el tronco		
	Media	Var.	χ^2	Media	Var.	χ^2
Enero	7,0	1,4	1,43	8,3	4,2	3,58
Febrero	7,4	26,3	24,93	6,5	9,4	10,15
Marzo	7,3	5,1	4,90	8,0	20,9	18,25
Abril	7,9	9,6	8,49	7,3	17,6	17,03
Mayo	2,3	2,8	8,67	3,3	0,8	1,69
Junio	4,1	7,0	11,85	8,6	66,8	54,25
Julio	15,6	27,4	12,28	16,6	85,7	36,08
Agosto	12,8	64,5	35,41	14,1	110,1	46,73
Septiembre	6,5	2,9	3,08	10,9	49,0	31,53
Octubre	9,0	9,4	7,33	8,3	30,9	22,38
Noviembre	7,5	7,4	6,93	6,9	8,7	8,85
Diciembre	4,6	4,3	6,46	8,9	11,0	8,66

A continuación debemos buscar los valores límite de la χ^2 con $(n - 1) = 7$ grados de libertad. Si consideramos un valor $\alpha = 0,05$, estos valores son: $\chi^2_{0,025} = 1,69$ y $\chi^2_{0,975} = 16,01$. Observemos que el valor calculado de χ^2 sólo es inferior a $\chi^2_{0,025}$ (distribución regular) en dos ocasiones (enero-control, mayo-experimental, indicado en negrita en la tabla). Por otra parte, χ^2 es superior a $\chi^2_{0,975}$ (distribución agregada) en más ocasiones, dos en los árboles control y 7 en los árboles experimentales (indicados en cursiva). En el resto de casos debemos concluir que la distribución espacial de arañas es aleatoria. Este problema muestra que el tipo de distribución espacial puede variar a lo largo del año.

Problema 3.14. El valor del cociente variancia/media en 3 especies de fitoplancton arrojó los valores que se muestran en la tabla siguiente para 27 estaciones muestreadas en la ría de Vigo en julio de 1955 (Margalef 1974). ¿Qué tipo de distribución espacial siguen estas muestras? ¿Cómo se puede interpretar esta distribución?

	s^2/\bar{X}	Núm. divisiones en 24 h	Movilidad
<i>Stephanopsis costatum</i>	109,9	1-2	baja (diatomea)
<i>Eucampia zoodiacus</i>	4,6	1	baja (diatomea)
<i>Ceratium furca</i>	1,3	0,2-0,4	alta (flagelado)

Solución. Con 27 muestras, el estadístico χ^2 vale 2857 para *S. costatum*, 119,6 para *E. zoodiacus* y 33,8 para *C. furca*. El valor de χ^2_{α} para $\alpha = 0,025$ con $(n - 1) = 26$ gl es 41,9. Por tanto, la distribución es claramente agregada para las dos primeras especies y aleatoria para la tercera. Es obvio que cuanto más rápidamente se multiplique una especie, y más lenta sea en dispersar sus descendientes, tanto más fácilmente dará lugar a distribuciones agregadas.

3.9. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 3.15. ✎ Diversos estudios han mostrado que las especies que tienen una distribución más amplia también tienden a ser localmente más abundantes que las especies con una área de distribución más reducida. Existen diversas hipótesis para explicar este fenómeno. Una de las más populares mantiene que la relación se debe a que tanto la distribución como la abundancia local dependen de la amplitud del nicho ecológico (Brown 1984). ¿Por qué?

Problema 3.16. Se midió la biomasa aérea de una planta (en peso seco) utilizando diferentes tamaños de parcela. Los resultados fueron los siguientes:

Tamaño parcela (m ²)	Peso seco (g.parcela ⁻¹)	s (estandarizada por m ⁻²)
1	18,2	7,21
2	31,5	6,45
4	64,0	5,45
8	127,2	4,77
16	254,5	3,90

(a) Calcular las biomásas estimadas (en g·m⁻²) y los errores estándar en cada caso, considerando que el área total muestreada es siempre de 160 m². (b) Considerando que todas las parcelas son cuadradas calcular, en cada caso, qué porcentaje de la superficie total de la parcela queda a menos de 2,5 centímetros del borde. ¿Qué tamaño de parcela sería el más adecuado para estimar la biomasa? ¿por qué? ¿qué problema de muestreo puede explicar los resultados obtenidos?

Problema 3.17. ✎ Los transectos lineales son un método muy utilizado para censar animales. La idea es muy simple y consiste en desplazarse por la zona que se quiere muestrear siguiendo una trayectoria lineal y contando

todos los individuos detectados a menos de una distancia determinada (amplitud de banda). Sin embargo, un problema de este método es que en la mayoría de casos la probabilidad de detección disminuye con la distancia al observador, de manera que si queremos convertir los resultados del censo a abundancias absolutas hemos de conocer (o suponer) la relación entre detectabilidad y distancia. Supongamos un caso en el que se están censando dos especies de aves. En la tabla siguiente se muestran los resultados de un transecto lineal de 4 km de largo y con amplitud de banda de 100 m divididos en sub-bandas de 20 m. Estimar la densidad de población de ambas especies. [Nota: suponer que el observador tiene mucha experiencia y que (1) ha detectado todos los individuos en la sub-banda más próxima y (2) ninguno de los individuos ha sido contado más de una vez.]

Sub-banda	N especie A	N especie B
0-19,9 m	58	154
20-39,9 m	57	45
40-59,9 m	48	12
60-79,9 m	34	4
80-99,9 m	19	1

Problema 3.18. ■ González-Solis *et al.* (2001) utilizaron transectos lineales para estimar la densidad de población de tres especies de primates en un fragmento de mata atlántica en Brasil. Por motivos logísticos los autores estratificaron el muestreo considerando siete zonas distintas. Las densidades de población (ind. \cdot km⁻²) de la tabla siguiente están basadas en los resultados del muestreo. Estimar la densidad de población global y el tamaño de población para cada una de las tres especies.

Zona	Área (km ²)	<i>Cebus apella</i>	<i>Alouatta guariba</i>	<i>Brachyteles arachnoides</i>
A	150	5,29	0,00	6,20
B	100	3,11	0,00	0,46
C	130	4,25	0,00	0,00
D	80	17,84	1,56	4,63
E	120	10,93	2,33	2,09
F	250	2,61	1,52	2,34
G	170	1,43	0,00	0,70

Problema 3.19. ■ En junio de 2003 se muestrearon las copas de 8 mandarinos y se contaron los individuos de distintos grupos de artrópodos depredadores, organismos beneficiosos en el control biológico puesto que consumen gran cantidad de insectos plaga (Cañellas *et al.* resultados no publicados). Los resultados de los contajes se resumen en la tabla siguiente. Utilizando el método de la variancia/media y un nivel de significación $\alpha = 0,05$, determinar si la distribución de los individuos de los distintos grupos es regular, aleatoria o agregada.

Árbol	A	B	C	D	E	F	G	H
Coccinelidae (larvas)	2	13	14	4	11	17	67	7
Coccinelidae (adultos de <i>Adalia decempunctata</i>)	0	8	0	3	8	9	11	0
Coccinelidae (Scymninae)	3	2	3	1	3	3	2	1
Neuroptera (larvas)	2	2	2	4	5	4	8	0
Araneida	2	3	1	7	4	4	3	9

Problema 3.20. Se quiere estimar el tamaño de una población de ciervos en una reserva de caza para establecer un programa de aprovechamiento cinegético. Para conseguirlo se capturan 107 individuos en marzo del 2004 y se les colocan collares de colores. Estos collares se pueden detectar visualmente sin problemas siempre y cuando la distancia de observación no sobrepase los 2 km. Al cabo de tres meses se hace un censo que cubre el 70% de la superficie de la reserva. Los resultados son los siguientes: núm. total de ciervos detectados = 1232; núm. de ciervos observados a una distancia estimada inferior a los 2 km = 904; núm. total de ciervos observados que estaban marcados = 51; núm. de ciervos marcados observados a una distancia inferior a los 2 km = 48. (a) Estimar el tamaño de la población a partir de la densidad de población. (b) Estimar el tamaño de la población utilizando la información de "captura-recaptura". (c) Discutir brevemente las principales suposiciones que hay que hacer en cada caso. (d) En el caso hipotético de que la densidad de ciervos fuera aproximadamente constante en toda la reserva, ¿qué método sería el más adecuado para el recuento del año 2005?

Problema 3.21. Civantos & Forsman (2000) estudiaron una población de la lagartija *Psammotromus algirus* en el centro de España. Los autores realizaron cuatro muestreos en los que capturaron y marcaron (con el mismo tipo de marca) todos los individuos detectados en una parcela de 1,5 ha y registraron cuales de ellos correspondían a recapturas. Sus resultados se hallan resumidos en la tabla siguiente.

Individuos	Otoño de 1996	Primavera de 1997	Otoño de 1997	Primavera de 1998
Total capturados	227	185	52	40
Recapturados	-	168	51	40

Utilizar los datos para estimar (a) la densidad de población al inicio del estudio y (b) la tasa de mortalidad entre muestreos sucesivos. Un estudio previo ha permitido establecer que las tasas migratorias en esta población son negligibles. Considerar que a partir del segundo muestreo todos los individuos marcados que siguen vivos son detectados.

Problema 3.22. Hiraldo *et al.* (1996) estudiaron la población de cernícalo primilla (*Falco naumanni*) en el sur de España mediante el método de captura-recaptura. Si suponemos que la población estudiada es cerrada (no hay migraciones), determinar cuál es la tendencia en el tamaño de la población a partir de los datos de la tabla siguiente. Los individuos marcados corresponden al total de capturas en un año; los individuos recapturados indican el número de individuos capturados el año en curso que habían sido marcados el año anterior.

	1988	1989	1990	1991	1992	1993
Marcados	156	186	219	256	180	155
Recapturados		22	13	22	37	32

Problema 3.23. Utilizar el *applet* 3.1 para estudiar la relación entre el tamaño de muestra (M y C) y la precisión y exactitud de las estimas resultantes. Considerar $N = 1000$ ind. y que queremos una precisión suficiente para que el intervalo de confianza del 90% esté entre un 50% más y un 50% menos del valor real.

Problema 3.24. Los patrones espaciales se pueden estudiar también para pares (o combinaciones) de especies. Tirado & Pugnaire (2003) estudiaron la distribución de los arbustos *Asparagus albus* y *Ziziphus lotus* en una zona árida del sudeste de la península Ibérica (cabo de Gata), y encontraron que ambos arbustos presentan una distribución agregada y fuertemente asociada en la que *A. albus* (de menor porte) tiende a encontrarse preferentemente bajo matas de *Z. lotus*. En la tabla siguiente se muestran los resultados del estudio anterior en lo que respecta al éxito reproductivo de los individuos de *A. albus* según si éstos crecen aislados o asociados a una mata de *Z. lotus*.

Variable	Asociados a <i>Z. lotus</i>	Aislados	Significación estadística de la diferencia
Número (N) de tallos	35,8 ± 12,9	27,5 ± 5,0	no significativa
N de flores por planta	20.250 ± 6193	3505 ± 2.516	significativa
N de frutos por planta	5813 ± 1834	826 ± 740	significativa
Supervivencia de las plántulas (después de 9 meses)	32,5%	10,0%	significativa

Comentar los resultados. ¿Qué mecanismos podrían explicar el fenómeno observado?

Problema 3.25. Se realizó un experimento de colonización de superficies experimentales de 25 cm² inicialmente limpias por el anfípodo marino *Erichthonius brasiliensis* (Connell *in* Margalef 1974). Durante unos días se contó el número de tubos de residencia del anfípodo y se midió la distancia media de todos los tubos al vecino más próximo. ¿Qué tipo de distribución espacial presentan estos organismos y cómo varía a lo largo del tiempo?

Días	1	2	3	4	5	6	7	8	20
Número de individuos	9	14	27	40	45	44	36	33	23
Distancia media al vecino más próximo (cm)	0,90	0,76	0,57	0,51	0,54	0,53	0,56	0,59	0,76

Problema 3.26. Green & Evans (*in* Krebs 1999) estimaron el tamaño de una población de liebres en Minessotta (EE.UU.) en el invierno de 1932-33 utilizando el método de captura-recaptura. En un primer muestreo capturaron y marcaron 948 individuos; en un segundo muestreo capturaron 421 individuos de los cuales 167 tenían marcas. (a) ¿Cuál es el tamaño estimado de la población? (b) Dados los resultados obtenidos, si os dijeran que la población tiene en realidad 4000 individuos, ¿sería razonable la estimación obtenida?

4. CRECIMIENTO EXPONENCIAL DE POBLACIONES

En el capítulo anterior hemos visto qué es una población y cómo se estima su tamaño; a partir de aquí (y hasta el capítulo 8) nos vamos a ocupar de la **dinámica de poblaciones**, es decir, de cómo su tamaño varía en el tiempo. Consideremos en primer lugar un tipo de poblaciones idealizadas en las cuales todos sus individuos son idénticos en lo que se refiere a natalidad y mortalidad. Estas poblaciones poseen una única variable característica: el **número de individuos**, N . El modelo exponencial, que trataremos en este capítulo, es el modelo más elemental de crecimiento de este tipo de poblaciones. De acuerdo con este modelo las poblaciones crecen (o decrecen) sin control, indefinidamente. Como en su tasa de crecimiento no influye el tamaño de la propia población, este tipo de crecimiento se denomina también **crecimiento independiente de la densidad**. Se presentan dos versiones del modelo exponencial, la continua y la discreta. Finalmente se introducen dos variaciones del modelo exponencial básico que hacen que deje de ser determinista: la estocasticidad ambiental y la estocasticidad demográfica. En el primer caso el ambiente influye en la tasa de crecimiento; en el segundo se considera el efecto del tamaño finito de la población en el crecimiento de la misma, el cual adquiere importancia en poblaciones de pequeño tamaño, a menudo en peligro de extinción.

4.1. CRECIMIENTO EXPONENCIAL CONTINUO

Denominemos N_t al número de individuos que componen una población en un momento t determinado. El problema fundamental de la demografía consiste en predecir cómo este número se modificará en el futuro. Se trata indudablemente de un problema complejo, pero veamos hasta donde podemos llegar utilizando sólo el sentido común y algunos conocimientos de biología básica. Si pensamos en todos los procesos que pueden hacer variar N_t , nos daremos cuenta enseguida de que éstos siempre se pueden dividir en cuatro tipos, dos que hacen aumentar N_t : nacimientos e inmigración, y dos que la hacen disminuir: muertes y emigración. Podemos expresar esta verdad general en la forma de una ecuación matemática

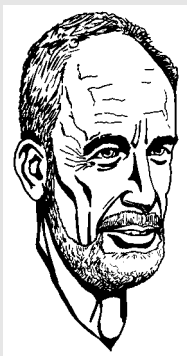
$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \quad 4.1$$

donde N_{t+1} es el tamaño de la población en el momento $t + 1$, B el número de **nacimientos**, D el de **muertes**, I el de **inmigrantes** y E el de **emigrantes** habidos en el periodo de tiempo entre t y $t + 1$.

La ecuación 4.1 se cumple siempre, pero no resuelve todavía nuestro problema de predecir N_t en cualquier momento del futuro. Para poder hacer predicciones concretas necesitamos simplificar nuestro problema introduciendo suposiciones; en otras palabras, necesitamos construir un modelo. Consideremos un tipo especial de poblaciones en las cuales $I = E = 0$. Estas poblaciones se denominan **poblaciones cerradas**, puesto que no intercambian individuos con el exterior y, en ellas, los dos únicos acontecimientos demográficos son los nacimientos y las muertes. La ecuación 4.1 puede entonces simplificarse a

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t + B - D \\ N_{t+1} - N_t &= B - D \\ \Delta N &= B - D \end{aligned} \quad 4.2$$

Paul R. Ehrlich



Nació en 1932 en Philadelphia, Estados Unidos. Actualmente es catedrático de Estudios Poblacionales en la Universidad de Stanford, en California, donde ha trabajado desde 1959. Sus contribuciones han sido revolucionarias en diversos campos de la ecología, tanto básica como aplicada. Sus primeros estudios demográficos con poblaciones de mariposas le llevaron a inventar, en colaboración con Peter Raven, el concepto de coevolución. Aunque nunca ha abandonado sus estudios con mariposas es conocido sobretudo por la aplicación de los conceptos de la ecología de poblaciones a la demografía humana. Uno de los primeros resultados fue el libro *The population bomb*, probablemente una de las obras más influyentes de la historia del movimiento ambientalista. En este libro, Ehrlich alertaba del problema de la superpoblación en una línea de argumentación ya avanzada por Thomas Malthus a finales del siglo XVIII y por Charles Darwin en el XIX: mientras que la población humana crece exponencialmente, la disponibilidad de recursos sigue una dinámica lineal y, en diversos casos, decreciente. Posteriormente, Ehrlich ha refinado estos argumentos considerando los consumos de recursos per cápita y contribuyendo a la invención de conceptos como la **Apropiación Humana de la Producción Primaria Neta** (HANPP en inglés). En las últimas décadas Ehrlich ha contribuido también notablemente al estudio de la biodiversidad y, en particular, de su relación con el funcionamiento de los ecosistemas.

Si el paso de tiempo se hace muy pequeño (infinitesimal) la ecuación anterior se convierte en la **ecuación diferencial**

$$\frac{dN}{dt} = B - D \quad 4.3$$

donde dN/dt es la derivada de N con respecto al tiempo y se interpreta como la tasa de cambio en el tamaño de la población en un momento determinado. En este modelo estamos suponiendo que los nacimientos y las muertes se producen de forma continua y, por tanto, que el tamaño de la población también varía continuamente. Centrémonos en B y en D . ¿De qué dependen el número de nacimientos y de muertes que se producen en un intervalo de tiempo muy pequeño? Seguramente dependerán de muchos factores, pero lo que parece seguro es que si hay más individuos en la población también habrá más nacimientos. Supongamos que esta dependencia es lineal

$$B = b \cdot N \quad 4.4$$

donde la constante de proporcionalidad b se denomina **tasa instantánea de natalidad**. Sus unidades son [nacimientos/(individuo·tiempo)], lo que en términos de dimensiones físicas equivale a tiempo⁻¹.

Con un razonamiento análogo para las muertes, podemos suponer que cuanto mayor sea el tamaño de la población más defunciones se producirán. Supongamos que esta dependencia es también lineal

$$D = d \cdot N \quad 4.5$$

donde la constante de proporcionalidad d se denomina **tasa instantánea de mortalidad** y sus unidades son las mismas que las de b (tiempo⁻¹).

Si sustituimos las ecuaciones 4.4 y 4.5 en la ecuación 4.3 obtenemos

$$\frac{dN}{dt} = (b - d) \cdot N \quad 4.6$$

La diferencia $(b - d)$ es una nueva constante que denotaremos r y que se denomina **tasa instantánea (o intrínseca) de crecimiento**. Las unidades de r son también de tiempo⁻¹. Con la sustitución de $(b - d)$ por r se obtiene la ecuación básica del modelo exponencial

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \quad 4.7$$

El valor de r determina si la población crece ($r > 0$), disminuye ($r < 0$) o se mantiene estable ($r = 0$) a lo largo del tiempo.

El modelo exponencial recibe este nombre porque la solución de la ecuación 4.7 es una función exponencial. Para resolver la ecuación utilizamos el método de la separación de variables

$$\int \frac{dN}{N} = \int r \cdot dt \Rightarrow \ln N + k_1 = r \cdot t + k_2 \Rightarrow \ln N = r \cdot t + (k_2 - k_1) \Rightarrow \ln N = r \cdot t + c$$

donde $c = k_2 - k_1$. El valor de la constante de integración c se puede calcular si consideramos que en el momento $t = 0$ hay N_0 individuos, de forma que $\ln N_0 = c$. Entonces,

$$\ln N = r \cdot t + \ln N_0 \quad 4.8$$

si se eliminan los logaritmos y denominamos N_t al valor de N al cabo de un tiempo t , se obtiene la ecuación

$$N_t = N_0 \cdot e^{r \cdot t} \quad 4.9$$

Ésta es la versión más conocida del modelo exponencial. Su representación gráfica corresponde a una curva que crece exponencialmente (si $r > 0$), decrece exponencialmente (si $r < 0$) o se mantiene constante (si $r = 0$). Si se toma el logaritmo del eje de ordenadas la curva exponencial se convierte en una recta de pendiente r (ecuación 4.8; Figura 4.1).

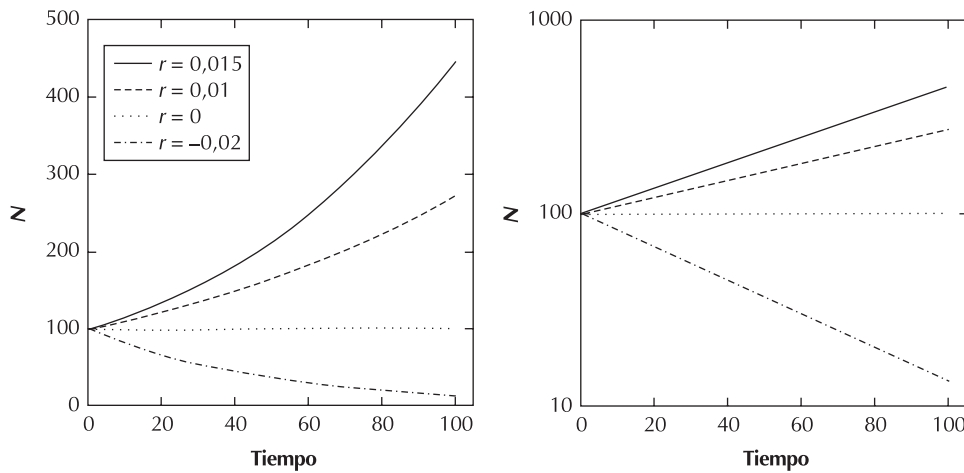


Figura 4.1. Crecimiento exponencial de poblaciones para cuatro valores de r . En la figura de la izquierda se observan curvas exponenciales crecientes (cuando $r > 0$), decrecientes (cuando $r < 0$) o sin variación (cuando $r = 0$). En la figura de la derecha se utiliza una escala logarítmica en el eje de ordenadas, por lo que las curvas se transforman en rectas de pendiente r .

Cuando se dispone de datos experimentales del tamaño de una población en distintos momentos, una manera sencilla de comprobar si éstos se ajustan al modelo exponencial es representarlos en escala logarítmica respecto al tiempo. Si la relación es lineal (lo cual se puede comprobar, por ejemplo, con un test de correlación; véase apéndice matemático) concluiremos que la población sigue un crecimiento exponencial con una r igual a la pendiente de la regresión.

La ecuación 4.9 permite calcular el tiempo que tardará una población en duplicar su tamaño (o, en general, en multiplicarlo por cualquier número). En la notación que hemos venido usando, duplicar el tamaño de población equivale a escribir $N_t = 2 \cdot N_0$. Entonces

$$2 \cdot N_0 = N_0 \cdot e^{r \cdot t} \Rightarrow \ln 2 = r \cdot t$$

Si denominamos τ al tiempo de duplicación éste será

$$\tau = \frac{\ln 2}{r} \quad 4.10$$

Obsérvese que cuanto mayor sea la tasa de crecimiento r de la población, menor será el tiempo de duplicación τ .

Las características del modelo exponencial lo hacen estrictamente aplicable sólo en circunstancias muy particulares, ya que raramente se dan unas condiciones que permitan un crecimiento tan rápido de las poblaciones. Siempre llega un momento en el que el alimento, el espacio o cualquier otro recurso empiezan a escasear, con lo que el crecimiento de la población se frenará. En estos casos el modelo logístico (capítulo 5) constituye una mejor aproximación a la realidad. No obstante, el modelo exponencial es perfectamente válido en algunos casos, como, por ejemplo, cuando una población coloniza un territorio virgen o cuando una catástrofe reduce drásticamente el tamaño poblacional.

Problema 4.1. Los pulgones (Aphididae, Homoptera) pueden crecer a velocidades extraordinariamente rápidas cuando colonizan un árbol, lo cual les convierte en plagas agrícolas de consideración. En una plantación de cítricos se midió en el mes de mayo una densidad de pulgón verde de los cítricos (*Aphis spiraecola*) de 200 ind. \cdot m⁻²; al cabo de una semana la densidad era de 285 ind. \cdot m⁻². Si suponemos que el crecimiento de la población sigue un modelo exponencial ¿cuál es el valor de la tasa instantánea de crecimiento? ¿Cuál será el tamaño de la población al cabo de otros 30 días? ¿Cuál es el tiempo de duplicación? Si suponemos que la superficie que ocupa un pulgón es de aproximadamente 10 mm², ¿cuánto tardaría la población en cubrir completamente la plantación estudiada?

Solución. Puesto que se conoce el tamaño de la población en dos momentos distintos separados por un intervalo de tiempo también conocido podemos aplicar la ecuación 4.9 para calcular r

$$N_t = N_0 \cdot e^{r \cdot t} \Rightarrow 285 = 200 \cdot e^{r \cdot 7} \Rightarrow \ln \frac{285}{200} = r \cdot 7 \Rightarrow r = 0,051 \text{ día}^{-1}$$

Para calcular el tamaño poblacional al cabo de otros 30 días sólo hay que aplicar nuevamente la ecuación 4.9 con el valor de r calculado:

$$N_t = N_0 \cdot e^{r \cdot t} \Rightarrow N_{30} = 285 \cdot e^{0,051 \cdot 30} \Rightarrow N_{30} = 1316 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$$

Una vez conocido r , el tiempo de duplicación se obtiene con la ecuación 4.10

$$\tau = \frac{\ln 2}{r} = \frac{\ln 2}{0,051} = 13,6 \text{ días}$$

Para responder a la última pregunta del problema necesitamos primero saber a qué densidad poblacional los pulgones cubrirán completamente la plantación. Se trata de un problema bien sencillo que se reduce a saber cuántos pulgones (N) de área A caben en 1 m^2 :

$$N \cdot A = 1 \text{ m}^2 \Rightarrow N = \frac{1 \text{ m}^2}{0,00001 \text{ m}^2} = 100.000 \text{ ind.}$$

A continuación podemos usar de nuevo la ecuación 4.9 para determinar en cuánto tiempo la población alcanzará una densidad de $100.000 \text{ individuos} \cdot \text{m}^{-2}$:

$$N_t = N_0 \cdot e^{r \cdot t} \Rightarrow \ln \frac{N_t}{N_0} = r \cdot t \Rightarrow t = \frac{\ln \frac{N_t}{N_0}}{r} = \frac{\ln \frac{100.000}{285}}{0,051} = 114,91 \text{ días}$$

O sea que en menos de cuatro meses los pulgones cubrirán completamente la plantación. Este resultado es indiscutiblemente correcto si la población sigue un modelo de crecimiento exponencial durante todo este tiempo, pero ¿es esto razonable? esto es algo que siempre nos hemos de preguntar cuando aplicamos un modelo (véase capítulo 1). En este caso parece claro que antes de llegar al extremo de cubrir completamente toda la plantación, procesos que el modelo exponencial no considera en absoluto (como la competencia intraespecífica, capítulo 5; o las interacciones con otras especies, capítulo 8) limitarán el tamaño de la población. En el caso de la población estudiada parece ser que el principal factor que limita el crecimiento poblacional es la depredación por diversas especies de mariquitas (Coccinellidae, Coleoptera). Nunca se llegará, por tanto, a la densidad poblacional que hemos calculado.

4.2. MODELO EXPONENCIAL DISCRETO

En la derivación del modelo anterior hemos introducido por conveniencia matemática un incremento de tiempo muy pequeño, infinitesimal (ecuación 4.3). Sin embargo, en muchas especies los nacimientos y las muertes no ocurren de forma continua. Por ejemplo, la mayoría de árboles de regiones templadas producen semillas en un único momento del año. También muchas especies de mamíferos paren crías solamente al comienzo de la primavera. En estas especies, y muchas otras, las generaciones son **discretas** y los modelos continuos vistos hasta el momento no son estrictamente aplicables.

En el modelo exponencial la natalidad y la mortalidad son constantes y, por tanto, la población aumentará o disminuirá en la misma proporción en cada unidad de tiempo. La **ecuación en diferencias finitas** que resulta de la anterior consideración es

$$N_{t+1} = \lambda \cdot N_t \quad 4.11$$

donde λ es la **tasa discreta o finita de crecimiento**. Este modelo implica que la proporción de individuos en dos momentos sucesivos (N_{t+1}/N_t) es constante y su valor es λ . Supongamos que partimos de una población inicial de N_0 individuos. Al cabo de un año la población será $N_1 = \lambda \cdot N_0$. Al cabo de otro año será $N_2 = \lambda \cdot N_1 = \lambda \cdot (\lambda \cdot N_0) = \lambda^2 \cdot N_0$. En general, al cabo de t periodos de tiempo el tamaño de la población será

$$N_t = \lambda^t \cdot N_0 \quad 4.12$$

El tiempo de duplicación τ de una población creciendo según este modelo es

$$2 \cdot N_0 = \lambda^\tau \cdot N_0 \Rightarrow \ln 2 = \tau \cdot \ln \lambda \Rightarrow \tau = \frac{\ln 2}{\ln \lambda} \quad 4.13$$

El modelo exponencial discreto presenta claras analogías con aspectos muy relevantes de la vida cotidiana: el rendimiento del capital, por ejemplo. Cuando un banco nos "da" un interés del, digamos, 5 por ciento (seamos optimistas) quiere decir que la cantidad de dinero que tenemos ingresada aumentará un 5 por ciento cada año. Si ingresamos X euros, al cabo de un año tendremos lo que ya teníamos el año anterior (X) más un 5 por ciento ($0,05 \cdot X$) de ganancias. El parámetro λ del modelo exponencial se calcula como $\lambda = 1 + 0,05 = 1,05$.

Si el paso de tiempo se hace muy pequeño el modelo discreto converge con el modelo continuo. En concreto, el término λ^t del modelo discreto debería ser igual al término $e^{r \cdot t}$ del modelo continuo

$$e^{r \cdot t} = \lambda^t \Leftrightarrow r \cdot t = t \cdot \ln \lambda \Leftrightarrow r = \ln \lambda \quad 4.14$$

La relación de los valores de r y de λ con la dinámica de la población es la siguiente:

$$r > 0 \Leftrightarrow \lambda > 1 \Leftrightarrow \text{la población crece}$$

$$0 \Leftrightarrow \lambda = 1 \Leftrightarrow \text{la población se mantiene estable}$$

$$r < 0 \Leftrightarrow \lambda < 1 \Leftrightarrow \text{la población decrece}$$

La tasa finita de crecimiento λ carece de unidades. No obstante, cada valor de λ está asociado a un particular paso de tiempo que debe ser especificado. Pasar de una λ asociada a un periodo de tiempo a la asociada a otro paso de tiempo distinto requiere la transformación de λ a r (ecuación 4.14), la modificación de r de acuerdo con las nuevas unidades y la conversión posterior de r a λ .

El modelo exponencial discreto tiene unas características muy parecidas a las del modelo continuo. De hecho, si representáramos gráficamente el modelo discreto equivalente al de la figura 4.1, obtendríamos prácticamente la misma gráfica, sólo que en vez de tratarse de una línea continua, consistiría únicamente en una serie de puntos de la misma; entre dos puntos consecutivos del modelo discreto la función no está definida, aunque en realidad el tamaño de la población será como el del punto anterior (o menor si existe mortalidad en el intervalo).

Problema 4.2. Una población de un mamífero con un solo período de reproducción anual ha multiplicado por 2,2 su tamaño en 10 años. Si aceptamos como válido el modelo exponencial ¿cuál es el tamaño esperado de la población al cabo de dos años más?

Solución. Dado que se trata de una población con generaciones discretas debemos aplicar el modelo exponencial discreto. Por el enunciado sabemos

$$N_{10} = 2,2 \cdot N_0 = \lambda^{10} \cdot N_0 \Rightarrow \lambda = \sqrt[10]{2,2} = 1,082$$

Por tanto, al cabo de dos años más el tamaño de la población será:

$$N_{12} = \lambda^2 \cdot N_{10} = 1,082^2 \cdot N_{10} = 1,17 \cdot N_{10}$$

La población se habrá multiplicado por 1,17 (habrá aumentado un 17%).

4.3. ESTOCASTICIDAD AMBIENTAL

El modelo exponencial tal como lo hemos tratado supone que el valor de r es constante. Esta suposición es de hecho muy poco razonable, ya que aspectos clave en el crecimiento de las poblaciones, como por

ejemplo el clima, son muy variables. De hecho, el modelo exponencial simple forma parte de un tipo de modelos en los que distintas realizaciones con parámetros idénticos proporcionan siempre los mismos resultados. Estos modelos se denominan deterministas. En contraposición a los modelos deterministas existen los **modelos estocásticos**. En ellos los valores de los parámetros no siempre son los mismos, sino que varían de una manera aleatoria con el tiempo. A cada paso de tiempo considerado, el valor de cada parámetro se obtiene a partir del muestreo de una variable aleatoria. Distintas ejecuciones del modelo proporcionan resultados diferentes porque el valor de los parámetros varía. Este tipo de modelos se ajusta muy bien a la introducción de la variabilidad ambiental, ya que aspectos como el clima tienen un componente aleatorio muy importante.

Consideremos el modelo exponencial tal como lo hemos visto hasta ahora pero suponiendo que r no es constante sino que se obtiene a partir de la distribución de una variable aleatoria de media \bar{r} y de desviación típica σ_r . La interpretación es que la tasa de crecimiento instantáneo varía de un momento a otro: por ejemplo, habrá años climatológicos buenos, en los que r tomará valores elevados, y años malos, en los que r tomará valores menores, incluso negativos.

¿Qué diferencia existe en la proyección de la población entre el modelo exponencial determinista y el que incorpora la estocasticidad ambiental? Aunque los resultados proporcionados en cada ejecución del modelo estocástico serán distintos, si hacemos muchas simulaciones del modelo con idénticos \bar{r} y σ_r , la estimación promedio del tamaño poblacional será la misma que esperaríamos con el modelo determinista, es decir $\bar{N}_t = N_0 \cdot e^{\bar{r} \cdot t} = N_0 \cdot e^{r \cdot t}$. La principal diferencia entre el modelo exponencial determinista y el estocástico es que en el primero la supervivencia de la población está asegurada siempre que r sea positivo. Por el contrario, en el modelo exponencial estocástico si la variancia de r es suficientemente grande la población puede desaparecer incluso con valores de \bar{r} positivos. Este resultado refleja el hecho observable de que se produzcan extinciones de poblaciones en años climatológicamente desfavorables.

El tratamiento analítico de este tipo de modelos es demasiado avanzado para el presente libro, por lo que para ilustrar el modelo exponencial estocástico utilizaremos el *applet* 4.1.

4.4. ESTOCASTICIDAD DEMOGRÁFICA

El ambiente no es la única fuente de estocasticidad en la dinámica de poblaciones. Consideremos una población de un organismo que cada vez que se reproduce tiene un sólo descendiente. En cada episodio de reproducción, el tamaño de la población aumenta en una unidad. Cuando un individuo de la población muere, el tamaño de la misma disminuye en una unidad. En promedio se dan b nacimientos y d muertes por individuo y por unidad de tiempo. Los parámetros b y d son constantes y no dependen del tiempo ni del tamaño de la población. La descripción que acabamos de dar corresponde a una población en crecimiento exponencial. No obstante, en una población real los nacimientos no ocurren de forma continua en el tiempo, ni nacen o mueren fracciones de individuos, tal como considera implícitamente el modelo exponencial tratado en los apartados anteriores. En realidad, durante un cierto tiempo no hay ni nacimientos ni muertes. Luego, en un instante determinado ocurre un nacimiento o una muerte con lo que la población aumentará o disminuirá en una unidad. A continuación habrá otro intervalo de tiempo sin cambios hasta el siguiente acontecimiento demográfico, y así sucesivamente. Si denominamos + a un nacimiento y - a una muerte, en la población se observará, por ejemplo, una secuencia como (+ + + - - + - - -). Entre cada acontecimiento (+ o -) habrá transcurrido un cierto tiempo. En este ejemplo ha habido 4 nacimientos y 6 muertes, con lo que si la población al principio era de N individuos ahora será de $N - 2$ individuos. Las **probabilidades** de que ocurran nacimientos y muertes están relacionadas con los valores de los parámetros b y d . Concretamente:

$$P(\text{nacimiento}) = \frac{b}{b+d} \quad \text{y} \quad P(\text{muerte}) = \frac{d}{b+d}$$

Obsérvese que la suma de las dos probabilidades es la unidad. Obsérvese también que el comportamiento del modelo depende de los valores absolutos de b y de d , y no sólo de la diferencia $r = b - d$, como ocurría en el modelo exponencial determinista (calcúlense, por ejemplo, las probabilidades anteriores para dos poblaciones con la misma $r = 0,05 \text{ año}^{-1}$, pero una con $b = 0,55 \text{ año}^{-1}$ y $d = 0,50 \text{ año}^{-1}$ y otra con $b = 0,15 \text{ año}^{-1}$ y $d = 0,10 \text{ año}^{-1}$).

En este modelo, si $b > d$ la probabilidad de que se produzca un nacimiento será mayor que la de que se produzca una defunción, con lo que en promedio la población tenderá a aumentar de tamaño. No obstante, por azar, pueden darse una serie de muertes consecutivas que vayan en contra de esta tendencia. Si el tamaño de la población es pequeño la **probabilidad de extinción** no es despreciable. Cuando $b > d$, este valor vale

$$P(\text{extinción}) = \left(\frac{d}{b}\right)^{N_0} \quad 4.15$$

La estocasticidad demográfica es un factor de gran importancia en poblaciones de pequeño tamaño, a menudo en peligro de extinción. El *applet* 4.2 permite realizar los cálculos del crecimiento de poblaciones con estocasticidad demográfica.

4.5. SÍNTESIS

En éste capítulo hemos empezado a tratar maneras de describir cómo el tamaño de las poblaciones varía con el tiempo. Para ello hemos construido un modelo muy simple: el modelo exponencial. Pese a su simplicidad, el modelo exponencial tiene una enorme importancia, principalmente por dos motivos: (1) es la base de casi todos los modelos demográficos que existen y, por tanto, es esencial entenderlo bien antes de seguir avanzando; y (2) proporciona una buena descripción de la demografía de algunas especies; es el caso de las especies invasoras, de las plagas o... de los seres humanos. Efectivamente, el número de habitantes de la tierra ha crecido exponencialmente y, probablemente, todavía lo hace, lo cual tiene enormes implicaciones socioambientales (véase reseña sobre P.R. Ehrlich). Sin embargo, el modelo exponencial se basa en unas suposiciones muy restrictivas que a menudo no se cumplen: (1) la población es cerrada y, por tanto, no hay ni emigración ni inmigración; (2) los parámetros demográficos básicos (tasas de natalidad y mortalidad) son constantes, tanto en el tiempo como entre los individuos de la población; y (3) el crecimiento poblacional depende del tamaño de la población en el mismo instante, sin ningún tipo de desfase. Al final del capítulo hemos relajado parcialmente la segunda de las suposiciones anteriores introduciendo los conceptos de estocasticidad ambiental y demográfica, y hemos visto cómo su inclusión en el modelo exponencial puede modificar sensiblemente las predicciones sobre el crecimiento de las poblaciones. Su consideración es esencial en los estudios orientados a la conservación de especies raras o amenazadas.

4.6. APPLETS DE LOS MODELOS

Applet 4.1. Crecimiento exponencial discreto con estocasticidad ambiental

Este *applet* permite realizar distintas simulaciones simultáneas de poblaciones en crecimiento exponencial discreto con o sin estocasticidad ambiental. El programa permite establecer el tiempo de simulación,

el paso de tiempo, el número de simulaciones a realizar, el valor medio y la desviación típica de la tasa finita de crecimiento λ , y el tamaño inicial de la población (N_0).

Al ejecutarlo se abre una nueva ventana en la que se muestra un gráfico con la variación temporal del tamaño de cada una de las poblaciones. Además se representa la curva correspondiente al modelo exponencial discreto sin estocasticidad. También se proporcionan los tamaños finales de cada una de las poblaciones, incluyendo la correspondiente al modelo determinista.

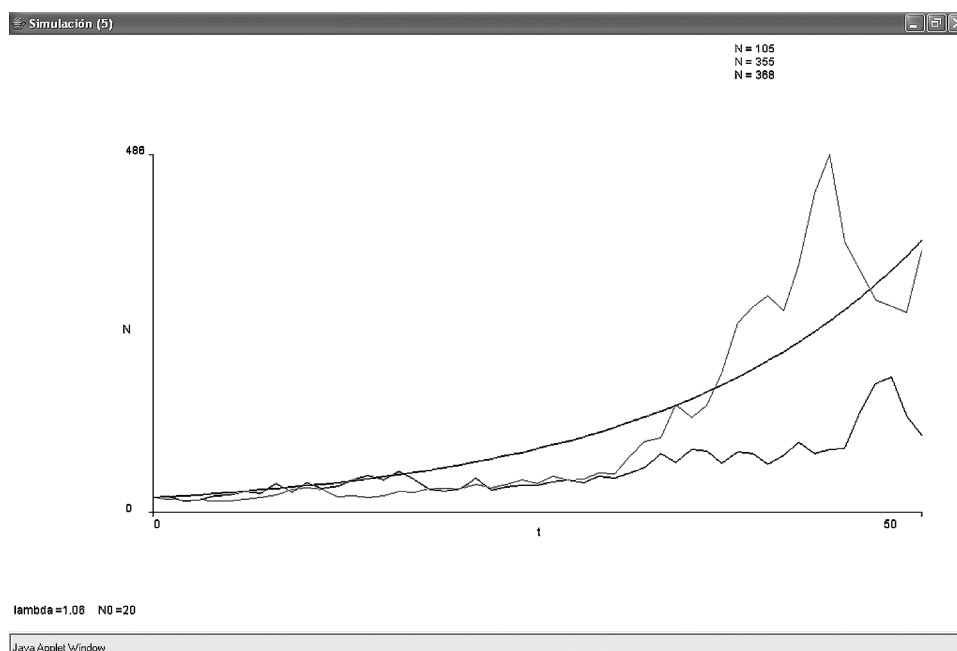


Figura 4.2. Ejemplo de ejecución del *applet* 4.1 de estocasticidad ambiental para 2 poblaciones y 50 pasos de tiempo, $\lambda = 1,06$ y $N_0 = 20$ ind. Cada población se indica con un color distinto y en negro se muestra el modelo determinista (sin estocasticidad).

Applet 4.2. Crecimiento exponencial discreto con estocasticidad demográfica

Este *applet* permite realizar distintas simulaciones simultáneas de poblaciones en crecimiento exponencial discreto con estocasticidad demográfica. El programa permite establecer el tiempo de simulación, el número de simulaciones a realizar, las tasas instantáneas de natalidad (b) y de mortalidad (d) y el tamaño inicial de la población (N_0).

Al ejecutar el *applet* se abre una nueva ventana en la que se muestra un gráfico con la variación temporal del tamaño de cada una de las poblaciones. Además se representa la curva correspondiente al modelo exponencial continuo para un valor de r igual al valor seleccionado ($r = b - d$). También se proporcionan los tamaños finales de cada una de las poblaciones, incluyendo la correspondiente al modelo exponencial continuo. Para evitar ejecuciones muy largas, especialmente en ordenadores de poca potencia, se limita el tiempo de simulación cuando el tamaño de la población es muy elevado. Cuando esto ocurre la gráfica correspondiente no llega al tiempo de simulación solicitado. Esto no tiene ninguna importancia práctica, puesto que la estocasticidad demográfica únicamente es importante en poblaciones de pequeño tamaño.

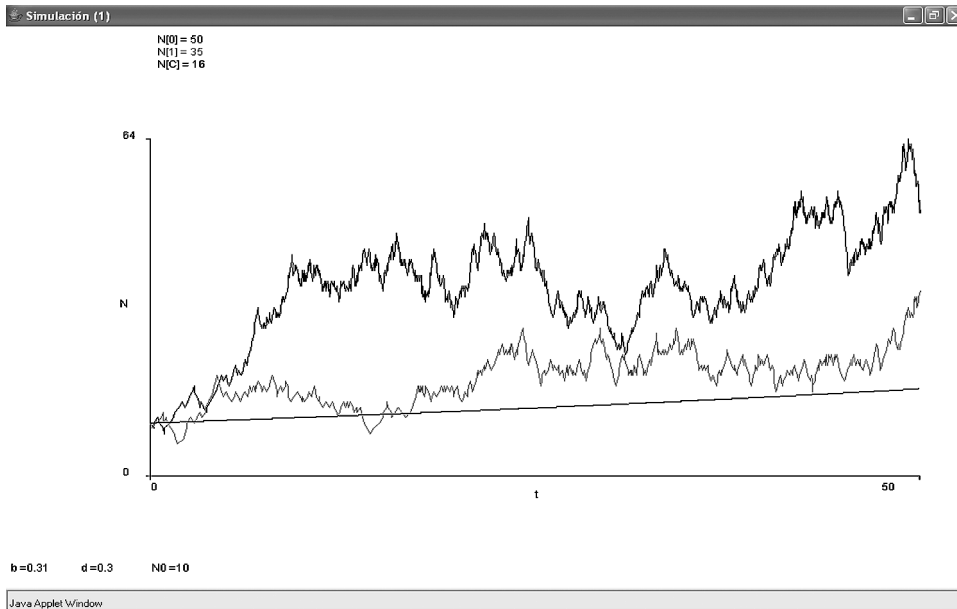


Figura 4.3. Ejemplo de ejecución del *applet* 4.2 de estocasticidad demográfica para 2 poblaciones, $t = 50$ años, $b = 0,31$ año⁻¹, $d = 0,30$ año⁻¹ y $N_0 = 10$ ind. Cada población se indica con un color distinto y en negro se muestra el modelo determinista.

4.7. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 4.3. Una población del protozoo *Paramecium caudatum* en crecimiento exponencial ha duplicado su tamaño en 10 horas. ¿Cuál era el tamaño poblacional a la mitad de este período de 10 horas?

Solución. Podríamos tener la tentación de pensar que era la mitad del tamaño final, pero esto sólo sería así si la población creciera linealmente con el tiempo. Dado que conocemos el tiempo de duplicación podemos calcular la tasa instantánea de crecimiento r :

$$\tau = \frac{\ln 2}{r} \Rightarrow r = \frac{\ln 2}{\tau} = \frac{\ln 2}{10} = 0,0693 \text{ hora}^{-1}$$

Ahora ya se puede aplicar la forma integrada del modelo exponencial para conocer la proyección de la población

$$N_t = N_0 \cdot e^{r \cdot t}$$

$$N_5 = N_0 \cdot e^{0,0693 \cdot 5} = 1,41 \cdot N_0 \text{ ind.}$$

En 5 horas a partir del momento inicial la población había aumentado un 41%.

Problema 4.4. Se han medido con mucho detalle cambios demográficos de una población cautiva de un coleóptero. En una semana han aparecido 24 nuevas larvas y han muerto 10 individuos. El tamaño inicial de la población era de 540 individuos. ¿Cuál es la tasa instantánea de crecimiento de la población?

Solución. Para calcular lo que se pide supondremos que el periodo de una semana corresponde a un intervalo de tiempo suficientemente pequeño como para poder aplicar las ecuaciones de las tasas instantáneas de fertilidad y de mortalidad (ecuaciones 4.4 y 4.5). Entonces

$$B = b \cdot N = \frac{24 \text{ nacimientos}}{7 \text{ días}} = b \cdot 540 \text{ ind.} \Rightarrow b = 0,0063 \text{ día}^{-1}$$

$$D = d \cdot N = \frac{10 \text{ muertes}}{7 \text{ días}} = d \cdot 540 \text{ ind.} \Rightarrow d = 0,0026 \text{ día}^{-1}$$

Por lo tanto, dado que $r = b - d$, obtenemos un valor de $r = 0,0037 \text{ día}^{-1}$.

El problema se puede también resolver utilizando el modelo discreto en lugar del continuo, es decir, sin necesidad de suponer que una semana es un tiempo suficientemente corto como para considerarlo un instante. Con la ecuación 4.11 podemos calcular la tasa finita de incremento (λ) de esta población en una semana

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t} = \frac{540 + 24 - 10}{540} = 1,0259$$

Y con la ecuación 4.14 calculamos r a partir de λ

$$r = \ln \lambda = \ln 1,0259 = 0,0256 \text{ sem.}^{-1}$$

Comprobamos que coinciden las dos estimaciones de r transformándolas a las mismas unidades

$$0,0256 \frac{1}{\text{sem.}} \cdot \frac{1 \text{ sem.}}{7 \text{ días}} = 0,0037 \text{ día}^{-1}$$

Problema 4.5. Una población de escarabajos en expansión rápida y con reproducción continua aumenta exponencialmente con una $r = 0,1 \text{ día}^{-1}$. Si en un cierto momento la población es de 1000 escarabajos, ¿es cierto que al cabo de 2 años el tamaño de la población será de $5,05 \cdot 10^{34}$ escarabajos?

Solución. Con los datos que se proporcionan podemos aplicar la ecuación 4.9 para $t = 730$ días y observamos que el resultado obtenido es precisamente la solución que se nos da

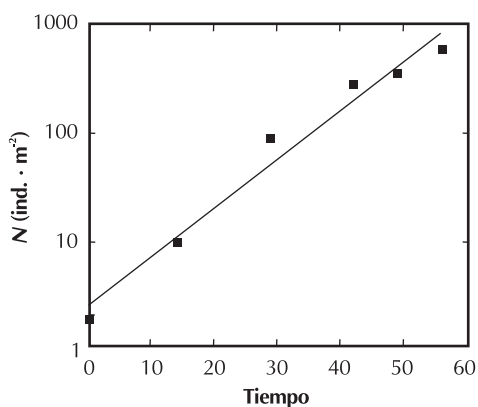
$$N_t = N_0 \cdot e^{r \cdot t} \Rightarrow N_{730} = 1000 \cdot e^{0,1 \cdot 730} = 5,05 \cdot 10^{34} \text{ ind.}$$

No obstante, este resultado carece de sentido, puesto que es imposible que una población de estas características crezca exponencialmente durante tanto tiempo. ¡El valor del resultado es superior a la masa de la Tierra en gramos! La respuesta correcta al problema es que no se puede conocer el tamaño de la población al cabo de tanto tiempo. El modelo exponencial no es aplicable para periodos tan largos y carecemos de información para aplicar otros modelos.

Problema 4.6. ■ Se ha medido en distintas fechas la densidad de población de áfidos en una plantación de cítricos de la provincia de Tarragona. Determinar si el crecimiento observado de la población se ajusta al modelo exponencial y, en caso afirmativo, calcular la tasa instantánea de crecimiento (Cañellas *et al.* resultados no publicados).

Fecha	Núm. áfidos/m ²
6-abril-2002	2
20-abril-2002	10
5-mayo-2002	88
18-mayo-2002	276
25-mayo-2002	348
1-junio-2002	586

Solución. En primer lugar representemos el logaritmo de la densidad de población de áfidos respecto al tiempo, haciendo que el día 6 de abril de 2002 sea el día $t = 0$. Aparentemente los datos sí se ajustan a una recta. Para calcular la pendiente no hay más que ajustar una recta de regresión a estos datos, con lo que se obtiene una pendiente de $0,103 \text{ día}^{-1}$. El coeficiente de correlación del ajuste anterior es de $0,988$, lo que para 6 pares de datos es significativo (véase apéndice matemático). En resumen, se puede aceptar que esta población de áfidos ha crecido exponencialmente durante este periodo de tiempo con una tasa instantánea de crecimiento promedio $r = 0,103 \text{ día}^{-1}$.

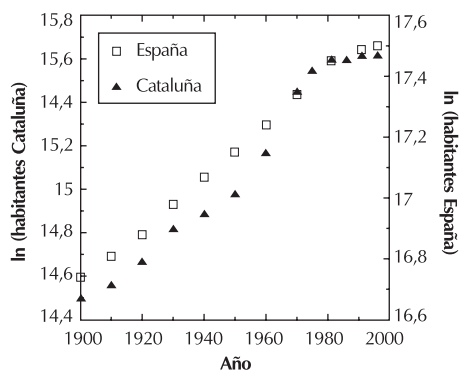


Problema 4.7. ■ En la tabla siguiente se muestran los resultados de los censos de población de Cataluña y de España desde principios del siglo XX. Representar los datos gráficamente y determinar si estas poblaciones han seguido un crecimiento de tipo exponencial durante el periodo estudiado. Comparar la dinámica de ambas poblaciones. Fuente: Centre d'Estudis Demogràfics, Universitat Autònoma de Barcelona (<http://www.ced.uab.es>).

Año	Censo España	Censo Cataluña
1900	18.616.630	1.984.115
1910	19.990.699	2.099.236
1920	21.338.551	2.354.920
1930	23.677.095	2.731.627

Año	Censo España	Censo Cataluña
1940	26.014.278	2.915.712
1950	28.117.873	3.218.596
1960	30.582.936	3.888.485
1970	33.956.047	5.107.606
1975	-	5.660.393
1981	37.742.561	5.956.414
1986	-	5.978.638
1991	39.433.942	6.059.494
1996	39.669.390	6.090.040
2001	41.116.842	6.361.365

Solución. Si representamos el logaritmo del tamaño poblacional con respecto al tiempo obtenemos los siguientes gráficos.



En ambos casos los coeficientes de correlación son muy próximos a 1 y claramente significativos: 0,985 para Cataluña y 0,997 para España. Podemos aceptar, por tanto, que ambas poblaciones han seguido un crecimiento aproximadamente exponencial. Si ajustamos una recta de regresión a los datos obtenemos unas pendientes de 0,013 para Cataluña y de 0,008 para España, lo cual indica que, en promedio, la población catalana creció más que la española durante el siglo XX. Sin embargo, si miramos los datos detenidamente veremos que en realidad las características del crecimiento poblacional han variado durante el siglo XX en ambas poblaciones. En España el crecimiento es claramente exponencial hasta la década de 1980 y después se estabiliza (o, mejor dicho, crece también exponencialmente pero con una tasa mucho menor). En Cataluña la estabilización de la población parece producirse un poco antes y existe un periodo inmediatamente anterior en que la población crece más que exponencialmente, lo cual es atribuible a la inmigración (recordemos que el modelo exponencial no incluye la inmigración). Tanto para España como para Cataluña los resultados del último censo sugieren una cierta reactivación demográfica.

Problema 4.8. ☉ La pardela balear (*Puffinus mauretanicus*), endémica del archipiélago balear, es una de las aves marinas más escasas del mundo. Su población reproductora se estima en unas 1000 parejas, con una tasa finita de crecimiento anual de aproximadamente 0,96 (Oro *et al.* 2004a). Utilizar el *applet* 4.1 para calcular la probabilidad de extinción de la especie en los próximos 50 años considerando que la estocasticidad ambiental introduce una desviación típica de 0,25 en la tasa finita de crecimiento. [Nota: considerar que una población inferior a 10 individuos al final del periodo de 50 años implica la extinción de la especie.]

Solución. Si se ejecuta el *applet* 4.1 un número suficiente de veces (por ejemplo, unas 20 ejecuciones con 5 simulaciones cada una) con los parámetros $\lambda = 0,96$, $\sigma_x = 0,25$, y $N_0 = 1000$ individuos, se obtiene que alrededor del 46% de las simulaciones terminan con menos de 10 individuos al cabo de cincuenta años.

Problema 4.9. ☉ El oso pardo (*Ursus arctos*) se encuentra en grave peligro de extinción en España. Actualmente, las mayores poblaciones se hallan en la cordillera Cantábrica, con un total de unas 26 hembras (Wiegang *et al.* 1998). Suponiendo que podemos aplicar un modelo exponencial con $b = 0,16$ año⁻¹ y $d = 0,15$ año⁻¹, calcular la probabilidad de extinción considerando el efecto de la estocasticidad demográfica. En realidad se cree que en la cordillera Cantábrica existen dos poblaciones independientes, cada una formada por unas 13 hembras. ¿Cómo modifica esto las probabilidades de extinción calculadas anteriormente?

Solución. Si aplicamos la ecuación 4.15 para $N_0 = 26$ hembras obtenemos

$$P(\text{extinción}) = \left(\frac{d}{b}\right)^{N_0} = \left(\frac{0,15}{0,16}\right)^{26} = 0,187$$

Si realizamos las simulaciones correspondientes con el *applet* 4.2, suponiendo un horizonte temporal de por ejemplo 100 años, obtenemos que alrededor del 12% de las simulaciones acaban con la extinción de la población. Este valor es inferior al valor teórico del 18,7% porque hemos limitado nuestra simulación a 100 años.

Suponiendo dos poblaciones independientes formadas por 13 hembras, la nueva probabilidad de extinción para cada población es:

$$P(\text{extinción}) = \left(\frac{d}{b}\right)^{N_0} = \left(\frac{0,15}{0,16}\right)^{13} = 0,432$$

Por tanto, la probabilidad de que ambas poblaciones se extingan, suponiendo que se trata de dos sucesos completamente independientes, será $0,432^2 = 0,187$; es decir, la misma probabilidad que habíamos calculado anteriormente. ¿Es razonable este resultado?

4.8. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 4.10. Actualmente la población humana se duplica aproximadamente cada 50 años. Si la población era de 6000 millones de personas en el año 2000, ¿cuál sería la población esperada en el año 2010?



Problema 4.11. ■ La siguiente tabla muestra la evolución de la población mundial entre el año 1000 a.C. y el 1500 d.C. Utilizar los datos para estimar la población en el año 2000. Comparar el resultado con el valor real aportado en el problema anterior. Fuente: U.S. Bureau of the Census. (<http://www.census.gov>)

Año	Población (millones)
-1000	50
-500	100
0	170
500	190
1000	265
1500	425

Problema 4.12. ✎ ■ Analicemos ahora la evolución de la población mundial durante el siglo XX. Estudiar la dinámica de la población sin usar los datos entre 1991 y 1999 y, posteriormente, usando sólo los datos entre 1990 y 2000. ¿Hay alguna evidencia de que el crecimiento de la población mundial se esté frenando? Utilizando sólo los datos de la tabla, ¿cuál sería la mejor estima de la población mundial para el 2050? Comparar el resultado con la estimación del U.S. Bureau of the Census que se encuentra en <http://www.census.gov>.

Año	Población (millones)
1900	1650
1910	1750
1920	1860
1930	2070
1940	2300
1950	2520
1960	3040
1970	3708
1980	4454
1990	5276
1991	5360
1992	5444
1993	5525
1994	5605
1995	5685
1996	5765
1997	5845
1998	5924
1999	6002
2000	6079

Problema 4.13. Expresar una tasa de incremento finita $\lambda = 1,1$ correspondiente a un paso de tiempo de un año a un paso de tiempo de una década.

Problema 4.14.   Uno de los primeros modelos demográficos que se conocen fue propuesto a principios del siglo XIII por el matemático italiano Leonardo da Pisa Fibonacci. Estudiando el crecimiento de poblaciones de conejos llegó a la conclusión de que partiendo de una única pareja y suponiendo que los conejos no mueren y que los recién nacidos tardan dos meses en alcanzar la madurez reproductiva, el número de parejas al cabo de n meses vendría dado por la serie siguiente: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, ... en general,

$$F_n = F_{n-2} + F_{n-1} \text{ (con } F_1 = F_2 = 1)$$

Esta serie, que lleva el nombre de Fibonacci, es una de las más famosas de la historia de las matemáticas y tiene muchísimas aplicaciones en biología (Klar 2002, por ejemplo) ¿Se trata de un modelo exponencial? Estimar el valor de λ a partir de los elementos de la serie.

Problema 4.15. El corzo (*Capreolus capreolus*) se ha reintroducido recientemente en algunos bosques españoles. Dadas las bajas densidades iniciales, al principio se puede suponer un crecimiento exponencial. Si la tasa finita de crecimiento anual vale 1,22, ¿en cuántos años esperaremos que se duplique la población inicial?

Problema 4.16. Una especie de polilla se reproduce hacia finales de verano, después muere y sólo quedan los huevos para pasar el invierno. Una población de esta especie aumentó de 2000 a 2500 individuos en el periodo de un año. ¿Cuál será su tamaño al cabo de otro año si las condiciones ambientales no varían significativamente?



Problema 4.17. ■ El año 2003 se repitieron las medidas del tamaño de población de áfidos en cítricos a que nos hemos referido en el problema 4.6. En esta ocasión los resultados fueron los indicados en la tabla. Determinar de nuevo si el crecimiento observado de la población se ajusta al modelo exponencial y, en caso afirmativo, calcular la tasa instantánea de crecimiento.



Fecha	Núm. áfidos/m ²
27-abril-2003	2
3-mayo-2002	3
17-mayo-2002	16
24-mayo-2002	363
31-mayo-2002	724



Problema 4.18. ■ Utilizando los datos del problema 4.7 calcular: (a) ¿cuántos habitantes tendría Cataluña en el año 2100, si la población siguiera creciendo en el siglo XXI como lo hizo en el XX? y (b) ¿cuál hubiera sido la población española en el 2001 si se hubiera mantenido el ritmo al que creció hasta 1981?


Problema 4.19. ■ El Delta del Ebro alberga actualmente la mayor población mundial de gaviota de Audouin (*Larus audouinii*), especie considerada en peligro de extinción. Sin embargo, esto no ha sido siempre así, sino que esta gaviota crió por primera vez en el Delta en 1981. A partir de la tabla siguiente determinar si el crecimiento poblacional siguió un modelo exponencial y, en caso afirmativo, calcular la correspondiente tasa intrínseca de crecimiento. (Oro & Ruxton 2001.)

Año	Hembras
1980	0
1981	36
1982	200
1983	546
1984	1200
1985	1200
1986	2200
1987	1850
1988	2861
1989	4266
1990	4300
1991	3950
1992	6714
1993	9373
1994	10.143
1995	10.402
1996	11.328
1997	11.725

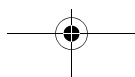
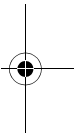
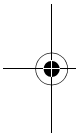
Problema 4.20.   Ejecutar el *applet* 4.1 de estocasticidad ambiental. Fijar el tiempo de simulación a 50 años, el valor medio de λ a 1,02 y la población inicial a 10 individuos. Está claro que, siendo $\lambda > 1$, la población debería aumentar de tamaño con el paso del tiempo. Ahora realizar 100 simulaciones con las siguientes desviaciones típicas de λ : 0, 0,02, 0,04, 0,08, 0,16, 0,32 y 0,64. ¿Qué proporción de las poblaciones se ha extinguido en cada caso al cabo de 50 años? ¿Cómo se pueden interpretar estos resultados?

Problema 4.21.   Ejecutar el *applet* 4.2 de estocasticidad demográfica. Fijar el tiempo de simulación a 50 años, el paso de tiempo a 1 año y la población inicial a 10 individuos. Realizar varias simulaciones con $r = 0,01 \text{ año}^{-1}$, pero con valores distintos de b y de d . Concretamente, para $b = 0,02, 0,1, 0,2, 0,4$ y $0,8 \text{ año}^{-1}$. Realizar 100 simulaciones para cada valor de b . ¿Qué proporción de poblaciones se extingue en cada caso? Calcular también la probabilidad de extinción de la población a largo plazo con la ecuación 4.15 y comparar estos resultados con los obtenidos en la simulación. ¿Cómo se explica la discrepancia entre unos y otros?

Problema 4.22.   La población de fulmar antártico (*Fulmarus glacialisoides*) en la isla de los Petreles, Antártida, cuenta actualmente con 30 parejas reproductoras (Jenouvrier *et al.* 2003). Censos llevados a cabo durante los últimos 40 años muestran que este número ha fluctuado considerablemente. Si las tasas finitas de crecimiento estimadas para los últimos 10 años son las siguientes: 0,88, 0,97, 1,32, 1,06, 1,09, 0,71, 0,99, 0,77, 1,26 y 1,13, estimar la probabilidad de extinción de la población en los próximos 100 años.

Problema 4.23.  El lince ibérico (*Lynx pardinus*), endémico del suroeste de la península Ibérica, está considerado el felino más amenazado del mundo. La población del Parque Nacional de Doñana cuenta con unas 30 hembras (Gaona *et al.* 1998). Suponiendo que el modelo exponencial es aplicable y que las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad son, respectivamente, $0,21 \text{ año}^{-1}$ y $0,20 \text{ año}^{-1}$, (a) estimar la probabilidad de extinción de esta población en los próximos 100 años y a largo plazo. (b) Aún suponiendo que se cumplan los supuestos anteriores, ¿es esta probabilidad razonable?

Problema 4.24. La rosácea *Alchemilla fontqueri*, que se creía extinta, ha sido recientemente redescubierta en Sierra Nevada. La única población conocida comprende unos 80 individuos (Merino 2003). Imaginemos que existe el proyecto de construir una pista de esquí en la zona, con lo que se reduciría el área de distribución de *A. fontqueri* en un 75%. Supongamos que la única información de la que se dispone es que para poblaciones similares de la pariente más próxima a la especie de estudio, *A. alpigena*, $d = 0,0019 \text{ año}^{-1}$ y $b = 0,0020 \text{ año}^{-1}$. ¿Qué efectos tendría la pista de esquí sobre la probabilidad de extinción a largo plazo de la población? Indicar las suposiciones hechas para responder la pregunta.





5. CRECIMIENTO LOGÍSTICO DE POBLACIONES

En el capítulo anterior hemos tratado un tipo de poblaciones en las que el crecimiento se mantenía siempre a la misma tasa, independientemente del tamaño poblacional. Esto es claramente insatisfactorio en la mayor parte de casos, ya que tarde o temprano se llega a una situación en que los recursos son limitantes y, por tanto, la disponibilidad de recursos per cápita disminuye a medida que el tamaño de la población aumenta. El modelo logístico introduce esta limitación en el crecimiento, de modo que las poblaciones crecen más lentamente (o incluso decrecen) al aumentar su tamaño. Como la tasa de crecimiento depende del tamaño de la población, este tipo de crecimiento se denomina también **crecimiento dependiente de la densidad**. De este modelo veremos también su forma continua y su forma discreta. Igualmente, trataremos algunos modelos de explotación de poblaciones en crecimiento logístico de gran interés aplicado.

5.1. EL MODELO LOGÍSTICO CONTINUO

La disminución de los recursos disponibles per cápita al aumentar el tamaño de la población suele causar un aumento en la mortalidad y/o una disminución en la natalidad, con lo que el modelo exponencial (con b y d constantes) no es aplicable. Recuperemos el modelo exponencial derivado en el capítulo anterior (ecuación 4.6) y supongamos que el número de individuos de la población afecta tanto a la natalidad (b) como a la mortalidad (d) y que lo hace **linealmente** según las relaciones siguientes:

$$b' = b - a \cdot N \quad 5.1$$

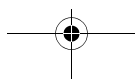
$$d' = d + c \cdot N \quad 5.2$$

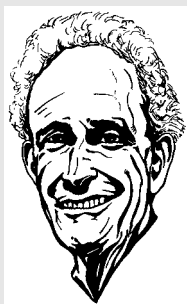
En estas expresiones b' y d' son las tasas instantáneas de natalidad y de mortalidad y N el tamaño de la población. Por otra parte, b y d son las tasas de natalidad y de mortalidad, respectivamente, cuando no hay limitación de recursos; es decir, cuando N es muy cercano a cero, como en el modelo exponencial⁴. Las constantes a y c miden la intensidad de la dependencia de la natalidad y de la mortalidad respecto del tamaño de la población. Obsérvese que el modelo exponencial es un caso particular del que se está derivando, con $a = 0$ y $c = 0$.

Si sustituimos las ecuaciones 5.1 y 5.2 en la ecuación 4.6 obtenemos

$$\frac{dN}{dt} = ([b - (a \cdot N)] - [d + (c \cdot N)]) \cdot N$$

4. A menudo, cuando el tamaño de la población es muy pequeño (cercano a 0) las tasas de crecimiento no son máximas como considera el modelo logístico. A este fenómeno se le conoce como efecto Allee y suele responder a una dificultad en la reproducción de algunas poblaciones a densidades muy bajas. El problema 5.14 es un ejemplo de dinámica poblacional que incorpora el efecto Allee.



Robert M. May

Nació en 1936 en Australia. En 1959 se doctoró en física teórica, campo en el que posteriormente trabajó durante 13 años en Australia y Estados Unidos hasta que a comienzos de la década de 1970 decidió cambiar de disciplina. A esa decisión debemos algunos de los avances más importantes en ecología teórica de la segunda mitad del siglo XX. En 1973 publicó el libro *Stability and complexity in model ecosystems*, en el cual usaba modelos matemáticos para mostrar que, contrariamente a lo que se creía entonces, mayor complejidad implica mayores fluctuaciones en las abundancias de las especies individuales. Estos resultados son controvertidos todavía hoy día. Poco después descubrió que algunas ecuaciones en diferencias de uso común en ecología (incluyendo la versión discreta de la ecuación logística) mostraban comportamientos extraordinariamente complejos desde el punto de vista matemático. Estos trabajos le llevaron a introducir el concepto de caos en ecología y a contribuir a la creación de un nuevo campo de investigación, el de los sistemas complejos, que se ha mostrado extraordinariamente fértil en las últimas décadas. Más recientemente se ha ocupado también de problemas aplicados, como la explotación de los recursos pesqueros, la biodiversidad en los trópicos o la propagación de enfermedades. May es catedrático en la Universidad de Oxford desde 1988 y, actualmente, presidente de la Royal Society of London.

Si se reordena la ecuación y se multiplica la expresión anterior por un factor que vale 1 y que, por tanto, no la modifica, se puede simplificar

$$\frac{dN}{dt} = \frac{b-d}{b-d} \cdot [(b-d) - (a+c) \cdot N] \cdot N = (b-d) \cdot \left[\frac{b-d}{b-d} - \left(\frac{a+c}{b-d} \cdot N \right) \right] \cdot N$$

Puesto que a , c , b y d son constantes, se pueden definir unas nuevas constantes r y K como

$$r = b - d \quad 5.3$$

$$K = \frac{b-d}{a+c} \quad 5.4$$

de modo que obtenemos

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad 5.5$$

Ésta es la ecuación del modelo logístico. La constante K recibe el nombre de **capacidad portadora** o **capacidad de carga** y corresponde al tamaño máximo que puede mantener la población a largo plazo con los recursos disponibles. Obsérvese que cuando N se acerca a K el crecimiento tiende a cero. El parámetro r sigue siendo la **tasa instantánea máxima de crecimiento** de la población (cuando no hay limitación de recursos). El modelo logístico equivale al modelo exponencial multiplicado por el término $[1 - (N/K)]$. Este término adicional se puede interpretar como la parte no utilizada de la capacidad de carga o como el freno al crecimiento ocasionado por el aumento de tamaño de la propia población (**competencia intra-específica**).

Este modelo es más complejo que el modelo exponencial, por lo que requiere un estudio algo más detallado. Analicemos la ecuación 5.5 con los métodos habituales del cálculo: puntos de corte en el eje, máximos, etc.

Cuando el número de individuos es muy pequeño ($N \rightarrow 0$) la población crece exponencialmente, ya que el término $[1 - (N/K)]$ es casi igual a uno (sin embargo, nótese que, obviamente, cuando $N = 0$ la población no crece)

$$\frac{dN}{dt} \approx r \cdot N$$

Cuando el número de individuos es igual a la capacidad portadora ($N = K$) la población deja de aumentar de tamaño

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{K}{K}\right) = r \cdot N \cdot (1 - 1) = 0$$

Por lo tanto, la función definida por la ecuación 5.5 corta el eje de abscisas cuando $N = 0$ y cuando $N = K$. Estos dos puntos corresponden a **puntos de equilibrio** (N^*), ya que si $N = N^*$ el tamaño de la población no se modifica ($dN/dt = 0$). Cuando el número de individuos supera la capacidad portadora ($N > K$) la población disminuye de tamaño, ya que el término $[1 - (N/K)]$ se hace negativo. Un crecimiento negativo implica simplemente que hay más muertes que nacimientos.

El crecimiento máximo de la población se da para un valor entre $N = 0$ y $N = K$. Para calcular para qué valor de N se da este máximo debemos derivar la ecuación del modelo logístico (véase apéndice matemático). En primer lugar reescribiremos la ecuación 5.5 como una ecuación de segundo grado, luego la derivaremos y, finalmente, igualaremos la derivada a cero

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) = r \cdot N - \frac{r}{K} \cdot N^2$$

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)' = r - \frac{2 \cdot r}{K} \cdot N$$

$$r - \frac{2r}{K} \cdot N_{\text{máx}} = 0 \Rightarrow N_{\text{máx}} = \frac{K}{2}$$

Se puede comprobar que el punto $N_{\text{máx}} = K/2$ es un máximo de la función, y no un mínimo, representando gráficamente la ecuación 5.5 (Figura 5.1A).

El crecimiento máximo de la población se obtiene sustituyendo el valor de N por $K/2$ en la ecuación 5.5

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)_{\text{máx}} = r \cdot N_{\text{máx}} \cdot \left(1 - \frac{N_{\text{máx}}}{K}\right) = r \cdot \frac{K}{2} \cdot \left(1 - \frac{\frac{K}{2}}{K}\right) = r \cdot \frac{K}{2} \cdot \left(1 - \frac{1}{2}\right) = \frac{r \cdot K}{4}$$

En resumen, la ecuación logística corresponde a una parábola invertida que corta el eje de abscisas en $N = 0$ y $N = K$, y tiene un máximo en el punto medio $N = K/2$ que vale $r \cdot K/4$.

Del mismo modo que hemos visto con el modelo exponencial, la ecuación diferencial del modelo logístico también se puede integrar para obtener una expresión que proporcione N en función de t . El resultado, que no deduciremos aquí, es

$$N_t = \frac{K}{1 + \left(\frac{K - N_0}{N_0}\right) \cdot e^{-r \cdot t}} \quad 5.6$$

Donde N_0 es el tamaño de la población cuando $t = 0$ y N_t el tamaño en el instante t . Obsérvese que cuando t es muy grande el término e^{-rt} se hace muy cercano a cero, con lo que el tamaño de población se acerca a K individuos. El punto $N = K$ es efectivamente un punto de equilibrio de la población, y es además un **punto de equilibrio estable**: cualquiera que sea el tamaño inicial de la población (excepto $N_0 = 0$) a largo plazo éste tenderá a K . Es más, si una perturbación separa la población de este valor K , ésta vuelve siempre al mismo, a una velocidad determinada por la ecuación 5.6.

El modelo logístico de crecimiento de poblaciones fue introducido por el matemático belga Pierre François Verhulst en el año 1838, aunque su trabajo fue ignorado por sus contemporáneos. En el año 1920, con motivo de unos estudios estadísticos de la población americana, el demógrafo norteamericano Raymond Pearl redescubrió y popularizó la ecuación logística.

La dependencia del crecimiento poblacional respecto del tamaño de la población tiene profundas consecuencias en la dinámica de la población, lo que hace que el crecimiento logístico sea muy distinto del crecimiento exponencial. Concretamente, ambos modelos difieren en: (1) El modelo exponencial predice que el crecimiento poblacional aumenta indefinidamente con N , mientras que el logístico presenta un máximo para $N = K/2$ y crecimientos negativos para $N > K$ (Figura 5.1A). (2) En el modelo exponencial el crecimiento poblacional per cápita es constante, mientras que éste disminuye linealmente con N en el modelo logístico (Figura 5.1B). (3) En lugar de un crecimiento exponencial, el modelo logístico predice que N se acercará asintóticamente a la capacidad de carga (Figura 5.1C).

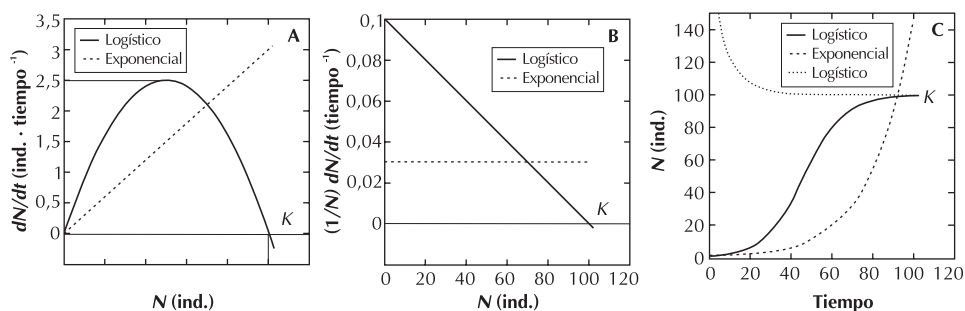


Figura 5.1. Tres representaciones de los modelos logístico y exponencial (ver texto).

Problema 5.1. Una granja de conejos consta de cuatro naves con 6000 individuos cada una. Se sabe que estas poblaciones crecen siguiendo un modelo logístico y que con este número de conejos se maximiza el rendimiento. La tasa instantánea de crecimiento r vale $0,01 \text{ día}^{-1}$. (a) ¿Cuál es la producción diaria de conejos? (b) Un accidente inutiliza una de las naves, de forma que se reparten los conejos de la nave averiada a partes iguales entre las otras tres naves. ¿Cuál es la nueva producción de conejos en la granja?

Solución

(a) Dado que con 6000 conejos se obtiene el crecimiento máximo, la capacidad portadora ha de ser el doble de este valor: $K = 12.000$ conejos.

El crecimiento de la población de conejos de una nave será

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) = 0,01 \frac{1}{\text{día}} \cdot 6000 \text{ ind.} \cdot \left(1 - \frac{6000 \text{ ind.}}{12.000 \text{ ind.}}\right) = 30 \frac{\text{ind.}}{\text{día}}$$

Como hay 4 naves, la producción total será

$$30 \frac{\text{ind.}}{\text{día} \cdot \text{nave}} \cdot 4 \text{ naves} = 120 \frac{\text{ind.}}{\text{día}}$$

(b) Los 6000 conejos de la nave averiada se reparten a partes iguales entre las otras tres (2000 conejos más a cada nave), de forma que ahora habrá $N = 8000$ conejos en cada una de ellas. El crecimiento de la población en una nave será ahora

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) = 0,01 \frac{1}{\text{día}} \cdot 8000 \text{ ind.} \cdot \left(1 - \frac{8000 \text{ ind.}}{12.000 \text{ ind.}}\right) = 26,67 \frac{\text{ind.}}{\text{día}}$$

Considerando las tres naves que quedan

$$26,67 \frac{\text{ind.}}{\text{día} \cdot \text{nave}} \cdot 3 \text{ naves} = 80 \frac{\text{ind.}}{\text{día}}$$

Por tanto la producción se reducirá en $120 - 80 = 40$ conejos·día⁻¹ (un 33%) mientras dure la avería.

5.2. EXPLOTACIÓN DE POBLACIONES EN CRECIMIENTO LOGÍSTICO

En la discusión que sigue, el término explotación se refiere a la extracción de un cierto número de individuos de la población por unidad de tiempo. Si la población crece según el modelo logístico, se puede introducir la explotación (E) como

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) - E \quad 5.7$$

En este apartado se tratan dos tipos de explotación, la explotación con **cuota fija** y la explotación con **esfuerzo constante**. En la primera el número de individuos que se extraen de la población por unidad de tiempo es siempre el mismo, $E = h$, donde h es la cuota, de unidades ind.·tiempo⁻¹. En la explotación con esfuerzo constante, en cambio, el número de individuos que se extrae es una proporción fija del tamaño de la población, $E = e \cdot N$, donde e es el esfuerzo de captura (tiempo⁻¹). Obsérvese que en este caso la explotación aumenta tanto con el esfuerzo como con el tamaño de la población (por ejemplo, para un mismo número de barcos pescamos más cuando hay muchos peces que cuando hay pocos).

La cantidad máxima de individuos que se puede extraer de una población de forma sostenida se conoce con el nombre de **producción máxima sostenible** (PMS). Idealmente, este valor sería igual a la máxima tasa de incremento natural de la población ($r \cdot K/4$ para el modelo logístico). Sin embargo esto no deja de ser un resultado teórico, inalcanzable en la práctica, ya que las poblaciones nunca siguen estrictamente un modelo logístico determinista ni podemos conocer sus parámetros demográficos con total precisión. Como veremos a continuación el tipo de explotación determina también cuanto nos podemos acercar a la PMS teórica. Cabe señalar que si lo que se pretende es obtener el máximo rendimiento a corto plazo sobran los siguientes razonamientos, puesto que la máxima explotación consiste en extraer todos los individuos de la población ahora ($E = N$). Con esta estrategia habremos obtenido el máximo rendimiento a corto plazo, pero no quedará nada para el futuro, ya que la población se habrá extinguido. Desgraciadamente esta práctica ha sido (y todavía es) muy utilizada por el hombre.

Explotación con cuota fija

La forma más sencilla de entender la dinámica de una población en crecimiento logístico y con explotación es mediante la representación simultánea de la curva logística y de la función de explotación. Cuan-

do la estrategia es de cuota fija la función de explotación es una línea paralela al eje de abscisas (Figura 5.2; la extracción es siempre la misma, independientemente del tamaño de la población). Se consideran tres casos (cuotas h_1 , h_2 y h_3).

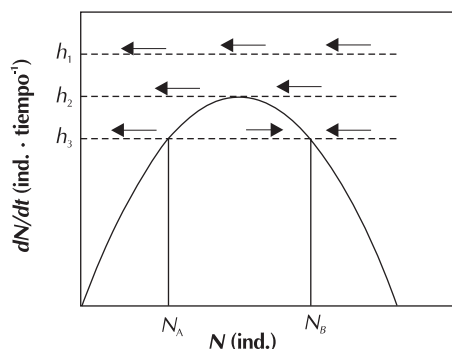


Figura 5.2. Explotación con cuota fija.

(1) Si $h > [(r \cdot K)/4]$, $N = 0$ es el único punto de equilibrio: la extracción es siempre superior al máximo crecimiento natural de la población. Como se extraen más individuos de los que se producen, el tamaño de la población disminuye año tras año. El destino de esta población es la extinción ($N = 0$), independientemente de su tamaño inicial.

(2) Si $h = [(r \cdot K)/4]$, hay dos puntos de equilibrio, pero $N = 0$ es el único estable: las funciones logística y de explotación se cortan en un punto $[K/2, (r \cdot K)/4]$. Si el tamaño inicial de la población es distinto de $K/2$ la explotación es siempre superior al crecimiento natural y, por tanto, la población disminuirá de tamaño (hasta $N = 0$ si $N_0 < K/2$; hasta $N = K/2$ si $N_0 > K/2$). Si el tamaño de la población es exactamente $K/2$, la explotación coincide con el crecimiento natural y, por tanto, el tamaño de población se mantiene constante (se trata pues de un punto de equilibrio). Teóricamente la explotación podría proceder de este modo de forma indefinida. Sin embargo, en una población real siempre se dan fluctuaciones de tamaño que tarde o temprano la llevarían a un tamaño inferior a $K/2$ y, por tanto, a la extinción. Un punto de equilibrio como el que se acaba de describir se califica de **inestable**, puesto que pequeñas fluctuaciones hacen que la población se aleje de él. Por lo tanto, el destino de esta población es también la extinción ($N = 0$), independientemente del tamaño inicial.

(3) Si $h < [(r \cdot K)/4]$ existe un punto de equilibrio estable distinto de cero: las funciones logística y de explotación se cortan en dos puntos. El de la izquierda (N_A) es un punto de equilibrio inestable, puesto que, como en el caso anterior, fluctuaciones en el tamaño de la población la apartan del equilibrio. El punto de la derecha (N_B), en cambio, es un punto de equilibrio estable, ya que la población tiende a regresar a él si se modifica ligeramente su tamaño. Efectivamente, si el tamaño N de la población es $N_A < N < N_B$, el crecimiento natural de la población es superior a la extracción, con lo que el tamaño de la población aumenta hacia N_B . Por el contrario, si $N > N_B$ la extracción supera el crecimiento natural y el tamaño de la población disminuye, nuevamente, hacia N_B .

En resumen, una población en crecimiento logístico únicamente puede ser explotada de forma sostenible con un sistema de cuota fija cuando la cuota es baja y cuando el tamaño de la población no es demasiado pequeño. En la práctica no es posible obtener la producción máxima sostenible teórica.

Problema 5.2. El crecimiento de una población de sardinas puede explicarse de forma aproximada mediante un modelo logístico con una tasa instantánea de crecimiento de $0,3 \text{ año}^{-1}$ y una capacidad porta-

dora de $2 \cdot 10^6$ kg. Discutir el resultado a corto y a largo plazo de una estrategia de explotación con una cuota fija de $0,1 \cdot 10^6$ kg·año⁻¹ considerando dos tamaños iniciales de población: (caso a) $0,25 \cdot 10^6$ kg y (caso b) $1,75 \cdot 10^6$ kg.

Solución. En primer lugar representemos la función logística junto con la cuota de explotación y las dos poblaciones iniciales a y b. A continuación analicemos el gráfico conjunto.

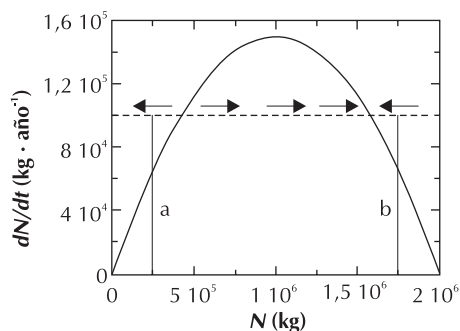


Figura 5.3. Ecuación logística y función de explotación con cuota fija del problema 5.2.

Cuando la población es de pequeño tamaño (caso a), la explotación supera el crecimiento natural, por lo cual la población disminuye de tamaño y, si la situación se mantiene durante mucho tiempo, acabará extinguiéndose. Si la población es de mayor tamaño (caso b) la explotación también supera el crecimiento natural pero, a diferencia de la situación anterior, el tamaño de la población sólo disminuirá hasta llegar al punto de equilibrio de la derecha del gráfico. En este punto el crecimiento natural iguala la explotación y, por tanto, el tamaño de la población se mantendrá constante. Obsérvese que se trata de un punto de equilibrio estable, ya que después de una perturbación el tamaño de la población retorna a su valor de equilibrio. El valor del punto de equilibrio se puede calcular igualando la función logística al valor de explotación

$$r \cdot N^* \cdot \left(1 - \frac{N^*}{K}\right) = b \Rightarrow \frac{r}{K} \cdot N^{*2} - r \cdot N^* + b = 0 \Rightarrow N^* = \frac{r \pm \sqrt{r^2 - \frac{4 \cdot r \cdot b}{K}}}{2 \cdot \frac{r}{K}}$$

En nuestro caso

$$N^* = \frac{0,3 \pm \sqrt{0,3^2 - \frac{4 \cdot 0,3 \cdot 0,1 \cdot 10^6}{2 \cdot 10^6}}}{2 \cdot \frac{0,3}{2 \cdot 10^6}} = \begin{cases} N^*_1 = 0,42 \cdot 10^6 \text{ kg} \\ N^*_2 = 1,58 \cdot 10^6 \text{ kg} \end{cases}$$

Al tratarse de una ecuación de segundo grado tenemos dos soluciones, correspondientes a los dos puntos de equilibrio que se observan en la figura. El valor menor corresponde al punto de equilibrio inestable; si la población inicial es menor que este valor, la explotación con cuota fija llevará a la extinción de la población. El valor mayor corresponde al punto de equilibrio estable; en nuestro caso, la población en la situación b disminuirá de tamaño a corto plazo, mientras que a largo plazo se estabilizará alrededor de este equilibrio estable en $1,58 \cdot 10^6$ kg.

Explotación con esfuerzo constante

En este caso la función de explotación es una recta de pendiente e que pasa por el origen (Figura 5.4). Únicamente dos situaciones son posibles: que la función logística y la recta de explotación se corten en un punto (para $N > 0$) o que no lo hagan.

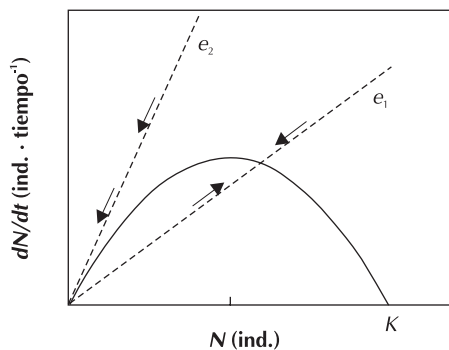


Figura 5.4. Explotación con esfuerzo constante.

(1) Cuando se cortan (recta de pendiente e_1) lo hacen en un punto de equilibrio estable. Obsérvese que a la derecha del punto de intersección la extracción supera el crecimiento natural, con lo que el tamaño de la población disminuye. A la izquierda de la intersección sucede lo contrario. Por tanto, en cualquier caso (excepto para $N = 0$) la población vuelve al punto de equilibrio. Eventualmente, el punto de intersección puede corresponder a $[K/2, (r \cdot K/4)]$, con lo que, en principio, esta estrategia de explotación sí permite obtener la PMS de la población.

(2) Sin punto de corte (recta de pendiente e_2). Cuando crece el esfuerzo de captura llega un momento en que la explotación es siempre superior al crecimiento natural, con lo que la población se extingue. Se podría pensar que este caso es muy extremo, pero no es así, puesto que razonamientos aparentemente lógicos, del tipo “a más esfuerzo más rendimiento”, conducen a esta situación.

Para determinar el valor del punto de equilibrio estable definido en la situación (1) tenemos que igualar a cero la ecuación del modelo logístico con esfuerzo constante

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) - e \cdot N$$

$$r \cdot N^* \cdot \left(1 - \frac{N^*}{K}\right) - e \cdot N^* = 0 \Rightarrow N^* = K \cdot \left(1 - \frac{e}{r}\right) \tag{5.8}$$

Obsérvese que N^* sólo toma valores positivos cuando $e < r$; para $e \geq r$ nos encontramos en la situación (2) anterior y, por tanto, la población se extingue. Cuando $e = r/2$ el punto de corte se da exactamente para $N^* = K/2$, con lo que se obtiene la PMS.

Este método de explotación tiene dos ventajas sobre el de cuota fija. En primer lugar, con él es mucho más difícil extinguir la población, incluso si ésta es de tamaño reducido. En segundo lugar, en principio, se puede explotar la población a la máxima tasa posible de forma sostenida (PMS). El problema práctico que se presenta muchas veces (aún suponiendo que el modelo logístico sea aplicable) es que no se conocen los parámetros poblacionales ni el tamaño de la población de forma suficientemente precisa como para fijar el esfuerzo que lleva a la PMS. No obstante, si se conoce el esfuerzo aplicado en distintos momentos y las capturas obtenidas se puede calcular cual es el esfuerzo óptimo. Sabemos cual es la población de equilibrio explotada con un esfuerzo e (ecuación 5.8). Si calculamos ahora las capturas correspondientes a este esfuerzo, obtenemos:

$$\text{capturas} = e \cdot N^* = e \cdot K \cdot \left(1 - \frac{e}{r}\right) = K \cdot e - \frac{K}{r} \cdot e^2 \tag{5.9}$$

Las capturas son pues una función cuadrática del esfuerzo aplicado (e). Esta función es una parábola invertida, muy parecida a la de la ecuación logística, cuyo máximo corresponde al esfuerzo óptimo (Figura 5.5).

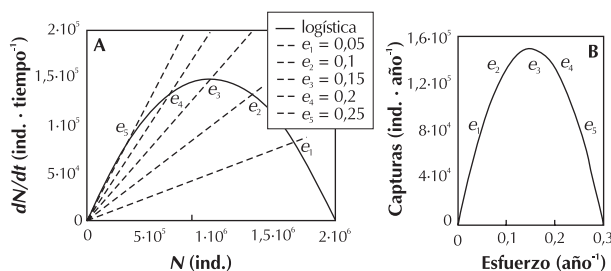


Figura 5.5. Relación entre las capturas y el esfuerzo aplicado. En el gráfico de la izquierda se muestra una curva logística y las rectas correspondientes a 5 esfuerzos de explotación distintos. Cada una de las intersecciones se ha identificado con el esfuerzo utilizado, e_i . En el gráfico de la derecha se muestra la relación entre las capturas y el esfuerzo para la misma población (ecuación 5.9). Se identifican sobre la función los 5 puntos de intersección correspondientes al gráfico de la izquierda.

En algunos casos es útil descomponer el esfuerzo aplicado en el producto de dos factores con mayor aplicación práctica: el **esfuerzo bruto** (e_B) y la **eficiencia de captura** (e_C)

$$e = e_B \cdot e_C \quad 5.10$$

Como hemos visto anteriormente las unidades de e son las mismas que las de r (tiempo⁻¹). Las de e_B y e_C varían de una aplicación a otra, pero básicamente son, para e_B , esfuerzo bruto por unidad de tiempo (esfuerzo bruto-tiempo⁻¹) y, para e_C , individuos capturados por unidad de esfuerzo y por individuo presente en la población (ind.·esfuerzo bruto⁻¹·ind.⁻¹). El significado de estos parámetros se entenderá mejor con dos ejemplos tomados de la actividad pesquera:

- (1) Podemos considerar que el esfuerzo de pesca bruto e_B es el número de barcos que pescan en una determinada zona; la eficiencia de captura e_C la determinarían las características de los barcos (su tecnología en la localización de bancos de pesca o su tonelaje, por ejemplo). En este caso las unidades de e_B serían número de barcos por temporada de pesca (barco·temporada⁻¹) y las de e_C serían individuos pescados por barco y por individuo presente en la población (ind.·barco⁻¹·ind.⁻¹ o, simplificando, barco⁻¹).
- (2) El esfuerzo bruto e_B también podría ser las horas que un pescador de caña está pescando y e_C la pericia del pescador con las artes que utilice. Aquí las unidades de e_B serían horas de pesca por día (horas·día⁻¹) y las de e_C número de peces pescados por hora de pesca y por pez que haya en el río (ind.·hora⁻¹·ind.⁻¹, u hora⁻¹).

Problema 5.3. Una población explotada con un esfuerzo constante $e = 0,002$ año⁻¹ produce un rendimiento de 16 ind.·año⁻¹. Cuando se dobla el esfuerzo de explotación el rendimiento pasa a ser de 24 ind.·año⁻¹. Si suponemos que la población crece según una ley logística, ¿cuál sería el esfuerzo que proporcionaría la PMS?

Solución. Sabemos que el esfuerzo que buscamos vale $r/2$, ya que ésta es la pendiente de una recta que pasa por los puntos $(0, 0)$ y $(K/2, r·K/4)$ (ecuación 5.8). Para calcular r podemos usar la ecuación 5.9

$$\text{capturas} = e \cdot N^* = e \cdot K \cdot \left(1 - \frac{e}{r}\right)$$

Aplicemos esta ecuación a los dos esfuerzos que se nos proporcionan y dividamos una ecuación por la otra

$$\frac{16}{24} = \frac{0,002 \cdot K \cdot \left(1 - \frac{0,002}{r}\right)}{0,004 \cdot K \cdot \left(1 - \frac{0,004}{r}\right)} \Rightarrow \frac{4}{3} = \frac{1 - \frac{0,002}{r}}{1 - \frac{0,004}{r}} \Rightarrow 4 - \frac{0,016}{r} = 3 - \frac{0,006}{r} \Rightarrow r = 0,01 \text{ año}^{-1}$$

Por lo tanto el esfuerzo que maximizará el rendimiento será $r/2 = 0,005 \text{ año}^{-1}$.

Problema 5.4. Una población de peces que crece según el modelo logístico y que se explota con un esfuerzo constante bruto de 10 barcos-temporada⁻¹ rinde 30.000 ind.·temporada⁻¹. La eficiencia de pesca de estos barcos es de 0,01 ind.·barco⁻¹·ind.⁻¹. ¿Cuál es el tamaño de la población?

Solución. Las capturas por temporada las podemos calcular como capturas = $e_B \cdot e_C \cdot N$. Sólo falta aislar N , vigilando que las unidades sean las correctas

$$N = \frac{\text{capturas}}{e_B \cdot e_C} = \frac{30.000 \frac{\text{ind.}}{\text{temporada}}}{10 \frac{\text{barcos}}{\text{temporada}} \cdot 0,01 \frac{\text{ind.}}{\text{ind.} \cdot \text{barco}}} = 300.000 \text{ ind.}$$

5.3. MODELO LOGÍSTICO DISCRETO Y CAOS

No es evidente, a diferencia de lo que ocurría con el modelo exponencial, qué ecuación en diferencias finitas proporciona una mejor aproximación del modelo logístico continuo. En el *applet* 5.2 hemos optado por la siguiente función (Alstad 2001)

$$N_{t+1} = N_t \cdot e^{r \cdot \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)} \quad 5.11$$

Podríamos suponer que, como en el caso del modelo exponencial, el comportamiento de los modelos continuo y discreto será esencialmente el mismo. Pero no es así, sino que el comportamiento del modelo logístico discreto es mucho más rico que el de su equivalente continuo. Como acabamos de ver el modelo continuo predice que el tamaño de la población siempre se acercará asintóticamente a K , a una velocidad determinada por el valor de r . El modelo discreto proporciona el mismo resultado para valores bajos de r . Concretamente, si $r < 2$ el tamaño de la población se acerca a K con **oscilaciones** que se van atenuando paulatinamente. Pero si $2,0 < r < 2,5$, aproximadamente, el tamaño de la población oscila indefinidamente entre dos valores distintos (entra en lo que se denomina un **ciclo** de periodo 2). Si r sigue creciendo el ciclo pasa a ser de periodo 4, luego de periodo 8, etc. Finalmente, si $r > 2,69$ desaparecen los ciclos y se entra en un patrón no repetitivo conocido como **caos**. Aunque una discusión a fondo del concepto de caos queda fuera del alcance de este libro, conviene aclarar algunos puntos, puesto que se trata de un concepto de enorme importancia teórica (véase la reseña sobre R.M. May y los problemas 5.13 y 5.34). En primer lugar, no debe confundirse el término caos con aleatorio: el caos aparece en un modelo totalmente **determinista** (ecuación 5.11), sin necesidad alguna de recurrir al azar. Una vez definidos los parámetros y la condición inicial N_0 , el resultado que proporciona el modelo es siempre el mismo. De todas formas, y esto es un signo distintivo de caos, pequeñas variaciones en las condiciones iniciales modifican completamente la dinámica de la población. Dado que a menudo es imposible establecer el tamaño de las poblaciones con total precisión, el tamaño futuro de una población con dinámica caótica es esencialmente **impredecible**. A nadie acostumbrado a las predicciones meteorológicas le sorprenderá saber que el comportamiento caótico fue observado por primera vez en modelos de dinámica atmosférica.

5.4. SÍNTESIS

El modelo logístico representa un paso adelante en nuestro intento de simular la dinámica poblacional de manera realista, ya que introduce el concepto fundamental de limitación del tamaño de

las poblaciones. Sin embargo, sigue siendo un modelo simple, basado en prácticamente las mismas suposiciones en las que se sustentaba el modelo exponencial. La excepción, obviamente, es que los parámetros demográficos básicos han dejado de ser constantes en el tiempo para pasar a ser función (lineal) del propio tamaño de la población. Como consecuencia, la población ya no crece indefinidamente sino que se aproxima asintóticamente a un valor de equilibrio: la capacidad de carga. El modelo logístico y, en particular, la versión del mismo que incluye un término de explotación, tiene un gran interés aplicado. Si bien actualmente disponemos de herramientas más potentes para resolver los problemas reales de explotación de poblaciones, el modelo logístico nos enseña algunas lecciones básicas en ecología aplicada: (1) A veces, más es menos, es decir, a partir de un cierto nivel de explotación los rendimientos son decrecientes, no sólo en términos relativos (por unidad de esfuerzo) sino también en términos absolutos (capturas totales). (2) Existe una diferencia fundamental entre maximizar el rendimiento obtenido de una población a corto plazo y hacerlo a largo plazo. Desgraciadamente, a menudo se piensa solamente en primar las ganancias a corto plazo, lo cual se halla en el origen de muchos problemas de sobreexplotación de los recursos (véase problema 5.12 sobre la “tragedia de los comunes”).

5.5. APPLETS DE LOS MODELOS

Applet 5.1. Crecimiento logístico continuo

Este *applet* está diseñado para mostrar como cambia la forma de la función logística al modificar alguno de los parámetros del modelo (r , K o N_0). Se muestran dos tipos de gráficos: (1) N respecto de t y (2) dN/dt respecto de N .

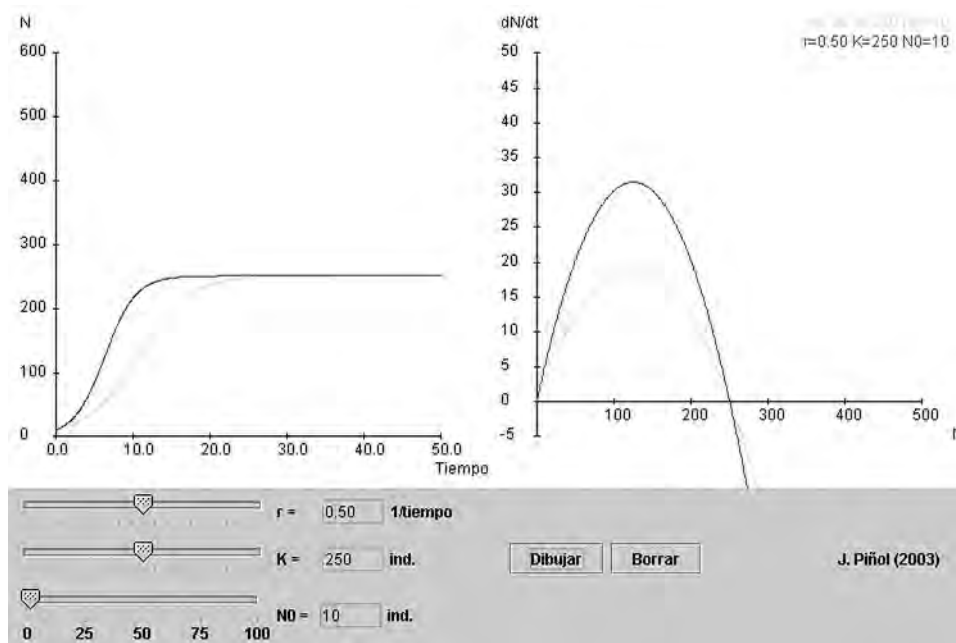


Figura 5.6. Applet 5.1 de crecimiento logístico continuo.

Applet 5.2. Crecimiento logístico discreto

Este *applet* simula el crecimiento de una población según el modelo logístico discreto. Se pueden seleccionar los parámetros r , K y N_0 y el tiempo de simulación. Una vez ejecutada la simulación se muestran dos gráficos, N respecto de t y $\log(N_{t+1})$ respecto de $\log(N_t)$. Este *applet* permite visualizar de manera sencilla el crecimiento de una población en dinámica caótica.

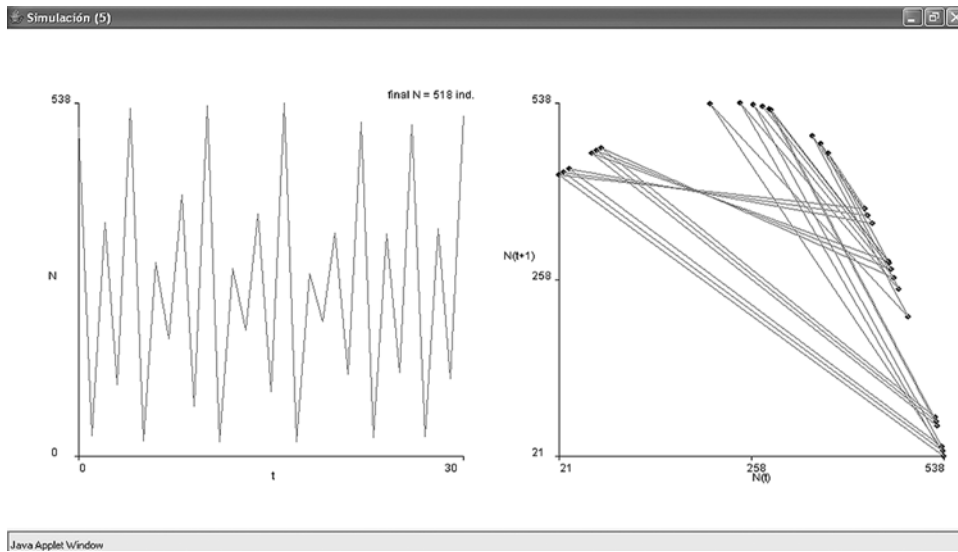


Figura 5.7. Applet 5.2 de crecimiento logístico discreto.

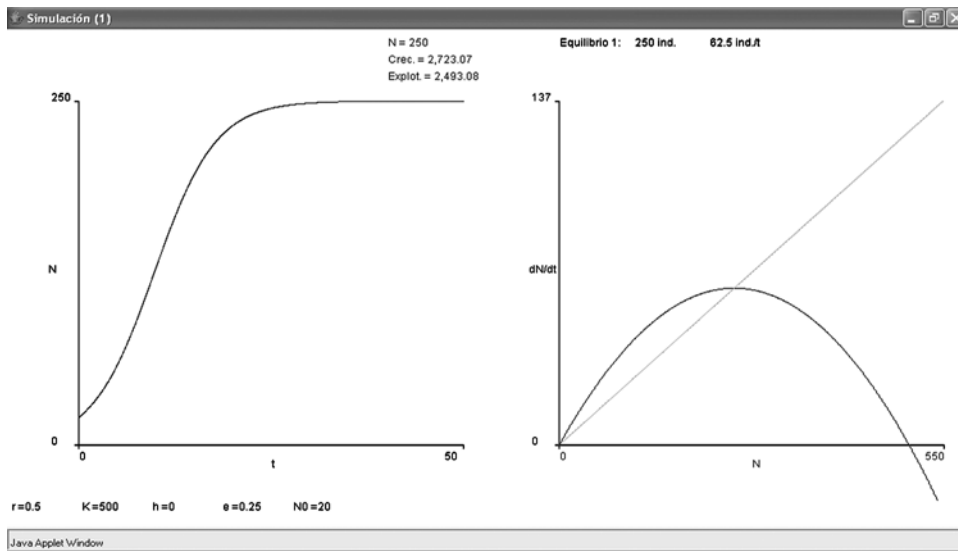


Figura 5.8. Applet 5.3 de crecimiento logístico continuo con explotación.

Applet 5.3. Explotación de poblaciones en crecimiento logístico

Este *applet* simula el crecimiento de poblaciones en crecimiento logístico sometidas a explotación con cuota fija, con esfuerzo constante o con una combinación de ambas estrategias. El usuario puede seleccionar el tiempo de simulación y los parámetros: r , K , h (cuota), e (esfuerzo) y N_0 . La ejecución proporciona dos gráficos, N respecto de t y dN/dt respecto de N . Además, se proporciona el valor numérico del tamaño de la población al final de la simulación y de los puntos de equilibrio.

5.6. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 5.5. Una población de una especie de dípteros tefrítidos crece según un modelo logístico. Si la capacidad de carga es de 5000 individuos y la tasa instantánea de crecimiento vale $0,2 \text{ mes}^{-1}$, ¿cuánto vale el crecimiento máximo de la población?

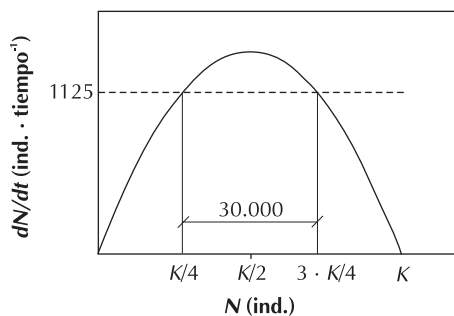
Solución. El crecimiento máximo en el modelo logístico se obtiene para un valor de $N = K/2$, es decir de $N = 2500$ individuos. Por tanto

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)_{\text{máx}} = r \cdot \frac{K}{2} \cdot \left(1 - \frac{K/2}{K}\right) = \frac{r \cdot K}{4} = \frac{0,2 \cdot 5000}{4} = 250 \frac{\text{ind.}}{\text{mes}}$$

Problema 5.6. En una población en crecimiento logístico, cuando $N = K/4$ el crecimiento es de 1125 individuos año^{-1} . Cuando la población se incrementa en 30.000 individuos el crecimiento de la población vale también 1125 $\text{ind.}\cdot\text{año}^{-1}$. (a) ¿Cuál es la capacidad de carga de esta población? (b) ¿Cuál es su crecimiento máximo?

Solución

(a) Representemos la función logística en la forma dN/dt respecto a N . Se marca $K/4$ y el correspondiente crecimiento (1125 $\text{ind.}\cdot\text{año}^{-1}$). Como la función es simétrica respecto a $K/2$ el mismo crecimiento se obtiene en un punto equidistante situado a la derecha de $K/2$, esto es $3 \cdot K/4$. La distancia entre $3 \cdot K/4$ y $K/4$ es $K/2$, valor que por el enunciado sabemos que equivale a 30.000 individuos. Por tanto, $K = 60.000$ ind.



(b) Tal como hemos visto en el problema 5.5, el crecimiento máximo vale $r \cdot K/4$. Necesitamos, por tanto, calcular r . Sabemos, por ejemplo, que para $K/4 = 15.000$ individuos el crecimiento es de 1125 $\text{ind.}\cdot\text{año}^{-1}$. Entonces

$$1125 = r \cdot 15.000 \cdot \left(1 - \frac{15.000}{60.000}\right) = 11.250 \cdot r \Rightarrow r = 0,1 \text{ año}^{-1}$$

Por lo tanto, el crecimiento máximo de la población vale

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)_{\text{máx}} = \frac{r \cdot K}{4} = \frac{0,1 \cdot 60.000}{4} = 1500 \frac{\text{ind.}}{\text{año}}$$

Problema 5.7. Se ha estudiado con detalle el efecto de la densidad de población en la dinámica de la población de un coccinélido. Se ha observado que la natalidad (b , en mes^{-1}) disminuye con la densidad de población, mientras que la mortalidad aumenta (d , en mes^{-1}):

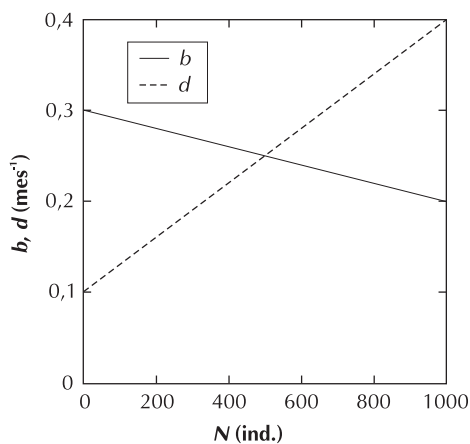
$$b = 0,3 - 0,0001 \cdot N$$

$$d = 0,1 + 0,0003 \cdot N$$

(a) Representar gráficamente estas dos funciones y discutir la dinámica a corto y a largo plazo de la población cuando el número inicial de individuos es de 300 y cuando es de 600. (b) ¿Cuánto valdrá el crecimiento máximo de la población?

Solución

(a) Las dos rectas se cruzan ($b = d$) para un valor de $N = 500$ ind. Éste es un punto de equilibrio estable, ya que si $N > 500$ entonces, como $d > b$, la población disminuye y se acerca a $N = 500$. De la misma forma, si $N < 500$, como $b > d$ la población aumenta y se acerca también a 500 individuos.



Por tanto, a corto plazo, cuando $N = 300$ ind. la población aumenta y cuando $N = 600$ ind. la población disminuye. A largo plazo, la población se estabiliza en 500 individuos.

(b) La población crecerá según

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N = (b - d) \cdot N = [(0,3 - 0,0001 \cdot N) - (0,1 + 0,0003 \cdot N)] \cdot N = 0,2 \cdot N - 0,0004 \cdot N^2$$

El máximo crecimiento corresponderá, pues, al máximo de la función anterior. Para encontrar los puntos extremos de la función debemos igualar su derivada a cero

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)' = 0,2 - 0,0008 \cdot N$$

$$0,2 - 0,0008 \cdot N_{\text{máx}} = 0 \Rightarrow N_{\text{máx}} = \frac{0,2}{0,0008} = 250 \text{ ind.}$$

(Se trata de un máximo y no de un mínimo ya que la segunda derivada es negativa en $N_{\text{máx}} = 250$ ind.; véase apéndice matemático.)

Si sustituimos este valor en la ecuación de crecimiento de la población obtendremos el valor correspondiente al crecimiento máximo de la misma

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)_{\text{máx}} = 0,2 \cdot N_{\text{máx}} - 0,0004 \cdot N_{\text{máx}}^2 = (0,2 \cdot 250) - (0,0004 \cdot 250^2) = 25 \frac{\text{ind.}}{\text{mes}}$$

Alternativamente, podemos considerar que esta población crece según el modelo logístico, ya que las condiciones de crecimiento lineal de la mortalidad y de disminución lineal de la natalidad con el tamaño de población conducen a este modelo (apartado 5.1). Sabemos pues que el crecimiento máximo se da para $K/2$ y vale $r \cdot K/4$. El valor de K lo conocemos porque es el valor de equilibrio que hemos encontrado en el primer apartado (en el apartado 5.1 se ha deducido que, efectivamente, $K = (b - d)/(a + c)$). Sólo falta darse cuenta de que r es el valor de la diferencia ($b' - d'$) cuando N es muy pequeño (casi cero). Así, $r = b - d = 0,3 - 0,1 = 0,2 \text{ mes}^{-1}$. Por lo tanto

$$\left(\frac{dN}{dt}\right)_{\text{máx}} = \frac{r \cdot K}{4} = \frac{0,2 \cdot 500}{4} = 25 \frac{\text{ind.}}{\text{mes}}$$

Problema 5.8. Fijémonos de nuevo en los datos sobre la población española proporcionados en el problema 4.7. (a) ¿Qué modelo se ajusta mejor a los datos, el logístico o el exponencial? [Nota: suponer $K = 45$ millones de habitantes.] (b) ¿Hay evidencia en los datos de que la población española se esté acercando a su capacidad de carga?

Solución

(a) A diferencia de lo que ocurría con el modelo exponencial, cuya ecuación se podía reducir a la de una recta, ajustar el modelo logístico a un conjunto de datos no es trivial. Consideraremos, tal como dice el enunciado, que $K = 45$ millones de personas (este valor es ciertamente arbitrario pero, como veremos más adelante, la respuesta al problema planteado no depende críticamente de esta elección). Para poder ajustar un modelo logístico todavía hemos de estimar el valor de r . Una manera de hacerlo es considerar que para $N = K/2$ el modelo logístico predice que el crecimiento per cápita vale $dN/(dt \cdot N) = r/2$. En nuestro caso, una aproximación posible es utilizar los incrementos de población por unidad de tiempo entre 1910 y 1940, cuando la población es aproximadamente $K/2$

$$\frac{dN}{N \cdot dt} \approx \frac{\Delta N}{N \cdot \Delta t} = \frac{26.014.278 - 19.990.669}{22.755.148 \cdot 30} = 0,0088 = \frac{r}{2} \Rightarrow r = 0,0176 \text{ año}^{-1}$$

A partir de estos datos, y considerando que N_0 es la población en 1900, podemos ya predecir la población para cada año usando la ecuación 5.6. Podemos hacer lo mismo para el modelo exponencial utilizando los valores de r y N_0 que mejor se ajustan a los datos (ecuación 4.9), tal como hemos hecho ya en el problema 4.7. Los resultados son los siguientes:

Año	t (años)	$N_{\text{obs.}}$ (hab.)	$N_{\text{exp.}}$ (hab.)	$N_{\text{log.}}$ (hab.)
1900	0	18.616.630	18.562.405	18.616.630
1910	10	19.990.669	20.108.413	20.556.176
1920	20	21.338.551	21.783.184	22.525.271
1930	30	23.677.095	23.597.442	24.493.979
1940	40	26.014.278	25.562.803	26.432.388
1950	50	28.117.873	27.691.854	28.312.398
1960	60	30.582.936	29.998.228	30.109.290
1970	70	33.956.047	32.496.692	31.802.884
1981	81	37.742.561	35.486.002	33.528.819
1991	91	39.433.942	38.441.527	34.963.139
1996	96	39.669.390	40.010.355	35.630.640
2001	101	41.116.842	41.643.209	36.264.840

¿Cómo determinar cuál de los modelos se ajusta mejor a los censos? Una manera sencilla de hacerlo es realizar un análisis de regresión lineal entre los valores observados (censos) y los estimados según los dos modelos. Se obtienen los siguientes ajustes:

$$N_{\text{exp.}} = 0,967 \cdot N_{\text{obs.}} + 599.686 \quad R = 0,995$$

$$N_{\text{log.}} = 0,756 \cdot N_{\text{obs.}} + 6.284.935 \quad R = 0,990$$

El hecho de que los dos coeficientes de correlación sean muy próximos a 1 indica que en ambos casos existe una asociación muy fuerte entre los valores observados y los estimados. Sin embargo, no sólo nos interesa que exista una relación lineal entre los valores sino que queremos que nuestro modelo sea capaz de predecir con la máxima exactitud el valor de la población en un momento dado. El modelo perfecto, pues, debería cumplir $N_{\text{est.}} = N_{\text{obs.}}$; es decir, sus predicciones deberían estar relacionadas con los valores observados según una función lineal de pendiente 1 y ordenada en el origen = 0. Un modelo será tanto mejor cuanto más se acerque a esta condición. Según este criterio, el modelo exponencial es en nuestro caso claramente superior al logístico.

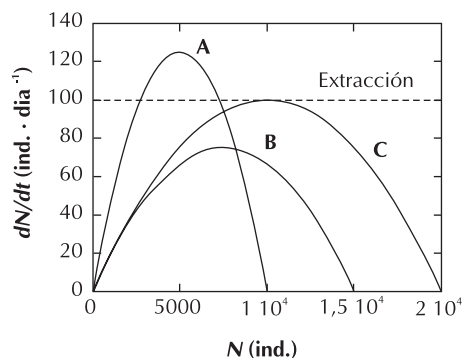
(b) De hecho la respuesta a este apartado se encuentra ya en el apartado anterior, ya que si el modelo exponencial simple se ajusta mejor a los datos que el logístico suponiendo N_{final} vale aproximadamente K , ciertamente no tenemos evidencia de que la población española esté llegando a su capacidad de carga. Queda para el lector mostrar que si hubiéramos elegido $K = 50$ millones de habitantes en lugar de 45 millones los resultados hubieran sido cualitativamente idénticos. Dicho esto, y pese a que ésta es probablemente la mejor conclusión a la que podemos llegar con los conocimientos adquiridos hasta el momento, no hemos de olvidar que nuestro análisis se basa en diversas simplificaciones. En realidad ninguno de los dos modelos es aplicable, puesto que sabemos que ni los flujos migratorios se han mantenido cercanos a 0 durante el siglo XX, ni las condiciones han sido aproximadamente constantes. Pese a que el modelo exponencial se ajusta mejor a los datos de que disponemos, sus predicciones dejan de ser razonables a medio y a largo plazo.

Problema 5.9. Un laboratorio biológico utiliza 100 escarabajos cada día como animales de experimentación. Estos coleópteros pueden ser de tres especies, las cuales cuando crecen en población monoespecífica en el terrario en condiciones óptimas lo hacen según una ley logística, cuyos parámetros se encuentran en la tabla siguiente. (a) ¿Cuál de las tres especies se debería escoger? (b) Si cuando se empiezan a extraer individuos el tamaño de la población es $N = K$, y el ritmo de extracción se mantiene durante mucho tiempo, ¿cuál será el tamaño final de la población?

Especie	r (día ⁻¹)	K (ind.)
A	0,05	10.000
B	0,02	15.000
C	0,02	20.000

Solución

(a) En primer lugar se deben representar las tres curvas logísticas y la cuota fija de explotación de 100 escarabajos-día⁻¹.



Se observa que la especie B no permite extraer diariamente 100 escarabajos porque con esta tasa de extracción la población se acabaría extinguiendo (la recta de extracción y la curva logística no se cruzan). En principio, la especie A y la especie C sí permitirían extraer 100 escarabajos cada día de forma indefinida (la recta de extracción y la curva logística se cruzan en, como mínimo, un punto de equilibrio). De todas formas, el punto de equilibrio de la especie C es un punto de equilibrio inestable, ya que una pequeña perturbación que redujera el tamaño de la población por debajo de $N = K/2$ conduciría a la extinción de la población. Por tanto, debería elegirse la especie A.

(b) La recta de extracción y la curva A se cruzan en dos puntos. El valor de éstos se pueden calcular igualando la ecuación de crecimiento logístico a la extracción

$$r \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right) = E \Rightarrow 0,05 \cdot N \cdot \left(1 - \frac{N}{10.000}\right) = 100 \Rightarrow \frac{0,05}{10.000} \cdot N^2 - 0,05 \cdot N + 100 = 0$$

Las soluciones de la ecuación de segundo grado obtenida son $N^*_1 = 2764$ y $N^*_2 = 7236$ escarabajos. El punto de equilibrio que se alcanzará si se empieza a explotar cuando $N = 10.000$ individuos es N^*_2 . Se trata de un punto de equilibrio estable, por lo que la población se mantendría en él indefinidamente.

Problema 5.10. Una población reintroducida de corzos crece según un modelo logístico con $r = 0,2$ año⁻¹ y $K = 2000$ corzos. Se desea regular el tamaño de la población mediante su caza. Diseñar (a) una estrategia de caza de cuota fija (número de corzos que se pueden cazar por temporada) y (b) una estrategia de esfuerzo constante (número de permisos de caza por temporada) de forma que las dos estrategias permitan alcanzar la producción máxima sostenible de corzos en ese ambiente. Suponer que un cazador mata en un día, en promedio, una milésima parte de los corzos de la reserva. [Nota: considerar que un permiso permite a un cazador cazar en la reserva durante un día; es decir, 10 permisos permitirían a un cazador cazar durante 10 días o a 10 cazadores cazar durante un día.]

Solución

En primer lugar se debe calcular la producción máxima sostenible (PMS)

$$PMS = \frac{r \cdot K}{4} = \frac{0,2 \cdot 2000}{4} = 100 \frac{\text{corzos}}{\text{año}}$$

(a) La cuota fija ha de ser pues de 100 corzos por año (o por temporada de caza). No obstante, sabemos que esta cuota llevaría a la extinción de la población y, por tanto, la cuota permitida debería ser menor.

(b) La estrategia de esfuerzo constante consiste en expedir un número fijo de permisos de caza por temporada (e_B , en unidades de permisos-temporada⁻¹). Para calcularlo es necesario tener en cuenta que la PMS se da cuando hay exactamente $K/2$ corzos, de forma que

$$PMS = \frac{K}{2} \cdot e_B \cdot e_C$$

donde e_C es la eficiencia de los cazadores (0,001 corzos muertos por cada corzo que haya en la reserva y por permiso)

$$100 \frac{\text{corzos}}{\text{temporada}} = \frac{2000 \text{ corzos}}{2} \cdot e_B \frac{\text{permisos}}{\text{temporada}} \cdot 0,001 \frac{\text{corzos}}{\text{corzos} \cdot \text{permiso}} \Rightarrow e_B = 100 \frac{\text{permisos}}{\text{temporada}}$$

El número de permisos de caza debería ser de 100 por año. Esto podría conseguirse, por ejemplo, permitiendo la entrada de 1 cazador durante 100 días o de 5 cazadores durante 20 días por temporada. Nótese que este resultado no implica que un cazador mate un corzo por día, sino que un cazador cobrará más piezas cuantos más corzos haya en la reserva; si por el motivo que sea hay muy pocos corzos, cazará poco. Esta regulación de las capturas que resulta de la relación entre el tamaño de la población y el rendimiento obtenido es lo que hace que este método de explotación sea más adecuado que el de cuota fija.

Problema 5.11. En la tabla siguiente se muestran las capturas de pesca en Cataluña durante la segunda mitad del siglo XX (Leonart 1999).

Año	Capturas (t)	Esfuerzo ¹
1950	20.000	1,000
1955	22.000	1,200
1960	21.000	1,440
1965	24.000	1,728
1970	30.000	2,592
1975	48.000	3,888
1980	60.000	5,832
1985	57.000	6,415
1990	58.000	7,057
1995	54.000	7,762

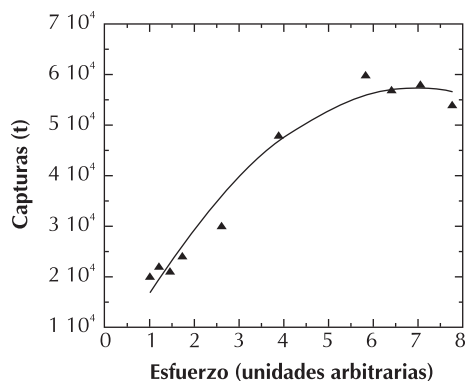
¹El esfuerzo es una simple aproximación en unidades arbitrarias.

Si suponemos que el tiempo entre los promedios es suficiente como para que se haya llegado, en cada caso, a una población de equilibrio, ¿es óptimo el esfuerzo aplicado? ¿Qué se debería recomendar a las autoridades?

Solución. Sabemos (ecuación 5.9) que

$$\text{capturas} = K' \cdot e^{-\frac{K'}{r'}} \cdot e^2$$

(como no sabemos cual es el esfuerzo en términos absolutos, K' y r' no corresponden a los valores poblacionales reales, K y r). Si representamos gráficamente la relación entre las capturas y el esfuerzo obtenemos algo muy parecido a un sector de parábola, tal como predice el modelo logístico con explotación. Si ajustamos una ecuación de segundo grado a los datos obtenemos: $\text{capturas} = -1147 \cdot e^2 + 15.928 \cdot e + 2026$ ($R^2 = 0,970$). El ajuste obtenido no se corresponde exactamente con nuestro modelo, ya que incluye un término independiente del esfuerzo. Sin embargo este término es relativamente pequeño y su presencia sugiere simplemente que en este caso las capturas dependen de dos términos, uno de constante (cuota fija), en este caso igual a 2026 toneladas, y otro dependiente del esfuerzo. Este modelo mixto no lo hemos tratado en el libro, pero se puede explorar con el *applet* 5.3. En cualquier caso, la forma de la parábola sugiere que la explotación se mantuvo por debajo del valor óptimo hasta mediados de la década de 1980, pero que recientemente este valor óptimo ha sido superado, conduciendo a una ligera disminución en las capturas. Aunque tanto los datos como las armas analíticas de que disponemos son limitados, la política más razonable parece ser una progresiva disminución del esfuerzo.



Problema 5.12. ☉ ☿ Suponer una población en crecimiento logístico con $r = 0,2 \text{ año}^{-1}$, $K = 500 \text{ t}$ y $N_0 = K$. Utilizar el *applet* 5.3 para determinar la población y las capturas de equilibrio correspondientes a esfuerzos (e) de 0,05, 0,1, 0,15, 0,2, 0,25, 0,3, 0,4 y 0,5 año^{-1} . Utilizar también el *applet* para calcular las capturas que se obtendrían el primer año, el total de los cinco primeros años y el de los 100 primeros años de aplicación de cada una de las estrategias. Si el horizonte temporal que utilizan los explotadores para medir sus beneficios es de 5 años y no hay ningún tipo de regulación, ¿qué estrategia se debería aplicar?

Solución. El *applet* proporciona directamente el tamaño de la población y las capturas totales al cabo de un cierto número de años. Si se realiza una simulación con los parámetros del enunciado y una duración de 1, 5 y 100 años, se obtienen los resultados siguientes:

e	N^*	Q^*	N_0	Q_1	N_1	Q_5	N_5	Q_{100}	N_{100}
0,00	500	0	500	0	500	0	500	0	500
0,05	375	19	500	24	478	114	425	1911	375
0,10	250	25	500	48	456	208	359	2673	250
0,15	125	19	500	70	436	285	300	2393	126
0,20	0	0	500	91	417	347	250	1522	24
0,25	0	0	500	111	398	396	206	1002	1
0,30	0	0	500	131	380	436	169	824	0
0,40	0	0	500	167	346	490	112	693	0
0,50	0	0	500	200	315	522	73	638	0

Está claro que con un horizonte de 5 años la estrategia más productiva es la de explotar a la máxima tasa ($e = 0,5$), ya que las capturas totales (Q_5) son mayores. La consecuencia es que económicamente (o, mejor, crematísticamente) es razonable explotar la población a tasas que la llevarán a la extinción al cabo de algunos años. En cambio, con un horizonte temporal más largo (100 años), la situación cambia radicalmente, y la estrategia con $e = 0,1$ pasa a ser la más productiva. Esta estrategia es de hecho la más productiva a largo plazo, ya que ofrece el mayor número de capturas en el equilibrio. La situación es todavía peor si se considera el efecto de la competencia (aunque el horizonte temporal considerado sea mucho más largo, sobreexplotar sigue siendo económicamente razonable si no tenemos motivos para pensar que el vecino va a limitar sus capturas). En términos generales el caso analizado forma parte del problema que se genera cuando los beneficios de una decisión revierten de forma más o menos inmediata sobre el individuo mientras que los costes se reparten entre toda una comunidad a más largo plazo. Estas consideraciones fueron expuestas por el ecólogo Garrett Hardin en un artículo muy famoso y polémico titulado *The tragedy of the commons* (1968) en el que aboga por la regulación universal de las explotaciones, del derecho a contaminar e, incluso, del derecho a tener descendencia.

Problema 5.13. ☉ En un artículo clásico, publicado en 1974 en la revista *Science*, Robert M. May demostró que la ecuación logística discreta muestra dinámicas cada vez más complejas a medida que aumenta el valor de r , desde la situación común en que hay un solo punto de equilibrio hasta un régimen caótico en que a la práctica es imposible predecir el tamaño de la población en cualquier momento del futuro. (a) Utilizar el *applet* 5.2 para verificar los valores de r a los que se producen estos cambios de régimen (véase apartado 5.3). (b) Comprobar que los cambios de régimen sólo dependen del valor de r (son independientes de K y de N_0).

Solución

(a) Si comenzamos con los valores $r = 1,5$, $K = 250$ y $N_0 = 500$ los resultados de la simulación muestran que rápidamente se llega a un valor de equilibrio ($N^* = K$). Si aumentamos ligeramente el valor de r la

trayectoria de la población se mantiene cualitativamente idéntica. Aunque a medida que nos acercamos a $r = 2$, las oscilaciones se hacen más evidentes, éstas se amortiguan con el tiempo y, eventualmente, la población llega a la situación de equilibrio $N^* = K$. Sin embargo, si realizamos una simulación con $r = 2,05$ vemos que las oscilaciones ya no se amortiguan: ha aparecido un ciclo estable de periodo 2. Ahora la población oscila entre dos "puntos de equilibrio", uno por encima y otro por debajo de K , pero sin llegar nunca a $N = K$. Este comportamiento se refleja claramente en la figura que muestra la relación entre N_{t+1} y N_t , ambas en escala logarítmica, ya que ahora el final de la trayectoria no corresponde a un único punto sino que en la situación de equilibrio el tamaño de la población "salta" entre dos puntos distintos. Esta situación se mantiene hasta que llegamos a valores de r superiores a 2,52, momento en el que aparecen ciclos con 4 puntos estables. Si seguimos aumentando el valor de r estos puntos se van separando hasta que, para $r > 2,65$ aparecen ciclos estables de periodo 8. Para $r > 2,7$, los ciclos estables desaparecen y se entra en una dinámica caótica en que pueden aparecer ciclos de cualquier periodo arbitrario o comportamientos aperiódicos dependiendo de las condiciones iniciales. Para apreciar lo que se quiere decir cuando se habla de la influencia crítica de las condiciones iniciales comparar, por ejemplo, la trayectoria de la población para $r = 3$, $K = 250$ y $N_0 = 500$ con la trayectoria para $r = 3$, $K = 250$ y $N_0 = 490$. Sin embargo, esto no quiere decir que se pueda obtener cualquier resultado: comprobar que para exactamente las mismas condiciones iniciales se obtienen siempre resultados idénticos. Igualmente, si se observa la figura que muestra N_{t+1} respecto de N_t es obvio que el tamaño de población no puede tomar cualquier valor sino que siempre se encuentra en una región bien definida del espacio.

(b) Repetir el procedimiento anterior para otra combinación de K y N_0 y observar que los valores de r para los que se producen los cambios de régimen no quedan afectados (aunque sí la velocidad a la que se llega a las situaciones de equilibrio).

5.7. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 5.14. ✎ Se ha estudiado el efecto de la densidad de población en la natalidad y la mortalidad de una población cautiva de pequeños mamíferos. Se ha observado que la natalidad (b , en año⁻¹) y la mortalidad (d , en año⁻¹) siguen las siguientes funciones de N

$$b = 0,2 + 0,04 \cdot N - 0,00015 \cdot N^2$$

$$d = 0,6 + 0,005 \cdot N$$

(a) Representar gráficamente estas dos funciones y discutir la dinámica a corto plazo (¿aumenta o disminuye N ?) y a largo plazo (puntos de equilibrio) de la población cuando el número inicial de individuos es de 10 y cuando es de 300. (b) ¿Para qué valor de N se dará un mayor crecimiento per cápita y cuánto valdrá éste? (c) ¿Para qué valor de N se dará un crecimiento máximo de la población? ¿cuánto valdrá este crecimiento? (Modificado de Gotelli 2002.)

Problema 5.15. Se han criado por separado en el laboratorio dos poblaciones de peces de especies distintas y se ha observado que ambas crecen según un modelo logístico. La tasa de crecimiento instantáneo de la especie A es el doble que la de la B, mientras que la capacidad portadora de la especie A es la mitad que la de la B. ¿Cuál de las dos especies tiene un crecimiento máximo mayor?

Problema 5.16. ✎ Se ha observado que una población de una especie de ave sedentaria se ha mantenido estable en los últimos 20 años alrededor de 5000 individuos. Por otra parte, se sabe que una segunda población fundada con unos pocos individuos procedentes de la primera población en un lugar de características parecidas se duplicó en 3 años. ¿Cuál es la producción máxima sostenible de la primera población?

Problema 5.17. ✎ ■ Consideremos nuevamente los datos de la dinámica poblacional de la gaviota de Audouin que habíamos tratado en el problema 4.19. Si suponemos que entre 1981 y 1988 el tamaño de la población era tan pequeño que prácticamente no existía competencia intraespecífica y que $K = 12.000$ individuos, ¿qué modelo se ajusta mejor a los datos, el logístico o el exponencial?

Problema 5.18. Los datos siguientes corresponden a estimas de la población mundial (en millones de personas) desde el año 1000 a.C. (son los mismos datos utilizados en el problema 4.11 pero con más resolución temporal). Representarlos gráficamente. ¿Tiene la Tierra una K fija? ¿a qué se pueden atribuir los cambios en el valor de K ? ¿Existe un límite máximo al valor de K para la población de humanos en la Tierra? Razonar las respuestas.

Año	N (millones)
-1000	50
-500	100
-200	150
1	170
200	190
400	190
500	190
600	200
700	210
800	220
900	240
1000	265
1100	320
1200	360
1300	360
1400	350
1500	425
1600	545
1700	610
1800	900
1900	1625
2000	6000

Problema 5.19. En un estudio clásico de dinámica de poblaciones de pájaros se siguieron con detalle los parámetros demográficos de una población de carboneros (*Parus major*) entre 1947 y 1963 en un bosque del sur de Inglaterra (Lack 1966). Los resultados se muestran en la tabla siguiente. Según estos datos, ¿existe una relación entre el tamaño poblacional y la natalidad? ¿y con la mortalidad? ¿sería aplicable el modelo logístico? ¿a qué se debe la gran dispersión que muestran ambas relaciones?

Año	N (ind.)	Pollos volanderos (ind.·año ⁻¹)	Mortalidad (proporción)
1947	14	65	0,470
1948	42	209	0,760
1949	60	260	0,810
1950	62	190	0,750
1951	64	157	0,820
1952	40	150	0,780
1953	42	184	0,730
1954	62	262	0,830
1955	54	183	0,800
1956	48	189	0,590
1957	98	225	0,830
1958	54	150	0,600
1959	82	277	0,720
1960	102	274	0,530
1961	172	365	0,830
1962	86	226	0,750
1963	78	253	0,670

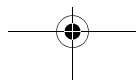
Problema 5.20. Los efectos de la competencia intraespecífica y la limitación de los recursos en la ecología de las poblaciones son mucho más generales que el caso específico descrito por el modelo logístico. Es bien conocido, por ejemplo, que el rendimiento de los cultivos no aumenta linealmente con la densidad de plantas sino que se estabiliza o disminuye a densidades elevadas. Esta misma tendencia se observa en poblaciones naturales. Es frecuente que, a densidades moderadamente altas, la biomasa individual (w) sea inversamente proporcional al tamaño de población (o a su densidad, D). Los datos siguientes corresponden a un subconjunto de las estaciones del Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña (Gracia *et. al.* 2000-2004) dominadas por pino albar (*Pinus sylvestris*). (a) Com-



probar que, efectivamente, $w = a \cdot D^{-1}$. (b) ¿Qué importantes consecuencias tiene una relación de este tipo?

Densidad (ind.-ha ⁻¹)	Biomasa total (t-ha ⁻¹)
837	24,0
1621	32,2
732	49,0
1254	68,9
586	58,5
1972	43,7
592	35,4
948	44,1
759	53,7
864	101,8
1118	90,8
1485	45,1
1700	27,0
1764	113,6
1529	32,8
3243	40,3
803	63,5
1545	56,2
1640	61,6

Problema 5.21. En la tabla siguiente se muestran los resultados de un estudio clásico realizado a finales del siglo XIX en el que se siguió el crecimiento de una plantación de maíz durante más de 100 días (Kreusler *et al.* 1879 in Hunt 1982). (a) Comprobar si los datos se ajustan a un modelo logístico. Para ello, tratar de fijar unos valores razonables de K y r a partir de la tabla (y de forma independiente para cada parámetro). (b) ¿A qué se debe esta analogía entre el crecimiento de los individuos y de las poblaciones?



Día del año	Peso medio por planta (g)
140	0,33
155	0,29
169	0,31
183	2,32
197	9,02
211	34,56
225	70,10
239	111,65
253	121,99

Problema 5.22. Una piscifactoría está realizando pruebas con unos nuevos tanques para los peces. Los técnicos han observado que cuando ponen 500 peces en uno de estos tanques la producción es de 40 peces al mes y que cuando ponen 1500 la producción es de 60 peces al mes. Por otra parte, saben que la dinámica de estas poblaciones sigue una ley logística. (a) ¿Qué cantidad de peces por tanque hace máxima la producción? (b) ¿Cuánto vale esta producción máxima?

Problema 5.23. Un pescador excéntrico construyó una balsa de entrenamiento donde sólo pesca él. La empresa que le vendió la balsa y los peces le dijo que K tenía un valor de 12.000 peces y r de $0,005 \text{ día}^{-1}$, pero él no entendió el significado. (a) Durante mucho tiempo estuvo pescando 10 peces cada día. Entonces, por una avería, tuvo que vaciar la balsa. ¿Cuántos peces encontró? (b) Después cambió de estrategia y se puso a pescar durante una hora al día. Al cabo de mucho tiempo vio que acababa pescando 14 peces al día. En aquellas fechas tuvo que vaciar la balsa nuevamente y contó 7549 peces. A continuación estuvo pescando durante dos horas al día y al cabo de mucho tiempo se dio cuenta, sorprendido, de que pescaba menos de 14 peces al día. Consultó con un amigo que había estudiado un curso de ecología y le dijo que esto era normal. También le dijo cuantas horas tenía que pescar al día para obtener una pesca máxima. ¿Podrías ser tú ese amigo?

Problema 5.24. Consideremos una población en crecimiento logístico con parámetros $r = 0,05 \text{ año}^{-1}$ y $K = 20.000$ individuos sometida a explotación con regulación del esfuerzo, de forma que cuando la población es de 15.000 individuos el rendimiento es de $250 \text{ ind.}\cdot\text{año}^{-1}$. (a) ¿Qué tamaño alcanzará a largo plazo esta población? (b) ¿Cuál es el máximo esfuerzo aplicable sin que se extinga la población?

Problema 5.25. Las poblaciones de una especie de insecto con reproducción continua criadas en el laboratorio crecen según un modelo logístico. Considérense muchas de estas poblaciones en condiciones idénticas pero con distintos tamaños iniciales. En un momento determinado se empiezan a extraer 9 individuos por semana de cada una de estas poblaciones y esta tasa de extracción se mantiene durante mucho tiempo. Al realizar este experimento se observó lo siguiente: (1) Cuando el tamaño inicial de la población era inferior a 1000 individuos la población siempre se acababa extinguiendo. (2) Cuando el tamaño inicial de la población era superior a 1000 individuos la población acababa teniendo 9000 individuos. Entonces, (a) ¿cuál es la capacidad portadora de estas poblaciones? (b) Si se decidiera explotar estas poblaciones con el método del esfuerzo constante, ¿cuál sería la máxima cantidad de insectos que se podrían extraer cada semana?

Problema 5.26. Usando los datos del problema 5.2 ($r = 0,3 \text{ año}^{-1}$ y $K = 2 \cdot 10^6 \text{ kg}$), discutir el resultado de una estrategia de explotación de esfuerzo constante en que el rendimiento anual de la pesca es 0,1 veces el tamaño de la población de sardinas. Considérense dos tamaños iniciales de población: (a) $0,25 \cdot 10^6 \text{ kg}$ y (b) $1,75 \cdot 10^6 \text{ kg}$.

Problema 5.27. Consideremos una población de merluza que se ha estudiado durante muchos años y que se sabe que crece según un modelo logístico de parámetros $r = 0,1 \text{ año}^{-1}$ y $K = 50.000$ toneladas. Los armadores dicen que su tamaño actual es de, aproximadamente, 10.000 toneladas, mientras que el servicio de inspección pesquera rebaja esta cifra a la mitad. Actualmente, la administración y los armadores se encuentran en un proceso de negociación sobre la cuota de pesca anual para los próximos 10 años. (a) ¿Cuál debería ser la cuota máxima anual si fuese cierta la estimación de los armadores y cuál si lo fuese la de los inspectores? (b) Se sabe que un único barco de los que trabajan en la zona es capaz de pescar el 1% de la merluza existente en la población en un año de trabajo. ¿Cuántos barcos debería permitirse que pescaran en la zona para obtener, a la larga, las máximas capturas posibles? (en este caso no hay cuota de pesca, sino que se regula el esfuerzo). (c) ¿Cuál sería el tamaño de la población de merluza en el equilibrio y la captura anual si pescaran 10 de los barcos descritos en el apartado anterior durante todo el año?

Problema 5.28. Una población de perdiges se fundó con muy pocos individuos y durante este periodo se observó que el tamaño de la población se duplicaba aproximadamente cada 3 años. La población fue aumentando paulatinamente de tamaño hasta alcanzar las 50.000 perdiges, valor que se mantuvo aproximadamente constante durante años. Ahora se está pensando en permitir la caza de perdiges en esta reserva limitando el número de perdiges cazadas por temporada al 75% de la producción máxima sostenible de la población. ¿Cuál sería la cuota de caza anual? ¿Si la situación se mantuviera así durante muchos años, cuántas perdiges acabaría teniendo la población?

Problema 5.29. Consideremos que una población de corzos de una reserva crece logísticamente con parámetros $r = 0,1 \text{ año}^{-1}$ y $K = 2000$ individuos. Esta población se caza con la técnica de regulación del esfuerzo. Éste es tal que si el tamaño de la población fuese de 500 individuos, el rendimiento (caza) sería de 30 ind.·año⁻¹. En la práctica, este esfuerzo representa permitir la caza durante 60 días cada año. (a) ¿Qué tamaño alcanzará a largo plazo esta población? (b) ¿Cuál debería ser el esfuerzo (en días de caza por año) para maximizar el número de corzos cazados anualmente de forma sostenible?

Problema 5.30. En la tabla siguiente se muestran las capturas pesqueras mundiales entre 1963 y 1999 (datos de la FAO, <http://www.fao.org>). Suponiendo que desde 1963 el esfuerzo ha aumentado en un 20% cada 3 años, (a) ¿se puede aplicar el modelo logístico con esfuerzo constante? (b) ¿es el esfuerzo actual óptimo? (c) ¿qué suposición adicional se está haciendo?

Año	Capturas (t)
1963	35.378.833
1966	42.622.470
1969	49.508.527
1972	50.145.800
1975	52.792.306
1978	54.211.591
1981	57.032.133
1984	62.136.192
1987	70.355.205
1990	69.858.579
1993	70.013.412
1996	73.014.004
1999	68.686.927

Problema 5.31. Los datos siguientes corresponden a las capturas de pulpo en el puerto de Mogán, Gran Canaria (Hernández-García *et al.* 1998). Se muestra también el esfuerzo medido como días de pesca. ¿Se observa algún síntoma de sobreexplotación?

Año	Capturas (kg)	Días de pesca
1989	7006	1209
1990	7096	1544
1991	11.412	1742
1992	15.561	1145
1993	19.507	1638
1994	25.209	2931
1995	7409	1645
1996	6007	1693

Problema 5.32. Utilizar el *applet* 5.1 para mostrar que el tiempo que una población que crece según el modelo logístico tarda en aproximarse a K es función de r . Deducir analíticamente la relación entre r y el tiempo que tardaría la población en llegar a $N = 0,99 \cdot K$. [Nota: suponer $N_0 = K/n$.]

Problema 5.33. En una reserva de caza existe una población de 500 ciervos, la cual se ha mantenido aproximadamente constante durante más de una década. Los responsables de gestionar la reserva estiman que este número es excesivo ya que comporta una gran presión sobre el resto de la comunidad. Por otra parte, los cazadores locales exigen una cuota de, como mínimo, 15 ciervos al año. Utilizar el *applet* 5.3 para diseñar una estrategia de caza mixta que permita mantener la población estable alrededor de los 300 individuos. [Nota: considerar $r = 0,2 \text{ año}^{-1}$.]

Problema 5.34. Hasell *et al.* (1976) revisaron la bibliografía existente para determinar hasta qué punto las dinámicas caóticas ocurren en la naturaleza. Encontraron los siguientes valores de r para 24 poblaciones naturales de insectos: 0,262, 0,470, 0,531, 0,531, 0,788, 0,788, 1,099, 1,131, 1,163, 1,194, 1,194, 1,459, 1,705, 1,808, 1,841, 2,152, 2,219, 2,361, 2,370, 2,416, 2,565, 2,603, 3,989 y 4,317. (a) ¿Qué proporción corresponde a cada uno de los regímenes descritos en el apartado 5.4? (b) El último de los valores corresponde al escarabajo *Leptinotarsa decemlineata*. Suponer que se sabe que una población de esta especie crece según el modelo logístico con $K = 500$ y $450 < N_0 < 550$. Utilizar el *applet* 5.2 para estimar la variabilidad en el tamaño de la población al cabo de 50 años en que se traduce esta incertidumbre (de sólo el 10%) en el tamaño inicial.

Problema 5.35. Hallar una expresión del tiempo de duplicación para la ecuación logística. Analizar la variación del tiempo de duplicación respecto de N_0 .



6. POBLACIONES ESTRUCTURADAS

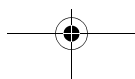
En los modelos demográficos que hemos visto hasta ahora suponíamos que todos los individuos de la población eran idénticos o, como mínimo, que podíamos caracterizar la dinámica de la población en su conjunto utilizando un valor “promedio” para cada parámetro demográfico. Sin embargo, está claro que esto no siempre es así. Probablemente la diferencia más obvia entre los individuos que componen una población es su **edad**. Efectivamente, en cualquier población real coexisten individuos de muy distintas edades, los cuales, a su vez, pueden tener comportamientos demográficos totalmente distintos. Es evidente que las personas de un año de edad no son igual de fértiles, ni tienen la misma probabilidad de sobrevivir, que las de 30 años; ni éstas la misma que las de 80. Lo mismo se aplica a prácticamente cualquier población natural, aunque la relación entre la edad y la fertilidad o la mortalidad puede ser muy distinta según la especie que consideremos.

Por motivos de simplicidad los modelos no consideran la edad de cada individuo por separado sino que los agrupan en **clases** dentro de las cuales la edad y, presumiblemente, su mortalidad y fertilidad son homogéneas. Una población estructurada en clases de edad es aquella en la que hemos clasificado los N individuos del conjunto en m clases de edad, de manera que cada clase i contiene n_i individuos y posee una tasa de fertilidad y mortalidad característica. En este capítulo sólo veremos modelos en los que la dinámica general de la población obedece al **modelo exponencial** y viene determinada por la tasa intrínseca de crecimiento, r , tal como hemos visto en el capítulo 4. Por considerar los recursos como inagotables y el cambio ambiental como negligible, el modelo será estrictamente aplicable sólo a escalas temporales razonablemente cortas. Sin embargo, la consideración de la edad nos permite comprender mucho mejor la dinámica de algunas poblaciones y, como veremos a lo largo del capítulo, nos ofrece herramientas poderosas para resolver problemas muy importantes de biología de poblaciones.

A veces la variable que realmente determina las características reproductivas o de supervivencia de un individuo no es la edad, sino su **tamaño** o su **estadio** dentro del ciclo vital. Al final del capítulo trataremos estos casos más generales, de los que la estructuración según la edad es sólo un caso particular.

6.1. TABLA DE VIDA DE UNA COHORTE

Entendemos por **cohorte** el conjunto de individuos de una población que han nacido durante un mismo periodo de tiempo (por ejemplo, en un año determinado). Si no migran, estos individuos irán pasando juntos por los distintos estadios (edades) hasta que muera el último de los integrantes de la cohorte y ésta, por tanto, desaparezca. El seguimiento detallado de las cohortes en el tiempo proporciona el método más fiable para determinar cómo varían los parámetros demográficos con la edad de los individuos. Esta información se acostumbra a representar en forma de tablas de vida, las cuales proporcionan una manera práctica de estudiar la dinámica de una población estructurada en clases de edad. Una tabla de vida consta de unas columnas básicas con la **edad**, la **supervivencia** y la **fertilidad** para cada clase de edad, y una serie de columnas derivadas de las anteriores que facilitan, entre otras cosas, el cálculo de la tasa intrínseca de crecimiento (r) para el conjunto de la población. Veamos un ejemplo.



James H. Brown



Nació en Ithaca (EE.UU.) en 1942. Después de doctorarse en la Universidad de Michigan en 1967 pasó por diversas universidades norteamericanas hasta llegar, en 1987, a la Universidad de Nuevo Méjico, donde ha sido catedrático de Biología desde entonces. Sus investigaciones se han centrado en tres ámbitos: biología de comunidades, macroecología y biocomplejidad; en cada uno de los cuales sus contribuciones han supuesto avances de primera magnitud. En 1977 Brown estableció unas parcelas experimentales en el desierto de Chihuahua (Arizona) para estudiar la dinámica de la comunidad y su respuesta a la eliminación selectiva de los individuos de ciertas especies. Este estudio a largo plazo, todavía activo, ha proporcionado una de las mejores bases de datos existentes sobre interacciones entre especies (fundamentalmente roedores, hormigas y plantas) y ha permitido descubrir un sinnúmero de sutiles interacciones indirectas de gran importancia en la dinámica de la comunidad. El término macroecología fue acuñado por el mismo Brown (junto con B. Maurer), y se refiere al estudio de los patrones de distribución y abundancia de las especies a gran escala para inferir conocimiento ecológico. La dificultad se halla en

que a las escalas a las que trabaja la macroecología (por ejemplo, continentes, la Tierra en su conjunto) es imposible adoptar un enfoque puramente experimental como el que ha dominado la ecología en las últimas décadas. La gran aportación de Brown consistió en darse cuenta de que pese a ello las observaciones a gran escala pueden proporcionar verdadero conocimiento, fuente de nuevas hipótesis que pueden ser testadas científicamente mediante la observación (véase su libro *Macroecology* publicado en 1995). Finalmente, Brown ha dedicado una parte importante de su carrera a estudiar como escalan las variables biológicas entre sí y a tratar de explicar estas relaciones alométricas utilizando modelos matemáticos simples. Recientemente, junto con G. West y B. Enquist, Brown ha desarrollado un modelo que es capaz de reproducir buena parte de las relaciones alométricas observadas en los organismos vivos, a escalas que van desde el individuo a la biosfera. Este modelo, conocido por las iniciales de sus autores: WBE, ha tenido un enorme impacto en el campo de la ecología funcional y es, posiblemente, una de las aportaciones más originales a la ecología en décadas.

Clase de edad (i)	Edad (años) x_i	Supervivencia l_i	Fertilidad b_i
1	0	1,00	0
2	1	0,10	5
3	2	0,08	10
4	3	0,05	10
5	4	0	

En la tabla anterior la primera columna indica simplemente la clase de edad, desde uno hasta un total de $m = 5$ clases (aunque en realidad la población sólo tiene 4 clases de edad, puesto que ningún individuo alcanza la clase $i = 5$). La segunda columna es la edad (x_i), la cual tiene unidades de tiempo y va de 0 a la edad máxima (3 años cumplidos en el ejemplo anterior). Hay una correspondencia biunívoca entre la primera y la segunda columna: en la tabla anterior la primera clase de edad es la de los individuos que tienen [0,1) años, la segunda es la de los que tienen [1-2) años, etcétera⁵. La tercera columna es la tasa de supervivencia (l_i), e indica qué proporción de los individuos nacidos alcanza una clase de edad determinada. En el ejemplo anterior, una proporción de 0,1 (10%) de los individuos nacidos llega a cumplir un año de edad, el 8% llega a los dos años, etc. Por definición, la supervivencia de la primera clase de edad es $l_1 = 1$. La supervivencia no tiene unidades, ya que se trata de una proporción. Finalmente, la cuarta columna es la tasa

5. Ésta es la notación estándar para referirse a intervalos numéricos. Los símbolos "[“ y "]" corresponden a intervalos cerrados (incluyen los valores extremos), mientras que "(“ y “)” corresponden a intervalos abiertos (no incluyen los valores extremos).

de fertilidad (b_i), la cual especifica el número de descendientes que tiene, en promedio, un individuo de una determinada clase de edad. En el caso que estamos viendo, los individuos de la primera clase de edad no son fértiles, los de la segunda tienen 5 descendientes por individuo, y los de la tercera y la cuarta tienen 10. Estrictamente, las cifras de esta columna no tienen unidades, puesto que se trata de un cociente entre individuos, aunque si se prefiere pueden utilizarse unidades de hijos-individuo⁻¹.

A menudo, las tablas de vida se construyen únicamente para las **hembras** de la población, puesto que es mucho más fácil determinar sus tasas de fertilidad que la de los machos. En estos casos, en la columna de la fertilidad se contabilizan únicamente los descendientes hembras. Para poder estimar el tamaño total de la población será necesario conocer la relación entre el número de hembras y el de machos en la misma. En consecuencia, cuando nos enfrentamos a un problema es necesario prestar atención al tipo de tabla de vida con la que estamos trabajando (población entera o sólo hembras) y ser consistentes en todos los cálculos. La necesidad de ser cuidadosos con la nomenclatura y de respetar escrupulosamente unas ciertas reglas de cálculo es una característica importante de los problemas de tablas de vida, y probablemente explica porqué éstas tienen fama de difíciles entre los estudiantes. Sin embargo, los problemas de tablas de vida son conceptualmente muy sencillos y, si somos cuidadosos con la nomenclatura, obedecen todos a una mecánica muy parecida. No olvidemos que, en definitiva, seguimos utilizando el modelo exponencial que ya hemos estudiado en detalle en el capítulo 4. Los problemas de tablas de vida se solucionan con mucha más facilidad con hojas de cálculo. Todos los ejemplos que siguen en el capítulo se han realizado de esta forma o utilizando el *applet* 6.1.

6.2. VARIACIÓN DE LA FERTILIDAD Y LA SUPERVIVENCIA CON LA EDAD

Antes de entrar en el estudio detallado de las tablas de vida, es interesante considerar cómo varían las tasas de fertilidad y de supervivencia con la edad en la naturaleza. En el caso de la fertilidad, existe una distinción básica entre los organismos **semélparos** (animales) o **monocárpicos** (plantas), los cuales se reproducen una única vez, normalmente al final de sus vidas, y los **iteróparos** (animales) o **policárpicos** (plantas), que se reproducen repetidamente. En la columna de fertilidad de la tabla de vida, los primeros contendrán ceros para todas las clases de edad excepto una, mientras que los segundos tendrán valores distintos de cero para al menos dos clases de edad.

Por lo que respecta a la supervivencia, ésta se estudia normalmente mediante las denominadas **curvas de supervivencia**, que no son más que la representación del logaritmo de l_i respecto de la edad x_i . Estas curvas indican cómo se reparte la mortalidad durante la vida de una cohorte, desde el nacimiento a la edad máxima alcanzada por sus individuos. Clásicamente se han distinguido curvas de supervivencia de tres tipos, denominadas, en un ejemplo de originalidad, curvas de tipo I, II y III (Figura 6.1).

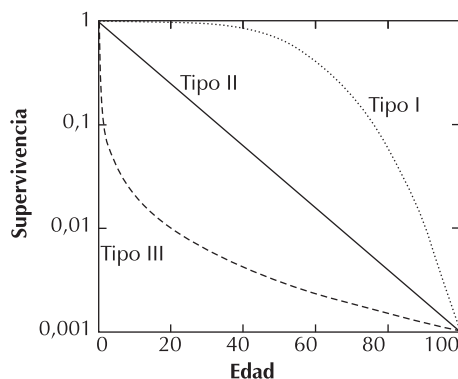


Figura 6.1. Tres tipos de curvas de supervivencia.

Una curva de supervivencia de **tipo I** corresponde a una población con una elevada supervivencia durante las edades juveniles e intermedias, seguida por un fuerte aumento de la mortalidad a medida que los individuos se acercan a una cierta edad máxima. Las personas y otros organismos, principalmente mamíferos, que dedican una gran inversión al cuidado de las crías tienen curvas de supervivencia de tipo I. La curva de **tipo III** presenta características opuestas. En este caso la supervivencia es muy baja en las clases de edad más jóvenes, pero la mortalidad disminuye mucho una vez superada esta etapa inicial. Tienen curvas de tipo III muchos insectos, invertebrados acuáticos y plantas superiores. Estos organismos pueden producir centenares o miles de huevos, larvas o semillas, la mayoría de los cuales mueren en las primeras etapas de la vida. Finalmente, una curva de supervivencia de **tipo II** es intermedia entre las dos anteriores. Como corresponde a una línea recta en un gráfico semilogarítmico, una curva de tipo II indica que la mortalidad es constante a lo largo de la vida de los individuos. En otras palabras, la probabilidad de morir no depende de la edad. Las curvas de supervivencia de tipo II son menos frecuentes en la naturaleza.

6.3. CÁLCULO DE LA TASA INSTANTÁNEA DE CRECIMIENTO

El objetivo principal de una tabla de vida es el de permitir el cálculo del parámetro r del modelo de crecimiento exponencial. Para ello es necesario calcular dos parámetros adicionales, la **tasa reproductiva neta** (R_0) y el **tiempo generacional** (G), los cuales no sirven únicamente para el cálculo de r sino que tienen interés por ellos mismos. Veamos un ejemplo.

Clase de edad (i)	Edad (años) (x_i)	Supervivencia (l_i)	Fertilidad (b_i)	$l_i \cdot b_i$	$l_i \cdot b_i \cdot x_i$
1	0	1,00	0	0,0	0,0
2	1	0,10	5	0,5	0,5
3	2	0,08	10	0,8	1,6
4	3	0,05	10	0,5	1,5
SUMA				1,8	3,6

A la tabla de vida anterior le hemos añadido dos columnas. La primera es el producto $l_i \cdot b_i$. Su suma es la tasa reproductiva neta (R_0), que no es más que el número medio de descendientes nacidos por individuo nacido. Obsérvese que R_0 es la fertilidad de la población una vez descontada la mortalidad. En notación algebraica

$$R_0 = \sum_{i=1}^m l_i \cdot b_i \quad 6.1$$

En la tabla de vida del ejemplo $R_0 = 1,8$; es decir, que un individuo tiene un promedio de 1,8 hijos a lo largo de toda su vida. En general, si $R_0 > 1$ hay un “exceso” de descendencia y, por tanto, la población crecerá. Si $R_0 < 1$ la fertilidad no compensa la mortalidad y la población disminuirá de tamaño hasta extinguirse. Finalmente, si $R_0 = 1$ el tamaño de la población se mantendrá constante.

Para determinar r necesitamos saber en cuanto tiempo se producen los R_0 descendientes. Para ello utilizamos la última columna de la tabla, correspondiente al producto $l_i \cdot b_i \cdot x_i$. Su suma interviene en el

cálculo del tiempo generacional (G), el cual se puede definir como la edad media de los progenitores de toda la descendencia producida por una cohorte, y se calcula como

$$G = \frac{\sum_{i=1}^m l_i \cdot b_i \cdot x_i}{\sum_{i=1}^m l_i \cdot b_i} = \frac{\sum_{i=1}^m l_i \cdot b_i \cdot x_i}{R_0} \quad 6.2$$

Obsérvese que las unidades de G son de tiempo. En nuestro ejemplo, los padres de los individuos producidos por una cohorte tienen una edad media de $G = 3,6/1,8 = 2$ años.

Una vez conocidas R_0 y G ya se puede calcular r . Como se trata de una población en crecimiento exponencial, al cabo de un tiempo G el tamaño poblacional será

$$N_G = N_0 \cdot e^{r \cdot G} \quad 6.3$$

Si dividimos los dos lados por N_0 y consideramos que la proporción N_G/N_0 es una aproximación de R_0 (aunque no exactamente, ya que al cabo de un tiempo G parte de los hijos podrían haber tenido ya su propia descendencia), obtenemos

$$R_0 \approx e^{r \cdot G}$$

Tomando logaritmos naturales y aislando r se obtiene una aproximación de la tasa instantánea de crecimiento

$$r \approx \frac{\ln R_0}{G} \quad 6.4$$

En nuestro ejemplo

$$r \approx \frac{\ln R_0}{G} = \frac{\ln 1,8}{2,0 \text{ años}} = 0,29 \text{ año}^{-1}$$

Dado que $r > 0$ el tamaño de la población aumentará con el tiempo. Conceptualmente, R_0 tiene mucho que ver con la tasa finita de crecimiento del modelo exponencial (λ). De hecho, los valores de R_0 y λ son idénticos para poblaciones con $G = 1$. Se puede establecer la siguiente correspondencia entre R_0 , r y la dinámica de la población:

$$\begin{array}{lll} R_0 > 1 & \Leftrightarrow & r > 0 \quad \text{la población aumenta de tamaño} \\ R_0 = 1 & \Leftrightarrow & r = 0 \quad \text{la población se mantiene constante} \\ R_0 < 1 & \Leftrightarrow & r < 0 \quad \text{la población disminuye de tamaño} \end{array}$$

El valor exacto de r es aquel que hace que se cumpla la siguiente ecuación, conocida como ecuación de Euler (su derivación se encuentra en el problema 6.26)

$$1 = \sum_{i=1}^m l_i \cdot b_i \cdot e^{-r \cdot x_i} \quad 6.5$$

Lamentablemente, esta ecuación no se puede solucionar con los métodos algebraicos habituales. En el apéndice matemático se explica un método para solucionar este tipo de ecuaciones. En el ejemplo anterior, el valor aproximado de r era $0,29 \text{ año}^{-1}$. El sumatorio de la ecuación de Euler utilizando este valor da 1,02 (penúltima columna de la tabla siguiente), lo cual nos indica que estamos bastante cerca del valor exacto. En este caso el sumatorio se hace 1 para un valor de $r = 0,305 \text{ año}^{-1}$ (última columna). Éste sería el valor exacto de r .

i	x_i	l_i	b_i	$l_i \cdot b_i$	$l_i \cdot b_i \cdot x_i$	$e^{-r \cdot x_i} \cdot l_i \cdot b_i$	$e^{-r \cdot x_i} \cdot l_i \cdot b_i$
1	0	1,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00
2	1	0,10	5	0,50	0,50	0,37	0,37
3	2	0,08	10	0,80	1,60	0,44	0,43
4	3	0,05	10	0,50	1,50	0,21	0,20
SUMA				1,80	3,60	1,02	1,00

Problema 6.1. Una especie de insecto acuático vive hasta los 3 años de edad. De los huevos puestos únicamente un 0,1% llegan a larvas de un año, un 0,05% a larvas de dos años y un 0,04% a adultos de tres años de edad. La mitad de estos adultos son hembras, las cuales ponen 2000 huevos de media. Construir la tabla de vida de esta población y calcular R_0 , G y un valor aproximado de r .

Solución. La tabla de vida debe de tener 4 filas, correspondientes a los individuos de 0, 1, 2 y 3 años de edad. Por definición todos los individuos llegan a 0 años; el resto de tasas de supervivencia expresan la proporción de los individuos de 0 años que llegan a las clases de edades correspondientes. La tasa de fertilidad es 0 en todas las filas excepto para la última clase de edad, en la que vale 1000 (hay que dividir los huevos que pone cada hembra por 2 para obtener los que, en promedio, pone cada individuo). Para hacer los cálculos que se nos piden debemos añadir las columnas $l_i \cdot b_i$ y $l_i \cdot b_i \cdot x_i$ y calcular los sumatorios de cada una de ellas.

i	x_i	l_i	b_i	$l_i \cdot b_i$	$l_i \cdot b_i \cdot x_i$
1	0	1,0000	0	0	0
2	1	0,0010	0	0	0
3	2	0,0005	0	0	0
4	3	0,0004	1000	0,4	1,2
SUMA				0,4	1,2

La tasa reproductiva neta R_0 , el tiempo generacional G y la tasa instantánea de crecimiento r se calculan como

$$R_0 = \sum_{i=1}^m l_i \cdot b_i = 0,4; \quad G = \frac{\sum_{i=1}^m l_i \cdot b_i \cdot x_i}{R_0} = \frac{1,2}{0,4} = 3,0 \text{ años}; \quad r \approx \frac{\ln R_0}{G} = \frac{\ln 0,4}{3,0 \text{ años}} = -0,305 \text{ año}^{-1}$$

Dado que $R_0 < 1$ (y, por tanto, $r < 0$) esta población debería decrecer exponencialmente.

6.4. PROYECCIÓN DEL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN. LA MATRIZ DE LESLIE

La ecuación de Euler y, por tanto, la dinámica de la población derivada en el apartado anterior sólo se cumple si la estructura de edades de la población es **estable** (véase más abajo). Existe un método más general que permite proyectar el tamaño y la estructura de la población en cualquier situación. Para aplicar este método recurriremos de nuevo a las tablas de vida pero deberemos utilizar, además, algunos conceptos básicos de álgebra lineal.

En primer lugar debemos añadir una nueva columna a nuestra tabla de vida para denotar la **probabilidad** que tiene un individuo que se encuentra en una determinada clase de edad de **sobrevivir** hasta la siguiente (p_i). Evidentemente el valor de p_i varía entre 0 y 1, y se calcula como

$$p_i = \frac{l_{i+1}}{l_i} \quad 6.6$$

Para la tabla de vida del ejemplo tenemos

i	x_i	l_i	b_i	p_i
1	0	1,00	0	0,100
2	1	0,10	5	0,800
3	2	0,08	10	0,625
4	3	0,05	10	0,000

A partir de esta tabla de vida y del número de individuos de cada clase de edad en un momento t determinado ($n_{i,t}$), ¿cómo se puede calcular el número de individuos de cada clase de edad en el momento siguiente ($n_{i,t+1}$)? Está claro que los individuos que ahora se encuentran en la clase i , al cabo de un paso de tiempo o bien se encontrarán en la clase $i+1$ (con una probabilidad p_i) o bien habrán muerto (con probabilidad $1-p_i$). Por lo tanto, para las clases de edad $i=2, 3, \dots, m$ tenemos

$$n_{2,t+1} = n_{1,t} \cdot p_1$$

$$n_{3,t+1} = n_{2,t} \cdot p_2$$

...

$$n_{m,t+1} = n_{m-1,t} \cdot p_{m-1}$$

En general, tendremos

$$n_{i,t+1} = n_{i-1,t} \cdot p_{i-1}, \quad i = 2, 3, \dots, m \quad 6.7$$

Estas ecuaciones dicen simplemente que el número de individuos de una clase de edad i en el momento $t+1$ es igual al número de individuos que había en la anterior clase de edad ($i-1$) en el momento t multiplicado por su supervivencia. Obviamente, el **paso de tiempo** se ha de tomar igual al utilizado al definir las clases de edad.

Para la primera clase de edad la situación es distinta, ya que a ella no se llega por el hecho de sobrevivir sino por el de **nacer**. En principio, los individuos de todas las edades podrían tener descendencia ($b_i > 0$), pero en muchas especies algunas clases de edad corresponden a individuos que no son fértiles. Así pues, se puede calcular el número de individuos que habrá en la primera clase de edad en el momento $t + 1$ como la suma de los individuos que hay ahora (momento t) en todas las clases de edad multiplicados por sus fertilidades

$$n_{1,t+1} = n_{1,t} \cdot b_1 + n_{2,t} \cdot b_2 + \dots + n_{m,t} \cdot b_m = \sum_{i=1}^m n_{i,t} \cdot b_i \quad 6.8$$

Las ecuaciones anteriores (6.7 y 6.8) se pueden manejar con mucha más facilidad utilizando la **notación matricial**. Definamos el **vector de población** en el momento t (\mathbf{n}_t), el vector de la población en el momento $t + 1$ (\mathbf{n}_{t+1}) y la **matriz de Leslie** (\mathbf{L}) de la manera siguiente. Los vectores verticales de población \mathbf{n}_t y \mathbf{n}_{t+1} contienen el número de individuos en cada clase de edad en el momento t y $t + 1$, respectivamente. La matriz \mathbf{L} es una matriz cuadrada de orden m . Su primera fila corresponde a las fertilidades de las m clases de edad. Las probabilidades de sobrevivir de una clase de edad a la siguiente se encuentran en la subdiagonal:

$$\mathbf{n}_t = \begin{bmatrix} n_{1,t} \\ n_{2,t} \\ \dots \\ n_{m,t} \end{bmatrix}, \quad \mathbf{n}_{t+1} = \begin{bmatrix} n_{1,t+1} \\ n_{2,t+1} \\ \dots \\ n_{m,t+1} \end{bmatrix}, \quad \mathbf{L} = \begin{bmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{m-1} & b_m \\ p_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{m-1} & 0 \end{bmatrix}$$

Las ecuaciones 6.7 y 6.8 se pueden expresar conjuntamente como

$$\begin{bmatrix} n_{1,t+1} \\ n_{2,t+1} \\ \dots \\ n_{m,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{m-1} & b_m \\ p_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_{m-1} & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} n_{1,t} \\ n_{2,t} \\ \dots \\ n_{m,t} \end{bmatrix} \quad 6.9$$

O, en notación matricial

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{L} \cdot \mathbf{n}_t \quad 6.10$$

Supongamos que conocemos el tamaño de la población en el momento $t = 0$. En los momentos sucesivos el número de individuos de cada clase de edad será:

$$\mathbf{n}_1 = \mathbf{L} \cdot \mathbf{n}_0$$

$$\mathbf{n}_2 = \mathbf{L} \cdot \mathbf{n}_1 = \mathbf{L} \cdot \mathbf{L} \cdot \mathbf{n}_0 = \mathbf{L}^2 \cdot \mathbf{n}_0$$

$$\mathbf{n}_3 = \mathbf{L} \cdot \mathbf{n}_2 = \mathbf{L} \cdot \mathbf{L}^2 \cdot \mathbf{n}_0 = \mathbf{L}^3 \cdot \mathbf{n}_0$$

En general, tendremos

$$\mathbf{n}_t = \mathbf{L}^t \cdot \mathbf{n}_0 \quad 6.11$$

Es importante señalar que tanto la notación como la estructura exacta de la matriz de Leslie pueden variar en función de las suposiciones que se utilicen para construirla. En la presente derivación estamos suponiendo, implícitamente, lo siguiente: (1) los individuos que se encuentran en una clase de edad viven hasta el final de la misma; (2) en ese preciso instante se reproducen y, a continuación, (3) unos sobreviven hasta la clase de edad siguiente (p_i), mientras que el resto ($1 - p_i$) mueren. Este modo particular de tratar el momento de reproducción y de muerte de los individuos se conoce como modelo de pulso de nacimientos y censo prereproductivo.

Si se aplica la matriz de Leslie repetidas veces para calcular el tamaño de una población al cabo de muchos años se observa que la proporción de individuos de cada clase de edad respecto al tamaño total de la población ($c_i = n_i/N$) tiende a estabilizarse. Es decir, a partir de una determinada iteración estas proporciones (c_i) dejan de variar. Cuando esto ocurre se dice que se ha llegado a la **estructura estable de edades de la población**. A partir de este momento la población aumentará o disminuirá de acuerdo con su tasa instantánea de crecimiento r , pero todas las clases de edad lo harán en la misma proporción. Antes de llegar a este momento no es correcto utilizar la r que proporciona la tabla de vida para predecir la dinámica de la población. Véase, por ejemplo, la siguiente tabla de vida.

i	x_i (años)	l_i	b_i	$l_i \cdot b_i$
1	0	1,00	0	0,0
2	1	0,50	3	1,5
3	2	0,20	3	0,6
4	3	0,10	0	0,0
5	4	0,00		

Si calculamos R_0 pensaremos que la población debe aumentar de tamaño, puesto que $R_0 = 2,1$. No obstante, esto sólo ocurrirá una vez se haya alcanzado la estructura estable de edades. Supóngase, por ejemplo, que en un momento determinado la población está formada solamente por 100 individuos de la cuarta clase de edad. Claramente, al cabo de un paso de tiempo estos individuos estarán todos muertos (ya que $p_4 = 0,0$) y ninguno más habrá nacido (puesto que $b_4 = 0$), con lo que la población se extinguirá.

Problema 6.2. Consideremos una población con la siguiente tabla de vida.

i	x_i (años)	l_i	b_i
1	0	1,00	0
2	1	0,50	2
3	2	0,25	2
4	3	0,00	

(a) Si en el momento actual la población está formada únicamente por 100 individuos de la primera clase de edad, ¿cuál será su tamaño dos años después? (b) ¿Cuál será la distribución estable de edades?

Solución

(a) La población tiene tres clases de edad y, por tanto, su matriz de Leslie es de 3×3 . La primera fila contiene las fertilidades y la subdiagonal la probabilidad de pasar de una clase de edad a la siguiente (supervivencia). En este caso

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} 0 & 2 & 2 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{bmatrix}$$

Si multiplicamos \mathbf{L} por el vector de población obtendremos la población al año siguiente (el producto matricial se explica en el apéndice matemático). Si multiplicamos nuevamente la matriz por el resultado obtendremos cuál será la población al cabo de dos años

$$\begin{bmatrix} 0 & 2 & 2 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 100 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 50 \\ 0 \end{bmatrix}$$

$$\begin{bmatrix} 0 & 2 & 2 \\ 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0 \\ 50 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 100 \\ 0 \\ 25 \end{bmatrix}$$

Por tanto, al cabo de dos años, la población estará formada por 125 individuos, de los cuales 100 estarán en la primera clase de edad, ninguno en la segunda y 25 en la tercera.

(b) Sabemos que una población de estas características, eventualmente acabará aumentando o disminuyendo a una tasa constante y que la proporción de individuos de cada clase de edad se estabilizará en lo que se denomina distribución estable de edades. Para calcularla, un método sencillo aunque tedioso, consiste en iterar el cálculo del apartado anterior hasta que las proporciones se estabilicen. Los primeros años, la proporción de individuos en cada clase de edad fluctúa mucho, pero a partir del séptimo año tiende a estabilizarse: alrededor del 63% de los individuos en la primera clase de edad, alrededor del 26% en la segunda y alrededor del 11% en la tercera. Se observa también que, una vez alcanzada la estructura estable de edades, el tamaño de la población se multiplica cada año por 1,2, aproximadamente. Estos cálculos son muy fáciles de realizar con el *applet* 6.1.

6.5. VALOR REPRODUCTIVO

Como su nombre indica, el valor reproductivo (v_i) de una determinada clase de edad nos da idea de su contribución a la capacidad reproductiva del conjunto de la población. En particular, se define como el número de descendientes que será producido por los individuos de la clase de edad i relativo al número de individuos que actualmente se encuentran en esa clase de edad:

$$v_i = \frac{\text{número de hijos por individuo de la clase de edad } i \text{ o mayor}}{\text{número de individuos de la clase de edad } i} \quad 6.12$$

Una lectura superficial de esta definición podría hacernos pensar que los individuos acabados de nacer son los que tienen un valor reproductivo más elevado, ya que tienen toda la vida por delante para tener descendencia. No obstante, es necesario considerar el efecto de la mortalidad. Si un individuo muere antes de que acabe su período reproductivo, no tendrá todos los descendientes que, potencialmente, pudiera haber tenido. Es más, en muchas especies la mortalidad de los individuos más jóvenes es muy elevada, por lo que muchos no llegan ni tan sólo a reproducirse. Esto explica que típicamente el valor reproductivo tienda a ser máximo para la primera clase de edad fértil. En realidad el valor reproductivo

vale 1 para los individuos acabados de nacer y para el resto de edades es una medida relativa al valor reproductivo en el nacimiento.

El valor reproductivo de las distintas clases de edad de una población se puede calcular de diversas formas. La que explicamos a continuación (problema 6.3) se puede utilizar únicamente cuando la población ha alcanzado la distribución estable de edades. En este caso se puede aplicar directamente la definición de valor reproductivo ya que la proporción de individuos de cada clase de edad es la misma ahora y en el futuro. Cuando la estructura de edades no es todavía estable los cálculos son más complejos y no los trataremos aquí.

Problema 6.3. Supongamos una población con la siguiente tabla de vida y con la siguiente distribución estable de edades: 98,99% en la primera clase de edad, 0,97% en la segunda y 0,04% en la tercera. ¿Qué clase de edad tiene un valor reproductivo mayor?

i	x_i (años)	l_i	b_i
1	0	1,00	0
2	1	0,05	100
3	2	0,01	50
4	3	0,00	

Solución. De acuerdo con la ecuación 6.12, los valores reproductivos de las tres clases de edad se calculan como:

$$v_1 = \frac{98,99 \cdot 0 + 0,97 \cdot 100 + 0,04 \cdot 50}{98,99} = \frac{99,00}{98,99} = 1$$

$$v_2 = \frac{0,97 \cdot 100 + 0,04 \cdot 50}{0,97} = \frac{99,00}{0,97} \approx 102,1$$

$$v_3 = \frac{0,04 \cdot 50}{0,04} = 50$$

Claramente, la clase de edad con un valor reproductivo más elevado es la segunda. Nótese que es indiferente utilizar el porcentaje de individuos de cada clase de edad o el número absoluto, siempre que se utilice el mismo criterio en el numerador y en el denominador.

6.6. DURACIÓN DE LA VIDA

La **esperanza de vida al nacer** es el número de años promedio que vive un individuo de una cohorte. En general, la esperanza de vida de los individuos de una clase de edad determinada, e_x , se puede obtener a partir de la curva de supervivencia (Figura 6.2). La esperanza de vida al nacer (e_0) corresponde a la integral de ésta (en escala lineal, no logarítmica) entre 0 y la edad máxima. Para el cálculo numérico de la integral (que, recordemos, corresponde al área bajo la curva) se usa el método consistente en aproximar la curva usando rectángulos de anchura la duración de la clase de edad y de altura la supervivencia. A continuación, para ajustar la curva, el extremo superior izquierdo de cada rectángulo se une con el mismo extremo del rectángulo siguiente mediante una línea recta. Suponemos, por tanto, que la supervivencia varía linealmente dentro de cada clase de edad (ecuación 6.13). La esperanza de

vida de los individuos de una edad x_i cualquiera será el valor de la integral entre la edad x_i y la edad máxima dividido por la supervivencia de la edad x_i (se trata de la esperanza de vida **condicionada** al hecho de tener ya x_i años).

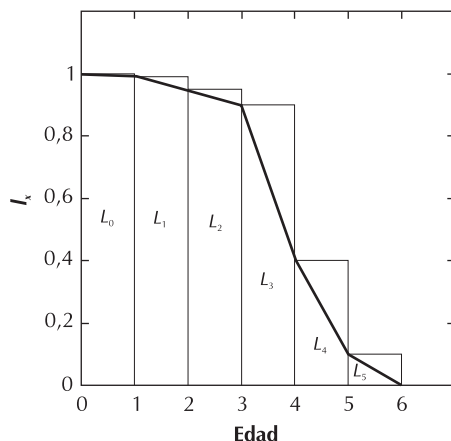


Figura 6.2. La esperanza de vida al nacer de una población se calcula como el área debajo de la curva de supervivencia, la cual se ajusta mediante rectángulos de base la duración de la clase de edad y de altura la media de la supervivencia al inicio y al final de cada clase de edad.

Para el cálculo de e_i usando una tabla de vida es conveniente obtener previamente dos variables accesorias: L_i y T_i . La primera es el número medio de años vividos en la clase de edad i por individuo nacido. En general, si las muertes se distribuyen uniformemente en el periodo que abarca la clase de edad, L_i puede calcularse como

$$L_i = w_i \cdot \left(\frac{l_i + l_{i+1}}{2} \right) \tag{6.13}$$

Donde w_i es la duración de la clase de edad i . Obsérvese que la suposición de que la mortalidad se distribuye a lo largo del periodo en que los individuos se encuentran en la clase de edad es distinta a la realizada en el resto del capítulo, donde la mortalidad ocurría toda en el mismo instante. Este cambio es necesario para obtener medidas de longevidad más ajustadas a la realidad.

Si se suman los valores de la columna L_i desde arriba hacia abajo se obtiene T_i , que expresa el número de años que quedan por vivir, en promedio, a cada persona nacida a partir de la edad x_i . Finalmente, si se divide el valor de T_i por el de la supervivencia se obtiene la esperanza de vida real para un individuo que haya alcanzado la edad x_i

$$e_i = \frac{T_i}{l_i} \tag{6.14}$$

Esta esperanza de vida, sumada a la edad que tiene el individuo en aquel momento (x_i), nos da la duración probable de la vida de un individuo que haya llegado a la edad x_i . Obviamente, el valor $x_i + e_i$ crece con la edad: los individuos que han llegado a la edad x_i vivirán, en promedio, más años que los que todavía no lo han hecho. Esto es así porque no todos los individuos llegarán a la clase de edad i .

Problema 6.4. En la siguiente tabla se proporciona la supervivencia de un invertebrado acuático. Calcular la esperanza de vida y la duración media de la vida al nacer y a los dos años de edad.

i	x_i (años)	l_i
1	0	1,0000
2	1	0,1000
3	2	0,0500
4	3	0,0250
5	4	0,0125
6	5	0,0000

Solución. Para calcular la esperanza de vida e_i es necesario previamente calcular las variables auxiliares L_i y T_i . La primera se obtiene a partir de la ecuación 6.13. T_i es la suma desde la clase de edad i hasta la última clase de edad. Finalmente, se obtiene la esperanza de vida con la ecuación 6.14.

i	x_i (años)	l_i	L_i	T_i	e_i	$x_i + e_i$
1	0	1,0000	0,55000	0,68750	0,6875	0,6875
2	1	0,1000	0,07500	0,13750	1,3750	2,3750
3	2	0,0500	0,03750	0,06250	1,2500	3,2500
4	3	0,0250	0,01875	0,02500	1,0000	4,0000
5	4	0,0125	0,00625	0,00625	0,5000	4,5000
6	5	0,0000				

Si a la esperanza de vida e_i se le suma la edad ya alcanzada, x_i , se obtiene la duración esperada de la vida de los individuos de la clase de edad i (o, lo que es lo mismo, la edad media a la que morirán). La esperanza de vida al nacer es de 0,6875 años. Los individuos de 2 años les quedan por vivir, en promedio, 1,25 años más; si a éstos les sumamos los dos años que ya han vivido los individuos que hayan llegado a los dos años morirán, en promedio, a los 3,25 años de edad.

6.7. CRECIMIENTO DE POBLACIONES ESTRUCTURADAS EN ESTADIOS O TAMAÑOS

A veces la variable que realmente determina las características reproductivas o de supervivencia de un individuo no es la edad, sino su tamaño o su estadio dentro del ciclo vital. En un insecto, por ejemplo, es más importante si el individuo es una larva o un adulto que no que tenga uno o dos meses de edad. De forma parecida, en muchas plantas la fertilidad viene determinada por el tamaño más que por la edad. En éstos y en otros muchos casos es conveniente estructurar la población en estadios o en tamaños. Esta aproximación a la dinámica

de las poblaciones es muy general, siendo la estructuración en edades un caso particular de la misma. El estudio de la dinámica de estas poblaciones se hace a partir de los diagramas de ciclo de vida y de **matrices de transición** o de **Lefkovich**. La matriz de Leslie de las poblaciones estructuradas en clases de edad es un caso particular de matriz de transición. La forma de abordar este tipo de problemas es también muy parecida a la que trataremos en el capítulo 10 al estudiar el modelo de sucesión ecológica basado en cadenas de Markov. En el mencionado capítulo 10 profundizaremos algo más en este tipo de modelos matriciales tan útiles en ecología. Pasaremos a ilustrar estas metodologías directamente con un ejemplo.

Problema 6.5. Consideremos tres estadios en la vida de una especie de planta perenne: semilla, planta pequeña y planta grande. Sólo las plantas grandes se reproducen: 100 semillas de promedio cada una en un año, las cuales van a parar al banco de semillas del suelo. De las semillas existentes en el suelo, un 20% germina en un año determinado, un 10% sobrevive como semilla en el suelo y el resto muere por depredación o podredumbre. Las semillas germinadas producen plantas pequeñas. En un año, el 10% de las plantas pequeñas existentes pasan a plantas grandes, otro 10% siguen como pequeñas y el resto muere por sequía o depredación. Finalmente, en un año, la mitad de las plantas grandes siguen como tales y el resto muere. (a) Construir el diagrama del ciclo de vida de esta población. (b) Construir su matriz de transición. (c) Si en un cierto momento la población cuenta sólo con 1000 semillas y 20 plantas grandes, ¿cuál será el número de semillas, de plantas pequeñas y de plantas grandes al cabo de dos años?

Solución

(a) Establezcamos los tres estadios y unámoslos con flechas que indiquen las transiciones del enunciado y las probabilidades correspondientes.

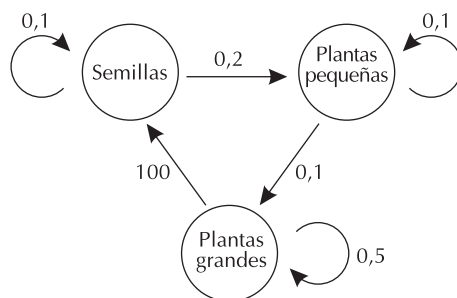


Figura 6.3. Diagrama de transiciones de la planta del problema 6.5.

(b) La matriz de transición se construye de forma análoga a la matriz de Leslie, sólo que ahora la diagonal principal contendrá números que pueden ser distintos de cero, ya que se permite que una planta siga en el mismo estadio dos años consecutivos. Esto era imposible en el caso de poblaciones estructuradas en clases de edad, ya que al cabo de un año todos los individuos o eran un año más viejos o estaban muertos. Si denominamos S al número de semillas, P al número de plantas pequeñas y G al de plantas grandes, la matriz de transición vale

$$\mathbf{T} = \begin{bmatrix} (S \rightarrow S) & (P \rightarrow S) & (G \rightarrow S) \\ (S \rightarrow P) & (P \rightarrow P) & (G \rightarrow P) \\ (S \rightarrow G) & (P \rightarrow G) & (G \rightarrow G) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,1 & 0 & 100 \\ 0,2 & 0,1 & 0 \\ 0 & 0,1 & 0,5 \end{bmatrix}$$

En la primera fila hay todas las formas de pasar a semilla: una proporción de 0,1 de todas las semillas existentes en el banco de semillas y 100 semillas que producen las plantas grandes en un año; las plantas pequeñas no producen semillas. En la diagonal tenemos las probabilidades de seguir en el mismo estadio al cabo de un año. La subdiagonal está ocupada por la probabilidad de pasar al estadio inmediatamente superior en un periodo de un año. Mientras que en la matriz de Leslie sólo podían estar ocupadas la primera fila y la subdiagonal, en una matriz de transición todas las celdas pueden contener valores distintos de cero, aunque a menudo algunas de las transiciones están prohibidas (en nuestro ejemplo las plantas pequeñas no producen semillas y las plantas grandes no pasan a plantas pequeñas).

(c) De la misma forma que en el caso de la matriz de Leslie, si multiplicamos la matriz T por el vector de población tendremos la composición de la población al cabo de un año

$$\begin{bmatrix} 0,1 & 0 & 100 \\ 0,2 & 0,1 & 0 \\ 0 & 0,1 & 0,5 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 1000 \\ 0 \\ 20 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 100+0+2000 \\ 200+0+0 \\ 0+0+10 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2100 \\ 200 \\ 10 \end{bmatrix}$$

Y al cabo de otro año

$$\begin{bmatrix} 0,1 & 0 & 100 \\ 0,2 & 0,1 & 0 \\ 0 & 0,1 & 0,5 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 2100 \\ 200 \\ 10 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 210+0+1000 \\ 420+20+0 \\ 0+20+5 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1210 \\ 440 \\ 25 \end{bmatrix}$$

Por tanto, al cabo de dos años esperaríamos tener 1210 semillas, 440 plantas pequeñas y 25 plantas grandes. Como en el caso de las poblaciones estructuradas en clases de edad, si estas reglas se mantuvieran constantes durante un cierto tiempo, las proporciones de plantas en cada estadio convergieran a un cierto valor. Este valor sería el equivalente a la distribución estable de edades que hemos visto en el apartado 6.4.

6.8. SÍNTESIS

En este capítulo hemos visto por primera vez modelos que toman en consideración el hecho de que no todos los individuos de una población son idénticos desde el punto de vista demográfico. En particular, hemos introducido explícitamente la estructura de edades (o estadios o tamaños) de la población. Si bien es cierto que esto confiere un mayor grado de verosimilitud, no debemos olvidar que los modelos que hemos tratado se basan en el modelo exponencial y que, por tanto, suponemos que se trata de poblaciones cerradas, sin estructura genética ni efectos aleatorios y, lo que es más importante, sin ningún tipo de limitación al crecimiento. Pese a ello, los modelos de poblaciones estructuradas se han demostrado muy útiles en la simulación de la dinámica poblacional de muchas especies, particularmente en organismos de vida larga con ciclos de vida complejos, como vertebrados o plantas superiores. En particular, este tipo de modelos son especialmente adecuados a problemas de conservación de especies amenazadas. En primer lugar porque a menudo las poblaciones de estas especies tienen pocos individuos y, por tanto, cualquier variación aleatoria puede apartarlas considerablemente de la estructura estable de edades. Como hemos visto más arriba, en estas condiciones sólo un modelo estructurado permite predecir la dinámica poblacional (a corto y a medio plazo) de manera fiable. En segundo lugar, los modelos de poblaciones estructuradas nos permiten identificar que edades (o estadios) son más críticos desde el punto de vista demográfico y, por tanto, en cuales concentrar los esfuerzos de gestión. Cabe añadir, sin embargo, que para su aplicación práctica a casos reales a menudo hay que considerar también los efectos de la competencia intraespecífica (capítulo 5) y de la estocasticidad ambiental (capítulo 4).

6.9. APPLLET DE LOS MODELOS

Applet 6.1. Modelos matriciales de poblaciones

Este *applet* permite realizar los cálculos involucrados en la proyección del tamaño de la población mediante matrices de Leslie o de Lefkovitch. El *applet* proporciona resultados numéricos y gráficos de la evolución temporal del número de individuos y de la proporción en cada clase. Asimismo, proporciona el cociente del tamaño poblacional entre dos pasos de tiempo sucesivos (λ) (Figura 6.4).

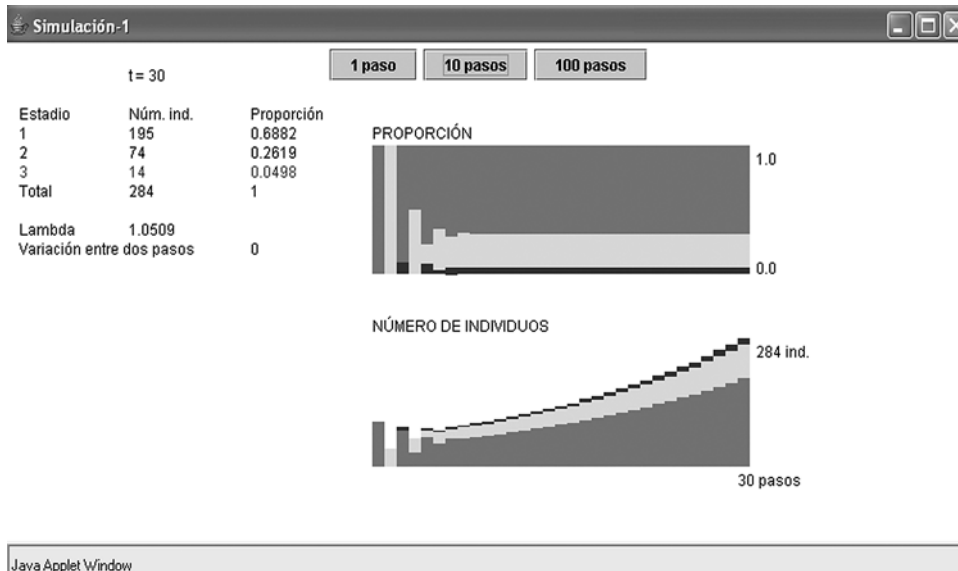


Figura 6.4. Ejemplo de ejecución del *applet* 6.1 en un modelo con tres estadios. El ejemplo muestra que después de 30 iteraciones hay 195 individuos en el primer estadio, 74 en el segundo y 14 en el tercero (total 284 individuos). Esto representa una proporción del 68,82% en el primer estadio, de 26,19% en el segundo y de 4,98% en el tercero; esta distribución no varía con el tiempo (es estable). La población crece exponencialmente con un valor de $\lambda = 1,0509$.

6.10. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 6.6. El visón americano (*Mustela vison*) es una especie exótica en Europa, donde generalmente desplaza a su equivalente autóctono, el visón europeo (*Mustela lutreola*). Los visones americanos viven hasta los cuatro años de edad, la madurez sexual les llega al año de vida, crían una vez al año y tienen 6 hijos de media por parto. La mortalidad es aproximadamente del 60% el primer año y del 30% de los supervivientes por año el resto de la vida. Si una población escapada de una granja peletera (como ocurrió en Taradell, Barcelona, en 1983, o en Teruel, en 2001) estaba formada por 10 machos y 10 hembras de un año de edad, ¿cuál será la población esperada de visones y su distribución por clases de edad al cabo de 2 años?

Solución. Este problema se puede resolver sin necesidad de construir la tabla de vida. La matriz de Leslie correspondiente será de 5×5 , ya que se nos dice que los individuos no superan los cuatro años de edad (hay individuos de 0, 1, 2, 3 y 4 años). La primera fila contiene las fertilidades. Puesto que hay la misma cantidad de machos que de hembras el número medio de hijos por individuo (o, lo que es equivalente, el promedio de hijas por hembra) es 3. En la subdiagonal principal se debe poner la probabilidad de pasar de una clase de edad a la siguiente, es decir la supervivencia de cada clase de edad. En el enunciado se nos da la mortalidad, y puesto que la supervivencia es 1 menos la mortalidad, tenemos

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 3 & 3 & 3 & 3 \\ 0,4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,7 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,7 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,7 & 0 \end{bmatrix}$$

Para saber la composición de la población al cabo de un año (n_1) hay que multiplicar L por el vector de la población inicial (n_0).

$$n_1 = L \cdot n_0 = \begin{bmatrix} 0 & 3 & 3 & 3 & 3 \\ 0,4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,7 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,7 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,7 & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0 \\ 20 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 60 \\ 0 \\ 14 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

Al cabo de otro año

$$n_2 = L \cdot n_1 = \begin{bmatrix} 0 & 3 & 3 & 3 & 3 \\ 0,4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,7 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,7 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,7 & 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 60 \\ 0 \\ 14 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 42 \\ 24 \\ 0 \\ 9,8 \\ 0 \end{bmatrix}$$

Así pues, al cabo de dos años habrá 42 individuos de 0 años, 24 de 1 año y 10 de 3 años (debemos siempre referirnos a números enteros de individuos, por lo que redondeamos el valor de 9,8 al entero más próximo).

Problema 6.7. Un organismo tiene una mortalidad constante a lo largo de su vida. La probabilidad de morir en un año determinado vale 0,6. Nunca se han observado individuos de más de 5 años de edad. Por otra parte, la fertilidad de este organismo vale 0 el primer año de vida, es de un hijo por individuo en el segundo año, y a partir de aquí se duplica cada año sucesivo. (a) Construir la matriz de Leslie. (b) Construir la tabla de vida y calcular R_0 , G y el valor aproximado de r .

Solución

(a) Se trata de una matriz de orden 6. Como la probabilidad de morir en cualquier año vale 0,6, la de sobrevivir valdrá 0,4. La primera fila contendrá las fertilidades, que serán: 0, 1, 2, 4, 8 y 16. La matriz de Leslie queda

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 2 & 4 & 8 & 16 \\ 0,4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0,4 & 0 \end{bmatrix}$$

(b) El enunciado nos proporciona b_i pero no l_i . Sin embargo, podemos calcular l_i fácilmente a partir de las probabilidades de sobrevivir (p_i). Basta considerar que, por definición, la supervivencia de la primera clase de edad es uno.

i	x_i	l_i	b_i	p_i	$l_i \cdot b_i$	$l_i \cdot b_i \cdot x_i$
1	0	1,0	0	0,4	0,0000	0,0000
2	1	$l_2 = p_1 \cdot l_1 = 0,4 \cdot 1,0 = 0,4$	1	0,4	0,4000	0,4000
3	2	$l_3 = p_2 \cdot l_2 = 0,4 \cdot 0,4 = 0,16$	2	0,4	0,3200	0,6400
4	3	$l_4 = p_3 \cdot l_3 = 0,4 \cdot 0,16 = 0,064$	4	0,4	0,2560	0,7680
5	4	$l_5 = p_4 \cdot l_4 = 0,4 \cdot 0,064 = 0,0256$	8	0,4	0,2048	0,8192
6	5	$l_6 = p_5 \cdot l_5 = 0,4 \cdot 0,0256 = 0,01024$	16	0,4	0,1638	0,8192
SUMA					1,3446	3,4464

$$R_0 = \sum_{i=1}^m l_i \cdot b_i = 1,34; \quad G = \frac{\sum_{i=1}^m l_i \cdot b_i \cdot x_i}{R_0} = \frac{3,45}{1,34 \text{ años}} = 2,57 \text{ años}; \quad r \approx \frac{\ln R_0}{G} = \frac{\ln 1,34}{2,57} = 0,116 \text{ año}^{-1}$$

Problema 6.8. En un acuario tenemos una población de peces con la tabla de vida siguiente y formada por 998.700 individuos de la primera clase de edad, 760 de la segunda y 540 de la tercera. Se sabe que esta distribución de edades es estable. Supongamos que se quiere fundar una colonia de esta especie en un acuario nuevo. ¿Qué sería mejor, tomar como fundadores 10.000 individuos de la primera clase de edad, 10 de la segunda clase de edad o 10 de la tercera clase de edad?

i	x_i	l_i	b_i
1	0	1,00000	0
2	1	0,00100	600
3	2	0,00095	1000

Solución. Para responder a la pregunta necesitamos saber el valor reproductivo de los individuos de cada clase de edad. Puesto que la población ha alcanzado la distribución estable de edades se puede aplicar directamente la definición de valor reproductivo:

$$v_1 = \frac{(998.700 \cdot 0) + (760 \cdot 600) + (540 \cdot 1000)}{998.700} = 1,0$$

$$v_2 = \frac{(760 \cdot 600) + (540 \cdot 1000)}{760} \approx 1311$$

$$v_3 = \frac{(540 \cdot 1000)}{540} = 1000$$

El valor reproductivo de 10.000 individuos de la primera clase edad vale $10.000 \cdot 1 = 10.000$. El de 10 de la segunda vale $1311 \cdot 10 = 13.110$. El de 10 de la tercera vale $1000 \cdot 10 = 10.000$. Por lo tanto, la mejor alternativa es utilizar una población fundada con 10 individuos de la segunda clase edad (de un año de vida).

Problema 6.9. El parque nacional Amboseli, en Kenia, alberga una importante población de elefante africano (*Loxodonta africana*), cifrada en unos 1100 ejemplares. Esta población ha sido estudiada en detalle desde mediados de la década de 1970 y recientemente se ha podido construir su tabla de vida completa (Moss 2001), lo cual es poco frecuente para especies de vida tan larga. La población de elefantes de Amboseli goza de una salud demográfica relativamente buena comparada con la mayoría de poblaciones de la especie, en parte porque las tierras que rodean el parque pertenecen a la tribu Maasai y han sido poco vulnerables al incremento en la presión antrópica que ha afectado a muchas zonas de África en las últimas décadas. Si se decidiera comenzar un programa de reintroducción de elefantes en otras regiones, ¿qué clase de edad se debería utilizar preferentemente? Suponer que la población ha alcanzado la estructura estable de edades, la cual se proporciona en la columna c_i .

i	x_i	l_i	b_i	c_i
1	0	1,000	0,000	0,142
2	8	0,870	0,000	0,135
3	16	0,820	0,200	0,140

i	x_i	l_i	b_i	c_i
4	24	0,760	0,220	0,143
5	32	0,650	0,230	0,134
6	40	0,540	0,220	0,123
7	48	0,390	0,170	0,097
8	56	0,270	0,120	0,074
9	64	0,040	0,020	0,012

Solución. Claramente interesará utilizar individuos con un elevado valor reproductivo. Sabemos que cuando la estructura de edades es estable, el valor reproductivo (v_i) de una clase de edad se puede calcular como el número de descendientes que será producido por los individuos que actualmente están en esa clase de edad dividido por el número de individuos que la integran. En notación matemática

$$v_i = \frac{\sum_{j=i}^m c_j \cdot b_j}{c_i}$$

Los resultados del cálculo anterior se muestran en la tabla siguiente.

i	x_i	l_i	b_i	c_i	$c_i \cdot b_i$	v_i
1	0	1,000	0,000	0,142	0,000	1,000
2	8	0,870	0,000	0,135	0,000	1,056
3	16	0,820	0,200	0,140	0,028	1,020
4	24	0,760	0,220	0,143	0,031	0,805
5	32	0,650	0,230	0,134	0,031	0,622
6	40	0,540	0,220	0,123	0,027	0,429
7	48	0,390	0,170	0,097	0,017	0,264
8	56	0,270	0,120	0,074	0,009	0,123
9	64	0,040	0,020	0,012	0,000	0,020

Los individuos más adecuados para la reintroducción serían, por tanto, los de la segunda clase de edad (entre 8 y 15 años), ya que presentan el valor reproductivo más alto.

Problema 6.10. La siguiente tabla presenta la supervivencia de los españoles en el año 1998 (datos del Anuario Estadístico de España 2003, INE, <http://www.ine.es>).

i	x_i	l_i
1	0	1,0000
2	10	0,9934
3	20	0,9903
4	30	0,9839
5	40	0,9727
6	50	0,9515
7	60	0,9062
8	70	0,8041
9	80	0,5746
10	90	0,1916
11	100	0,0050
12	110	0,0000

Responder a las siguientes preguntas:

- ¿Qué proporción de los individuos nacidos cumplen los 50 años?
- ¿Qué proporción de los individuos que ha cumplido los 40 años cumplirá los 50?
- ¿Qué proporción de los individuos que ha cumplido los 20 años cumplirá los 40?
- ¿Qué proporción de los individuos nacidos muere a los cuarenta y tantos años?
- ¿Qué proporción de los individuos nacidos muere antes de cumplir los 70 años?
- ¿Cuál es la esperanza de vida al nacer?
- ¿Cuántos años les quedan por vivir de media a los individuos que acaban de cumplir los 60?
- ¿Cuál es la edad media a la que morirán los individuos que han cumplido los 30 años?
- Un individuo que ha cumplido los 70 años, ¿es más fácil que muera antes de que cumpla 80 o que llegue a cumplirlos?
- ¿Qué proporción de individuos no llega a cumplir los 10 años?
- ¿En que década de la vida es más probable que muera un individuo?

Solución. Para poder contestar las preguntas anteriores es conveniente calcular primero los valores de p_i , L_i , T_i y e_i :

i	x_i	l_i	p_i	L_i	T_i	e_i
1	0	1,0000	0,993	9,967	78,733	78,733
2	10	0,9934	0,997	9,919	68,766	69,223
3	20	0,9903	0,994	9,871	58,848	59,424
4	30	0,9839	0,989	9,783	48,977	49,778
5	40	0,9727	0,978	9,621	39,194	40,294
6	50	0,9515	0,952	9,289	29,573	31,080
7	60	0,9062	0,887	8,552	20,284	22,384
8	70	0,8041	0,715	6,894	11,733	14,591
9	80	0,5746	0,333	3,831	4,839	8,422
10	90	0,1916	0,026	0,983	1,008	5,261
11	100	0,0050	0,000	0,025	0,025	5,000
12	110	0,0000				

(a) $l_6 = 0,9515$

(b) $p_5 = 0,978$

(c) Para responder a esta pregunta nos podemos servir de la teoría de probabilidades. Sean los eventos A = cumplir los 20 años, y B = cumplir los 40 años. Entonces:

$$P(A) = l_3 = 0,9903$$

$$P(B) = l_5 = 0,9727$$

$$P(A \cap B) = P(B) = 0,9727 \text{ (ya que todos los individuos que han llegado a los 40 han llegado también a los 20).}$$

Lo que se nos pregunta es la probabilidad de que ocurra B (cumplir los 40) habiendo ocurrido A (cumplir los 20). Esto es la probabilidad de B condicionada a A (véase apéndice matemático):

$$P(B|A) = \frac{P(A \cap B)}{P(A)} = \frac{P(B)}{P(A)} = \frac{0,9727}{0,9903} = 0,982$$

(d) $l_5 - l_6 = 0,9727 - 0,9515 = 0,021$

(e) $1 - l_8 = 1 - 0,8041 = 0,1959$

(f) $e_1 = 78,7$ años

(g) $e_7 = 22,4$ años

(h) $e_4 + 30 = 49,778 + 30 = 79,8$ años

(i) La probabilidad que tiene un individuo de llegar a los 80 habiendo cumplido los 70 es $p_8 = 0,715$, mientras que la probabilidad de que un individuo de 70 años se muera antes de llegar a los 80 es $1 - p_8 = 1 - 0,715 = 0,285$. Por tanto, lo más probable es que llegue a los 80.

(j) $1 - l_2 = 1 - 0,9934 = 0,0066$

(k) La mayor caída de l_i (mortalidad de los nacidos) se da para los individuos de 80 y tantos años: $l_9 - l_{10} = 0,3830$; ésta es por tanto la década en que es más probable que muera un individuo.

Problema 6.11. Tomemos de nuevo la tabla de vida de la población española (problema 6.10). Considerando criterios puramente económicos, ¿qué cuota debería cobrar como mínimo una compañía de seguros por un seguro de vida de un año de 100.000 euros para personas de 30 años? ¿y para personas de 60 años? [Nota: considerar que la mortalidad es uniforme a lo largo de los 10 años de la clase de edad.]

Solución. Para poder calcular la prima debemos calcular la probabilidad que tiene un individuo de morir en ese año. Un individuo que haya cumplido 30 años tiene un probabilidad de 0,989 de cumplir los 40. Si la probabilidad de sobrevivir durante un año (p_{anual}) se mantiene igual a lo largo de los 10 años, podemos calcularla como:

$$(p_{\text{anual}})^{10} = 0,989 \Rightarrow p_{\text{anual}} = \sqrt[10]{0,989} = 0,9989$$

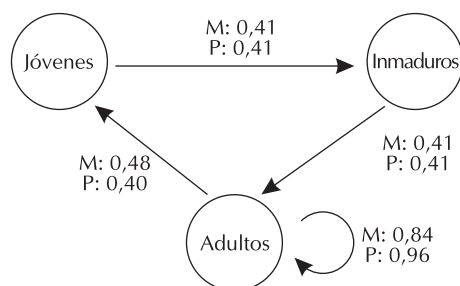
Consideraremos que la prima es justa si la ganancia de la compañía con las primas es exactamente igual a lo que debe pagar por los fallecidos. Supongamos por ejemplo que adquieren el seguro 10.000 personas. De éstas, en promedio, morirán 11 durante un año, por las que la compañía deberá pagar 1.100.000 euros. ¿Cuánto debería recaudar entre las 10.000 personas para compensar los pagos? Exactamente $1.100.000 / 10.000 = 110$ euros por persona.

En el caso de una persona de 60 años, la probabilidad de morir durante un periodo de un año es sensiblemente mayor

$$(p_{\text{anual}})^{10} = 0,887 \Rightarrow p_{\text{anual}} = \sqrt[10]{0,887} = 0,9881$$

Así, en un año, de 10.000 personas de 60 años morirían 119, por lo que la compañía debería pagar 11.900.000 euros. Para recaudarlos entre 10.000 personas debería cobrar una prima de 1190 euros a cada una. Evidentemente, sobre estos precios base la compañía debería añadir los gastos de tramitación y el beneficio empresarial.

Problema 6.12. El águila perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) es una rapaz amenazada cuyas poblaciones europeas, concentradas en la península Ibérica, están en clara regresión. Real & Mañosa (1997) estudiaron la dinámica poblacional de diversas poblaciones del levante español y del sur de Francia. Los autores consideraron tres estadios vitales (jóvenes, inmaduros y adultos). En el siguiente diagrama se presentan las probabilidades de transición anuales entre estos estadios para dos de las poblaciones estudiadas: Murcia (M) y Provenza (P). Todas las tasas corresponden a probabilidades de transición anuales. (a) Construir la matriz de transición correspondiente. (b) Si al comienzo ambas poblaciones constan de 10 individuos de cada clase de edad, ¿cuántos individuos tendrán al cabo de 10 años? ¿Qué población goza de mejor salud demográfica? (c) ¿Cuál es el valor aproximado de r ?



Solución

(a) Supondremos que los dos primeros estadios duran aproximadamente un año, mientras que los adultos pueden vivir un número mayor de años, el cual viene determinado por su supervivencia anual. Como hay tres estadios, la matriz de transición será de 3×3 . Para construirla sólo hemos de considerar que ésta debe

contener una entrada adicional correspondiente a la supervivencia de los adultos de un año al siguiente. Si consideramos que cada número en la matriz indica la probabilidad de pasar del estadio correspondiente al número de la columna al correspondiente al número de la fila, está claro que la supervivencia de los adultos debe ir en la tercera columna, tercera fila. En general, las supervivencias dentro de un determinado estadio vital se sitúan en la diagonal de la matriz. En consecuencia, las matrices de transición para las dos poblaciones estudiadas son:

$$T_M = \begin{bmatrix} 0,00 & 0,00 & 0,48 \\ 0,41 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,41 & 0,84 \end{bmatrix}; \quad T_P = \begin{bmatrix} 0,00 & 0,00 & 0,40 \\ 0,41 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,41 & 0,96 \end{bmatrix}$$

(b) Sabemos que $n_t = T^t \cdot n_0$. Si multiplicamos iterativamente el vector de población ($n_0 = [10, 10, 10]$) por la matriz de transición correspondiente usando, por ejemplo, el *applet* 6.1, obtenemos los siguientes vectores de población al cabo de 10 años: $n_{10, M} = [3, 2, 7]$ y $n_{10, P} = [7, 3, 18]$ ⁶. La población de Murcia se habrá reducido de 30 a 12 ejemplares mientras que la de Provenza contará con 28 individuos.

(c) Para estimar el valor aproximado de r basta con calcular el logaritmo del cociente del tamaño poblacional entre dos años sucesivos. Para las poblaciones estudiadas este valor se estabiliza alrededor de $-0,070$ año⁻¹ para la población de Murcia y de $0,024$ año⁻¹ para la de Provenza. En esta última la caída inicial en el tamaño de la población hace que todavía no se haya recuperado el tamaño inicial al cabo de 10 años, de ahí la aparente paradoja de que siendo $r > 0$ el tamaño de la población haya disminuido. De mantenerse las condiciones constantes, la población de Murcia decrecerá rápidamente hasta extinguirse mientras que la de Provenza crecerá exponencialmente (hasta que algún recurso pase a ser limitante).

6.11. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 6.13. En la siguiente tabla se encuentra la supervivencia (de las mujeres) y la fertilidad (número de hijas por mujer) de la población de los Estados Unidos en el año 1989. Calcular la tasa reproductiva neta, el tiempo generacional y la tasa instantánea de crecimiento. Según estos resultados, y suponiendo que no hay inmigración ni emigración, ¿cuál sería la dinámica de la población a largo plazo? (Datos de Krebs 1994.) [Nota: en este caso la supervivencia de la primera clase de edad no vale 1,0 porque utilizamos la edad media como punto representativo de la clase.]

i	x_i (años)	l_i	b_i
1	0-9	0,9895	0,0000
2	10-14	0,9879	0,0020
3	15-19	0,9861	0,1233
4	20-24	0,9834	0,2638
5	25-29	0,9802	0,2772
6	30-34	0,9765	0,1807
7	35-39	0,9712	0,0650
8	40-44	0,9643	0,0125
9	45-49	0,9528	0,0005

6. En ambos casos hemos redondeado los valores fraccionarios al entero más próximo.

Problema 6.14. Una especie vegetal tiene dos tipos de individuos: unos que se reproducen en el segundo año de vida y otros que lo hacen en el tercero. Los individuos nunca son fértiles en su primer año de vida y solamente florecen y fructifican una vez, y después mueren. Los que se reproducen en el segundo año producen 20 semillas viables de promedio, mientras que los que lo hacen en el tercero producen 100. Esta especie crece en dos zonas de clima distinto, lo cual afecta a su supervivencia. En las zonas de clima favorable un 10% de los individuos llega a la segunda clase de edad y un 5% a la tercera. En las zonas de clima más extremo solamente un 8% llega a la segunda clase de edad y un 1% a la tercera. Determinar que estrategia, la de reproducirse (y morir) en el segundo año o la de hacerlo en el tercero, es mejor en uno y otro ambiente.

Problema 6.15. El muflón (*Ovis musimon*) es un artiodáctilo rumiante. Durante el Pleistoceno desapareció del continente Europeo y sólo quedaron poblaciones en algunas islas del Mediterráneo (Córcega, Cerdeña y Chipre). Durante el siglo XX, y a partir de estas poblaciones insulares, se realizaron reintroducciones con éxito en muchas zonas del continente. El muflón es una especie de crecimiento muy rápido, lo cual debe tenerse en cuenta en las reintroducciones, ya que puede crear conflictos con otros ungulados de la zona o daños a la agricultura. Estos animales viven hasta 15 años, aunque sólo son fértiles hasta los 12. La madurez sexual llega a los dos años y las hembras paren 2 crías por año. La supervivencia de un año al siguiente es del 80% el primer año y del 95% el resto de años. La proporción machos:hembras es 1:1. Construir la tabla de vida y calcular la tasa reproductiva neta, el tiempo generacional y la tasa instantánea de crecimiento. (Ruiz-Olmo & Aguilar 1995.)

Problema 6.16. Una población está formada por individuos de tres clases de edad: 0 años, 1 año y 2 años. Un 80% de los individuos nacidos llega a la segunda clase y un 70% de los nacidos llega a la tercera clase de edad. Los individuos de la primera clase de edad no son fértiles, los de la segunda tienen 0,5 descendientes de media y los de la tercera tienen uno. Una población con estas características está formada en un momento determinado por 100 individuos de la primera clase de edad, por 50 de la segunda y por 30 de la tercera. (a) Comprobar si esta distribución corresponde a la estructura estable de edades. (b) Si la respuesta anterior es negativa, calcular la distribución estable de edades de esta población.

Problema 6.17. Considerar la población del problema anterior. (a) Construir su tabla de vida y calcular la tasa reproductiva neta (R_0), el tiempo generacional (G) y un valor aproximado de la tasa instantánea de crecimiento (r). ¿Qué dinámica deberíamos esperar en el tamaño de la población a largo plazo? (b) Una población con esta tabla de vida está formada en un momento determinado por 100 individuos de la primera clase de edad, 50 de la segunda y 60 de la tercera. ¿Cuántos individuos de cada clase de edad esperaríamos que tuviera esta población al cabo de 2 años?

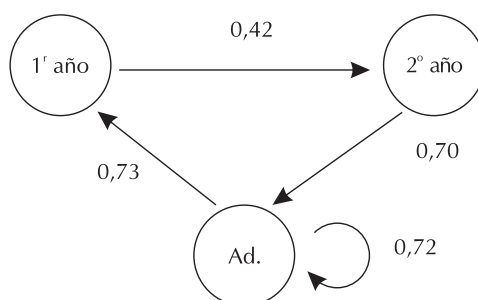
Problema 6.18. Construir la tabla de vida de una población a partir de la información que se da a continuación y contestar las cuestiones que se plantean. Consideremos clases de edad de dos años de duración. Un 70% de los individuos llega a la segunda clase de edad. De éstos un 80% pasa a la tercera clase de edad y de los que han alcanzado la tercera, un 50% llega a la cuarta clase de edad. La fertilidad no se alcanza hasta que los individuos cumplen los 2 años. Las hembras tienen, en promedio, 2 hijos cada dos años durante el resto de la vida. La proporción de sexos es 1:1. (a) Calcular R_0 , G y r (valor aproximado). (b) Si en un momento determinado una población con la anterior tabla de vida está formada por 100 individuos de la primera clase de edad y por 25 de cada una de las siguientes clases de edad, ¿cuál será la estructura de edades al cabo de 2 años?

Problema 6.19. Considerar una población con la siguiente tabla de vida. Construir su matriz de Leslie. Si la población está formada en el momento actual por 100 individuos de cada clase de edad, ¿cómo lo estará al cabo de un año?

i	x_i (años)	l_i	b_i
1	0,0	1,0	0
2	0,5	0,5	4

Problema 6.20. Las islas Cíes, en la costa de Galicia, contienen el 42% de la población ibérica y el 2% de la población mundial de cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*). Velando & Freire (2002) estudiaron la dinámica poblacional del cormorán moñudo en esas islas. En su estudio dividieron la población en tres estadios vitales: individuos de primer año, de segundo año, y adultos. En el

siguiente diagrama se presentan las probabilidades de transición anuales entre estos estadios. (a) Construir la matriz de transición correspondiente. (b) Si en 1996 la población constaba de 800 individuos de primer año, 400 de segundo y 1200 adultos, ¿cuál será el tamaño y la estructura de la población en el 2006? (c) ¿Cuál es el valor aproximado de r ? (d) Se sabe que los cormoranes adultos frecuentemente se enredan en las redes que utilizan los pescadores en aguas someras, lo cual supone un importante factor de mortalidad. Estas prácticas pesqueras están en aumento, lo cual se estima que podría causar una disminución del 5% en la supervivencia de los adultos; ¿cómo cambia la predicción del tamaño poblacional para el 2006 en este caso?

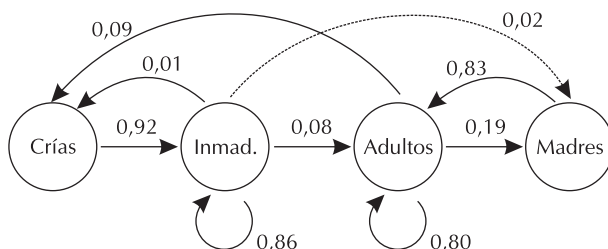


Problema 6.21. P. H. Leslie introdujo el uso de las matrices en el estudio de la dinámica de poblaciones estructuradas en un artículo clásico publicado en la revista *Biometrika* en 1945. En uno de los apartados de este artículo Leslie analizó un tipo de matriz de transición muy particular (obviamente él todavía no se refería a ellas como matrices de Leslie), como la que se muestra a continuación. (a) ¿Qué propiedad de esta matriz debió interesar a Leslie? (b) ¿A qué se debe su comportamiento? (c) Este tipo de matrices, ¿son representativas de poblaciones reales? Dar algún ejemplo.

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 6 \\ 0,50 & 0 & 0 \\ 0 & 0,33 & 0 \end{bmatrix}$$

Problema 6.22. Mediante un análisis de cohortes de una población de una especie de mamífero, se ha determinado que la proporción de los individuos de la cohorte original que llegan a la segunda clase de edad (individuos de un año) es de un 40%, a la tercera clase de edad (individuos de dos años) es del 36%, y a la cuarta clase de edad (individuos de tres años) es del 4%. Ningún individuo superó esta edad. También se pudo determinar que los individuos de la segunda clase de edad tenían, en promedio, 2 crías por año, los de la tercera tenían 3, y los de la cuarta tenían 1. Los individuos de la primera clase de edad no eran fértiles. (a) Calcular la tasa reproductiva neta, el tiempo generacional y la tasa instantánea de crecimiento de esta población. A la larga, ¿la población aumentará o disminuirá de tamaño? (b) Suponer que una determinada población de esta especie, para la cual consideraremos válidos los parámetros de supervivencia y de fertilidad anteriores, consta de 7000 individuos de la primera clase de edad, de 1840 de la segunda, de 1080 de la tercera y de 80 de la cuarta, y que esta distribución de edades es estable. Supongamos que se quieren utilizar individuos de esta población para repoblar otra zona de condiciones ambientales parecidas donde esta especie se ha extinguido. ¿De qué clase de edad se deberían tomar los individuos destinados a la repoblación? ¿Por qué?

Problema 6.23. La ballena franca boreal (*Eubalaena glacialis*) era muy abundante en el Atlántico Norte hasta que la sobrepesca la llevó prácticamente a la extinción a comienzos del siglo XX. Posteriormente, el fin de la pesca comercial marcó un lento incremento en el tamaño de las poblaciones. Sin embargo, el número total de ballenas francas boreales se estima actualmente en sólo 300 ejemplares, por lo que se considera que sin un plan de protección específico la especie está condenada a la extinción. Fujiwara & Caswell (2001) estudiaron la demografía de esta especie a partir de una base de datos con más de 10.000 avistamientos de individuos identificados fotográficamente. En el diagrama siguiente se presentan las probabilidades de transición anuales entre los distintos estadios vitales para las hembras de ballena franca boreal. La proporción entre sexos es aproximadamente 1:1. Construir la matriz de transición correspondiente y estimar el valor de r para la población. Con estos datos, ¿hay motivos para ser optimistas respecto a la supervivencia de esta especie?



Problema 6.24. ■ La población de cabra montés (*Capra pyrenaica*) de los puertos de Tortosa-Beceite es actualmente muy elevada. A continuación se da una tabla de vida verosímil para dicha población. Se desea disminuir su potencial reproductivo mediante la caza de un número fijo de individuos. (a) ¿De qué edad deberían cazarse las cabras para conseguir una mayor disminución del potencial reproductivo de la población? (b) Si se deseara repoblar otra zona con cabras procedentes de Tortosa-Beceite, ¿de qué edad se deberían elegir?

i	x_i (años)	l_i	b_i
1	0	1,00	0,0
2	2	0,75	0,2
3	4	0,70	0,7
4	6	0,65	0,9
5	8	0,60	0,8
6	10	0,55	0,6
7	12	0,50	0,6
8	14	0,40	0,5
9	16	0,30	0,3
10	18	0,101	0,1
11	20	0	

Problema 6.25. ■ *Borderea chouardii* es un geófito endémico de los Pirineos que se halla en extremo peligro de extinción. García (2003) estudió la única población conocida de la especie, situada en Aragón, entre 1995 y 2002. En su estudio, García dividió la población en seis estadios vitales: semillas, plantones de menos de 1 año, juveniles, hembras pequeñas, hembras medianas y hembras grandes. El número total de individuos en la población era de 2200 en el 2002, con una proporción de sexos de 1:1. La dinámica de la población, con un paso de tiempo de un año, obedece a la siguiente matriz de transición (sólo para las hembras):

$$\begin{bmatrix} 0,500 & 0 & 0 & 0,032 & 0,220 & 0,528 \\ 0,030 & 0 & 0 & 0,002 & 0,011 & 0,026 \\ 0 & 0,772 & 0,856 & 0,046 & 0,002 & 0 \\ 0 & 0,019 & 0,095 & 0,759 & 0,079 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0,179 & 0,838 & 0,151 \\ 0 & 0 & 0 & 0,003 & 0,074 & 0,845 \end{bmatrix}$$

(a) ¿Cuál es la estructura estable de estadios para las hembras de esta población? (b) Si en el 2002 la estructura en estadios de la población correspondía a la estructura estable y la proporción machos:hembras se mantiene estable, ¿cuántos individuos tendrá la población en el 2050? (c) ¿Cómo cambia la predicción anterior si consideramos que uno de cada diez años es excepcionalmente adverso climatológicamente y causa una reducción del 50% en el número de individuos de todos los estadios excepto en el de las semillas?

Problema 6.26. En el apartado 6.3 hemos visto que la ecuación de Euler nos proporciona el valor exacto de la tasa intrínseca de crecimiento (r) a partir de una tabla de vida. Esta ecuación está en la base de la demografía de poblaciones estructuradas y, por tanto, es importante entender de donde proviene. Deducir la ecuación de Euler. [Nota: (1) considerar que el número total de nacimientos por unidad de tiempo (sumando la contribución de todas las clases de edad) sigue una ley exponencial continua; y (2) en la derivación utilizar la variable edad (x) continua en lugar de la clase de edad (i).]

Problema 6.27. La siguiente tabla de vida corresponde, aproximadamente, a las mujeres catalanas en el año 2001. La fertilidad se refiere a hijas por mujer durante el periodo de 10 años que dura una clase de edad. (Datos del Anuari d'Estadística de Catalunya, IEC, 2003.)

x_i (años)	l_i	b_i
0	1,0000	0,0000
10	0,9836	0,0208
20	0,9817	0,2423
30	0,9787	0,3806
40	0,9729	0,0203
50	0,9618	0,0000
60	0,9375	0
70	0,8812	0
80	0,7213	0
90	0,3157	0
100	0,0096	0

(a) Calcular R_0 , G y una aproximación de r . (b1) De cada 1000 niñas recién nacidas, ¿cuántas cumplirán los 10 años de edad? (b2) Consideremos 1000 mujeres de 40 años. ¿Cuántas cumplirán los 50 años? (b3) ¿Qué porcentaje de mujeres muere antes de cumplir los 30 años? (b4) ¿Cuál es la probabilidad de que una mujer de 40 años cumpla los 80? (c) ¿Cuál es la esperanza de vida al nacer de las mujeres catalanas? (d) ¿En que década de la vida es más probable que mueran?

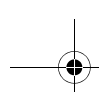
Problema 6.28. (a) Utilizar los datos del problema anterior (6.27) y la tabla siguiente que muestra la estructura de la población catalana en el 2000 para calcular la población que tendría Cataluña en el año 2050 si no hubieran movimientos migratorios. (b) Calcular también la estructura de edades correspondiente al año 2050 y comentar los resultados. (c) ¿Corresponde la distribución de edades actual a la estructura estable de edades? Suponer que hay el mismo número de hombres que de mujeres y que ambos sexos tienen supervivencias parecidas. (Datos del Anuari d'Estadística de Catalunya, IEC, 2003.)

x_i (años)	n_i (millones)
0	0,59
10	0,63
20	1,04
30	1,04
40	0,90
50	0,77
60	0,61
70	0,53
80+	0,25

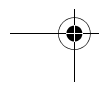
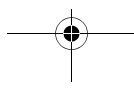
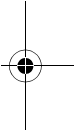
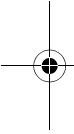
Problema 6.29. ■ Marker *et al.* (2003) estudiaron durante 10 años una población de guepardos (*Acinonyx jubatus*) en el noreste de Namibia. En la siguiente tabla se presentan las tasas de supervivencia de machos (m) y hembras (h) de esta población. (a) Representar gráficamente las curvas de supervivencia correspondientes. ¿A qué tipo pertenecen? (b) Calcular la esperanza de vida de ambos sexos.

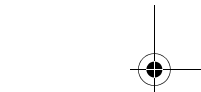
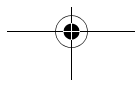
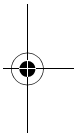
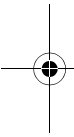
x_i (años)	l_i (m)	l_i (h)
0	1,000	1,000
1	0,778	0,708
2	0,637	0,529
3	0,444	0,412
4	0,417	0,412
5	0,417	0,412
6	0,083	0,059
7	0,083	0,059
8	0,083	0,059
9	0,083	0,059
10	0,000	0,000

Problema 6.30. ☉ La población de China era de unos 1000 millones de personas en el año 1980. La distribución de la población en clases de edad y la supervivencia de la población se encuentran en la tabla siguiente. En el año 1980 se implantó una política de fuerte control de la natalidad que consistía en permitir solamente un hijo por familia. Suponer que este hijo lo tenían las mujeres en la década de los veinte años. ¿Qué población se esperaría que tuviera la China en el año 2000? ¿Y en el año 2050? ¿Qué diferencia supondría una política de dos hijos por familia? [Nota: suponer que no hay ni emigración ni inmigración (modificado de Harte 1985).]



x_j (años)	l_j	n_j (millones)
0	1,000	234
10	0,924	224
20	0,915	182
30	0,901	124
40	0,879	95
50	0,838	69
60	0,750	42
70	0,570	24
80+	0,287	6

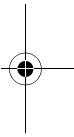
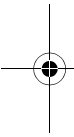






7. METAPOBLACIONES

En todos los modelos de dinámica de poblaciones que hemos visto hasta ahora hemos supuesto que las poblaciones eran cerradas. Sin embargo, las poblaciones reales no se encuentran normalmente aisladas las unas de las otras, sino que existe un **flujo de individuos** entre ellas. Este hecho tiene importantes implicaciones para la supervivencia de las especies a escala regional y dio origen, a finales de la década de 1960, a la aparición del concepto de metapoblación (Levins 1969). Una metapoblación es un conjunto de **poblaciones locales** que intercambian individuos. En este capítulo estudiaremos la dinámica de estas metapoblaciones, entendiendo como tal la variación a lo largo del tiempo de la proporción de poblaciones locales que permanecen ocupadas. Aunque las poblaciones locales se pueden extinguir, el conjunto de la metapoblación persistirá siempre que se mantenga por lo menos una de ellas. Es importante notar que el estudio de las metapoblaciones implica un cambio cualitativo en el enfoque, ya que la unidad de estudio se desplaza del individuo a la población. Ignoraremos por tanto en este capítulo la estructura interna de cada población local, distinguiendo únicamente si la población se mantiene o se ha extinguido.



7.1. EXTINCIÓN LOCAL Y EXTINCIÓN REGIONAL

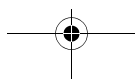
Definamos p_e , la probabilidad de extinción local, como la probabilidad de que una población que ocupa una mancha determinada de hábitat se extinga. Esta probabilidad varía obviamente entre 0 (persistencia segura) y 1 (extinción segura). En la práctica p_e es siempre mayor que 0 y, por tanto, todas las poblaciones se extinguen al cabo de un tiempo suficientemente largo. Por este motivo es conveniente definir p_e en una escala de tiempo apropiada, que en el caso de metapoblaciones suele ser de años o de décadas.

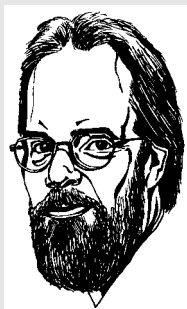
Imaginemos una población con una probabilidad de extinción anual p_e . La probabilidad de persistencia es $(1 - p_e)$. Supongamos ahora que tenemos dos poblaciones locales idénticas a la descrita, pero que no se influyen mutuamente. ¿Cuál será la probabilidad de **persistencia regional** (P) al cabo de un año? o, dicho de otra manera, ¿cuál será la probabilidad de que al menos una de las poblaciones no se extinga? Esta probabilidad se puede calcular como uno menos la probabilidad de que ambas desaparezcan

$$P_2 = 1 - (p_e \cdot p_e) = 1 - p_e^2$$

Donde P_2 es la probabilidad de persistencia regional de las dos poblaciones locales al cabo de un año. En general, la probabilidad de persistencia regional en un conjunto de n manchas, entendidas éstas como **fragmentos de hábitat potencialmente ocupable**, vale

$$P_n = 1 - p_e^n \quad 7.1$$



Ilkka Hanski

Nacido en 1953 en Helsinki, Finlandia, sus trabajos en ecología de poblaciones y de comunidades durante los últimos 25 años han supuesto notables avances en ambos campos. En particular, sus contribuciones han sido decisivas en el nacimiento y consolidación de la ecología espacial como campo de estudio. Durante las décadas de 1970 y 1980 la mayor parte de sus trabajos trataron sobre la estructura espacial a pequeña escala de poblaciones de insectos, lo cual le llevó a descubrir hasta qué punto la estructura espacial condiciona no sólo la dinámica de poblaciones monoespecíficas sino también las interacciones con otras especies. Demostró, por ejemplo, que distribuciones espaciales agregadas facilitan la coexistencia con competidores o depredadores, lo cual permite explicar, como mínimo en parte, la elevada diversidad de muchas comunidades de insectos. Posteriormente, sus investigaciones se han dirigido fundamentalmente al estudio de las metapoblaciones, campo en el que sus contribuciones han sido decisivas tanto desde el punto de vista teórico como

del empírico. Hanski es autor de los tres libros más populares sobre biología de metapoblaciones: *Metapopulation dynamics* (Gilpin & Hanski 1991), *Metapopulation biology* (Hanski & Gilpin 1997) y *Metapopulation ecology* (Hanski 1999). Recientemente sus trabajos se han centrado en aplicar la teoría de las metapoblaciones al estudio de problemas de ecología aplicada, como los efectos de la fragmentación del hábitat en el riesgo de extinción de especies amenazadas.

Problema 7.1. Supongamos que tenemos una metapoblación formada por 10 manchas y que la probabilidad de extinción anual de la población local en cada una de las manchas vale $p_e = 0,75$. ¿Cuál es la probabilidad de persistencia para el conjunto de las 10 manchas?

Solución. La ecuación 7.1 nos proporciona la probabilidad de persistencia regional en el conjunto de las 10 manchas

$$P_n = 1 - p_e^n; \quad P_{10} = 1 - p_e^{10} = 1 - 0,75^{10} = 0,94$$

Es decir, con 10 manchas la probabilidad de persistencia es muy alta, a pesar de que la probabilidad de extinción de una población local determinada es también muy elevada ($p_e = 0,75$).

El ejemplo anterior ilustra un importante principio: la existencia de múltiples manchas reparte el peligro de extinción, incluso cuando no existe intercambio de individuos entre las poblaciones locales.

7.2. EL MODELO ISLAS-CONTINENTE

Se trata probablemente del modelo de metapoblaciones más sencillo que se puede construir. Imaginemos un conjunto de manchas homogéneas, las cuales pueden estar o no ocupadas por una población de la especie que nos ocupa. Sea f la fracción de manchas realmente ocupadas en un momento determinado. Si $f = 1$ todas las manchas están ocupadas, mientras que si $f = 0$ todas las manchas se encuentran desocupadas y, por tanto, la metapoblación se habrá extinguido.

¿Cómo varía f con el tiempo? Sean C la **tasa de colonización**, es decir, la proporción de manchas colonizadas por unidad de tiempo y E la **tasa de extinción** o proporción de manchas en las que la población se extingue por unidad de tiempo. El balance entre colonizaciones y extinciones determinará el cambio en f

$$\frac{df}{dt} = C - E \quad 7.2$$

Esta ecuación es universalmente válida, pero para que sea útil necesitamos introducir suposiciones que nos permitan descomponer las tasas C y E en sus componentes esenciales. En otras palabras: hemos de construir un modelo. Supongamos que la tasa de inmigración depende de dos factores. En primer lugar, de la **probabilidad de colonización local**, p_c . Si cada mancha de hábitat es colonizada de forma independiente, p_c sólo dependerá de las condiciones físicas y bióticas de las manchas, tales como el área, la disponibilidad de hábitats adecuados, y la presencia o abundancia de determinados depredadores, patógenos o competidores.

Es lógico considerar que la tasa de colonización varíe también en función de factores externos a la mancha considerada. Supongamos, por el momento, que únicamente depende del número de sitios que quedan libres ($1 - f$), de modo que C crecerá con la fracción de manchas disponibles

$$C = p_c \cdot (1 - f) \quad 7.3$$

La tasa de colonización será pues nula en dos situaciones: cuando la probabilidad de colonización vale cero ($p_c = 0$) y cuando todas las manchas de la metapoblación se encuentren ya ocupadas ($f = 1$).

Siguiendo un razonamiento similar al anterior, la tasa de extinción (E) será el producto de la **probabilidad de extinción local** (p_e) y de la fracción de manchas ocupadas (f)

$$E = p_e \cdot f \quad 7.4$$

La tasa de extinción se anula cuando la probabilidad de extinción local vale cero ($p_e = 0$) o cuando no existe población alguna dentro de la metapoblación ($f = 0$). Si sustituimos las expresiones 7.3 y 7.4 en la ecuación 7.2 obtenemos nuestro primer modelo general de dinámica de metapoblaciones

$$\frac{df}{dt} = p_c \cdot (1 - f) - (p_e \cdot f) \quad 7.5$$

Este modelo se conoce con el nombre de islas-continente, ya que al considerar $p_c > 0$ y constante, lo que estamos asumiendo es que existe un "continente" que proporciona una fuente inagotable de propágulos que potencialmente pueden colonizar cualquier sitio vacío.

En el **equilibrio** las tasas de colonización y extinción se igualan. Por tanto, para obtener la fracción de sitios ocupados en el equilibrio (f^*) basta con igualar la ecuación 7.5 a cero y solucionarla para f

$$0 = p_c \cdot (1 - f^*) - (p_e \cdot f^*) \Rightarrow f^* = \frac{p_c}{p_e + p_c} \quad 7.6$$

Según este modelo la metapoblación no se extinguiría nunca, puesto que por muy grande que sea p_e y pequeña que sea p_c (siendo $p_c > 0$) la fracción de manchas ocupadas será siempre positiva ($f^* > 0$). Esto se debe a que la metapoblación está siendo recolonizada continuamente por la lluvia de propágulos procedentes del continente.

El análisis anterior también se puede realizar gráficamente (Figura 7.1). Representemos en un gráfico las ecuaciones correspondientes a C y a E (ecuaciones 7.3 y 7.4, respectivamente). Se trata de dos rectas que se cortan siempre en un único punto. Esta intersección ($C = E$) corresponde a un punto de equilibrio estable al cual se pueden aplicar los mismos razonamientos que hemos visto en el capítulo 5 para la ecuación logística.

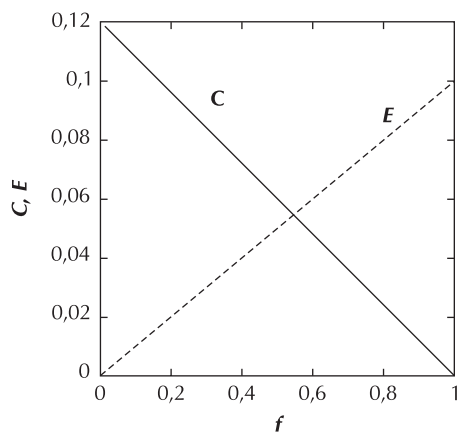


Figura 7.1. Análisis gráfico del modelo de metapoblaciones de islas-continente con parámetros $p_c = 0,12$ y $p_e = 0,10$ (en ambos casos las unidades temporales son arbitrarias). El valor de equilibrio corresponde a $f^* = 0,55$.

En este primer modelo hemos asumido que existe un número infinito de manchas, todas ellas iguales y sin ningún tipo de estructura espacial. También hemos considerado que las probabilidades p_c y p_e son constantes.

Problema 7.2. Una metapoblación de un insecto acuático está constituida por las poblaciones de la orilla de un lago de gran tamaño y por las de multitud de pequeñas charcas cercanas al lago y de características bastante homogéneas entre sí. En esta situación la probabilidad de colonización de una charca desocupada se puede considerar constante e igual a $0,4 \text{ año}^{-1}$. Por otra parte, se ha visto que la probabilidad de que una charca ocupada deje de estarlo al año siguiente es del 10% y no varía apreciablemente con el tiempo. Actualmente este insecto se encuentra en un 70% de las charcas; ¿cómo variará dicho porcentaje en el futuro si las condiciones se mantienen estables?

Solución. Estamos claramente en la situación contemplada por el modelo islas-continente, en que el papel de “continente” lo juega la orilla del gran lago. Dado que conocemos los dos parámetros p_c y p_e , podemos calcular directamente la proporción esperada de charcas ocupadas en el equilibrio (ecuación 7.6)

$$f^* = \frac{p_c}{p_e + p_c} = \frac{0,4}{0,1 + 0,4} = 0,8$$

Puesto que la situación de equilibrio se establece cuando el 80% de las charcas están ocupadas y en este momento únicamente lo están el 70%, esperaremos que la proporción f aumente hasta alcanzar dicho valor de equilibrio.

7.3. COLONIZACIÓN INTERNA. EL MODELO DE LEVINS

Supongamos ahora que no hay una lluvia externa de propágulos, sino que la única fuente de potenciales colonizadores se encuentra dentro de la misma metapoblación. En este caso p_c puede considerarse proporcional a la fracción de sitios ocupados (fuentes potenciales de propágulos)

$$p_c = c \cdot f \quad 7.7$$

Donde c es el parámetro que indica como crece p_e con cada mancha ocupada. Según este modelo cada población contribuye en la misma proporción a un *pool* común de propágulos. Si se extinguen todas las poblaciones locales ($f=0$), la fuente de colonizadores desaparece y la probabilidad de colonización se anula. Si suponemos que, como en el modelo anterior, la probabilidad de extinción local es independiente de f (ecuación 7.4) y sustituimos las expresiones 7.4 y 7.7 en el modelo general (ecuación 7.2), obtenemos

$$\frac{df}{dt} = c \cdot f \cdot (1-f) - (p_e \cdot f) \quad 7.8$$

Para encontrar la fracción de manchas ocupadas en el equilibrio, igualamos de nuevo a cero y resolvemos para f ,

$$0 = c \cdot f^* \cdot (1-f^*) - (p_e \cdot f^*) \Rightarrow p_e = c \cdot (1-f^*) \Rightarrow f^* = 1 - \frac{p_e}{c} \quad 7.9$$

En contraste con las predicciones del modelo islas-continente, cuando la colonización está restringida a la propia metapoblación la persistencia regional ya no está garantizada. La metapoblación sólo se mantendrá ($f^* > 0$) mientras el efecto de la colonización interna sea mayor que la probabilidad de extinción local, es decir, cuando $c > p_e$. Si esta condición no se cumple la metapoblación se extinguirá ($f^* \leq 0$).

Como en el caso anterior, podemos llegar a las mismas conclusiones analizando el problema gráficamente (Figura 7.2). La función de extinción E sigue siendo una recta de pendiente positiva. La función de colonización C es ahora una parábola que presenta un máximo para $f=0,5$ y que se anula en $f=0$ y en $f=1$. Obsérvese el parecido de esta gráfica con la de la explotación de una población en crecimiento logístico con regulación del esfuerzo (Figura 5.4). De hecho ambos modelos son equivalentes si para el modelo logístico tomamos $K=1$, $r=c$, y $e=p_e$. Por tanto, el análisis desarrollado en el apartado 5.2 es aplicable también al presente modelo, de lo cual se deduce que el punto de intersección de las funciones C y E es un punto de equilibrio estable. Si por alguna razón la metapoblación se viese apartada de este punto de equilibrio, volvería a él, tanto si el desplazamiento fuera por una disminución como por un aumento de f .

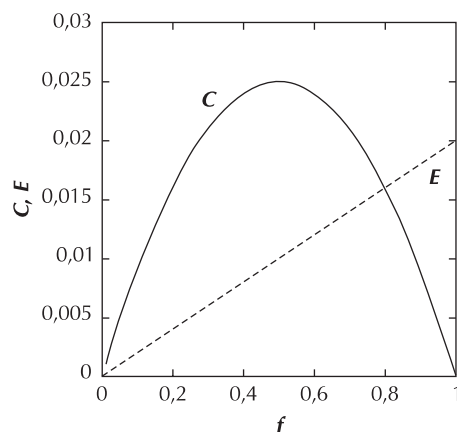


Figura 7.2. Análisis gráfico del modelo de Levins con parámetros $c=0,1$ y $p_e=0,02$. Existe un valor de equilibrio para la metapoblación para $f^*=0,8$.

Problema 7.3. Consideremos una metapoblación de una especie de mariposa formada por muchas manchas de características parecidas y en la que no existe ninguna fuente adicional de propágulos. Un estudio detallado durante muchos años ha permitido estimar una probabilidad de extinción constante para todas las manchas de $0,05 \text{ año}^{-1}$, y un valor del parámetro de colonización interna, c , de $0,1 \text{ año}^{-1}$. En un momento dado la metapoblación tiene el 70% de las manchas ocupadas. (a) En ese momento, ¿la proporción de manchas ocupadas



debería estar aumentando o disminuyendo? (b) ¿Cuál es la proporción de manchas ocupadas que esperaríamos en el equilibrio? (c) ¿Cuál es la tasa de colonización y de extinción de poblaciones locales en el equilibrio?

Solución. Puesto que existe colonización interna y p_e es constante, podemos aplicar el modelo de Levins. El problema se puede solucionar tanto analíticamente como gráficamente.

(a) La tasa de extinción vale

$$E = p_e \cdot f = 0,05 \cdot 0,7 = 0,035 \text{ año}^{-1}$$

Y la tasa de colonización

$$C = c \cdot f \cdot (1-f) = 0,1 \cdot 0,7 \cdot 0,3 = 0,021 \text{ año}^{-1}$$

Puesto que $E > C$, la metapoblación estará experimentando una disminución de la proporción de manchas ocupadas.

(b) En el equilibrio ($C = E$) f^* vale (ecuación 7.9)

$$f^* = 1 - \frac{p_e}{c} = 1 - \frac{0,05}{0,1} = 0,5$$

Es decir, en el equilibrio esperaremos que la mitad de las manchas estén ocupadas.

(c) En el equilibrio, por definición, $E = C$. Basta pues con calcular una de ellas

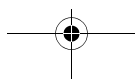
$$E = p_e \cdot f^* = 0,05 \cdot 0,5 = 0,025 \text{ año}^{-1}$$

Esto significa que, cuando nos encontramos en el equilibrio, un 2,5% de las manchas vacías son colonizadas cada año y el mismo porcentaje de manchas experimentan una extinción local.

Hasta ahora hemos asumido que la probabilidad de extinción (p_e) era **constante**. Sin embargo, esto no tiene porque ser así. Consideremos, por ejemplo, lo que ocurre cuando los propágulos alcanzan una mancha ya ocupada: ciertamente en este caso no pueden ejercer de colonizadores, pero en cambio sí que incrementan el tamaño de la población local, reduciendo su probabilidad de extinción (véanse apartados 4.3 y 4.4 sobre los efectos de la estocasticidad ambiental y demográfica). Como la cantidad de propágulos que alcanzan sitios ya ocupados aumenta con la proporción de éstos (f), es razonable suponer que p_e disminuirá al aumentar f . Este fenómeno se conoce con el nombre de **efecto rescate** y, en su formulación más simple, implica una relación lineal entre p_e y f [$p_e = e \cdot (1 - f)$, donde e es una constante]. Aunque no desarrollaremos este modelo en el texto (el lector interesado puede acudir a Gotelli 2001 o a Hanski 1999), el *applet* 7.1 permite introducir el efecto rescate, con o sin colonización interna.

7.4. SÍNTESIS

Las poblaciones naturales no suelen ser cerradas sino que intercambian individuos con otras poblaciones de la misma especie. En este capítulo hemos explorado las consecuencias demográficas de este hecho, adoptando un enfoque notablemente distinto al de los capítulos anteriores. Si hasta ahora nuestra unidad de estudio habían sido los individuos, en tanto que elementos de una población, aquí lo han sido las poblaciones como elementos constituyentes de una unidad mayor: la metapoblación. Ya no nos preguntamos cuántos individuos habrá en una población en un momento del futuro, sino cuántas poblaciones subsistirán en una región con un cierto número de manchas de hábitat adecuado. Aunque los modelos que hemos tratado en este capítulo son en cierto sentido más generales que los que habíamos visto hasta ahora (incluyen múltiples poblaciones), el modo como hemos descrito la demografía de la metapoblación es extremadamente simple. Efectivamente, hemos supuesto cosas tan poco razonables como que las manchas de hábitat son homogéneas y no presentan ningún tipo de estructura espacial, que las propiedades



de colonización y extinción dependen de la proporción de manchas ocupadas (excepto en el modelo islas-continente) y no varían con el tiempo, y que el número de manchas de hábitat es, a la práctica, infinito. Sin embargo, modelos como los que hemos tratado o ligeramente más complejos se han mostrado extremadamente útiles en el estudio de problemas tan importantes como la fragmentación del hábitat y, actualmente, el concepto de metapoblación es uno de los pilares básicos en biología de la conservación.

7.5. APPLLET DE LOS MODELOS

Applet 7.1. Modelos de metapoblaciones

Este *applet* simula la demografía de metapoblaciones sin estructura espacial de las poblaciones locales. Todas las poblaciones locales tienen las mismas características y presentan idénticas probabilidades de colonización y extinción. El usuario puede elegir entre cuatro modelos distintos, dependiendo de si la colonización es externa (existe un continente) o interna, y de si existe o no efecto rescate. El *applet* se puede usar de dos formas. En la primera (botón "Calcula") se representan las curvas de C y E respecto de f , de forma análoga a las figuras 7.1 y 7.2, y se proporcionan también los valores de f^* , C y E en el equilibrio. En esta primera utilización del programa se está considerando implícitamente que el número de manchas de hábitat es infinito.

La segunda forma de utilizar el *applet* (botón "Simula") permite especificar el número de poblaciones locales, de forma que éste pasa a ser finito y se ponen de manifiesto fenómenos estocásticos que no aparecían cuando se resolvía el modelo analíticamente. En concreto, se puede observar que en algunos casos la metapoblación se extingue a pesar de que el valor de f en el equilibrio sea $f^* > 0$. La Figura 7.3 muestra un ejemplo de los resultados que se obtienen.

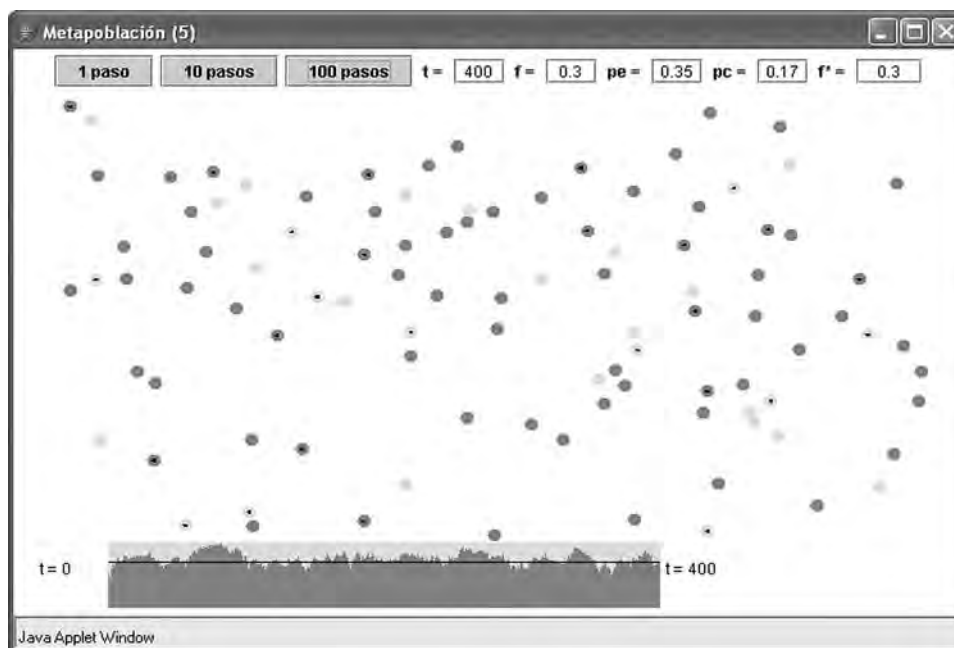


Figura 7.3. Ejemplo de simulación con el *applet* 7.1 de una metapoblación sin efecto rescate y con colonización interna.

7.6. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 7.4. La probabilidad de extinción de un año al siguiente en una población de una especie de lagartijas disminuye linealmente con el área que ocupa la población. Se ha estimado que $p_e = 0,5$ cuando la mancha es de $0,01 \text{ km}^2$ y $p_e = 0,1$ para manchas de 1 km^2 . Actualmente esta especie se encuentra en 3 manchas de superficies $0,02$, $0,12$, y $0,8 \text{ km}^2$. Las lagartijas no pueden migrar de una mancha a otra. (a) ¿Cuál es la probabilidad de que se extinga la lagartija en esta región este año? (b) ¿Cuál es la probabilidad de que al menos queden dos de las tres poblaciones al año siguiente? (c) ¿Qué sería más perjudicial para la supervivencia de la metapoblación, eliminar las dos manchas de pequeño tamaño o únicamente la de mayor tamaño?

Solución

(a) En primer lugar debemos calcular p_e para cada una de las cuatro manchas. Como se nos dice que p_e varía linealmente con el área y tenemos los datos para dos puntos, podemos calcular la recta que pasa por los dos puntos ($p_e = a + b \cdot A$):

$$0,5 = a + b \cdot 0,01$$

$$0,1 = a + b \cdot 1$$

Con lo que $a = 0,504$ y $b = -0,404$, por lo que la recta es $p_e = 0,504 - 0,404 \cdot A$. Con ella podemos estimar la p_e de cada mancha:

Mancha	Área (km ²)	p_e
1	0,02	0,496
2	0,12	0,456
3	0,80	0,181

La probabilidad de que se extingan las 3 poblaciones en el mismo año es el producto de las probabilidades de extinción de cada una de ellas (estamos suponiendo que la extinción es independiente de una mancha a otra).

$$P(\text{extinción}) = 0,496 \cdot 0,456 \cdot 0,181 = 0,041$$

(b) La solución se puede obtener de distintas formas. Quizás la más sencilla, aunque laboriosa, consiste en construir el árbol de probabilidades de todos los sucesos posibles, donde la probabilidad de cada combinación de sucesos (a la derecha del árbol) corresponde al producto de sus probabilidades individuales. Dado que tenemos 3 manchas que pueden estar ocupadas o no (2 estados) al cabo de un año tenemos $2^3 = 8$ posibilidades. Obsérvese que la suma de las probabilidades de todas ellas vale 1.

$$\begin{array}{l}
 \text{población 1} \left\{ \begin{array}{l}
 0,496 (\text{extinción}); \text{ población 2} \left\{ \begin{array}{l}
 0,456 (\text{extinción}); \text{ población 3} \left\{ \begin{array}{l}
 0,181 (\text{extinción}) = 0,041 \\
 0,819 (\text{no extin.}) = 0,185
 \end{array} \right. \\
 0,544 (\text{no extin.}); \text{ población 3} \left\{ \begin{array}{l}
 0,181 (\text{extinción}) = 0,049 \\
 0,819 (\text{no extin.}) = 0,221
 \end{array} \right. \\
 \\
 0,504 (\text{no extin.}); \text{ población 2} \left\{ \begin{array}{l}
 0,456 (\text{extinción}); \text{ población 3} \left\{ \begin{array}{l}
 0,181 (\text{extinción}) = 0,042 \\
 0,819 (\text{no extin.}) = 0,188
 \end{array} \right. \\
 0,544 (\text{no extin.}); \text{ población 3} \left\{ \begin{array}{l}
 0,181 (\text{extinción}) = 0,050 \\
 0,819 (\text{no extin.}) = 0,225
 \end{array} \right.
 \end{array} \right.
 \end{array} \right.
 \end{array}
 \end{array}$$

Se nos pregunta la probabilidad de que al cabo de un año permanezcan ocupadas al menos dos manchas. Esta probabilidad es la suma de la probabilidad de que se haya extinguido la población 1 (pero no la 2 ni la 3), más la de que se haya extinguido la población 2 (pero no la 1 ni la 3), más la de que se haya extinguido la población 3 (pero no la 1 ni la 2), más la de que no se haya extinguido ninguna:

$$P(\text{queden al menos dos poblaciones}) = 0,221 + 0,188 + 0,050 + 0,225 = 0,684$$

(c) Si sólo queda la población grande, la probabilidad de extinción definitiva valdrá 0,181; si quedan las otras dos, la probabilidad de extinción definitiva será el producto de la extinción de ambas: $0,496 \cdot 0,456 = 0,226$. En consecuencia, desde el punto de vista de la supervivencia regional es mejor que se extingan las dos poblaciones pequeñas [$P(\text{supervivencia}) = 1 - 0,181 = 0,819$] que no que lo haga la mayor [$P(\text{supervivencia}) = 1 - 0,226 = 0,774$].

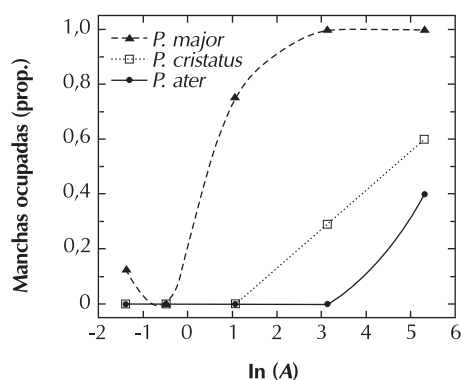
Problema 7.5. ■ Tellería & Santos (1995) estudiaron la distribución de diversas especies de pájaros invernantes en el centro de España en función del tamaño de los fragmentos de hábitat (bosques, en este caso). En la tabla siguiente se muestran algunos de sus resultados para tres especies de carboneros y herrerillos (género *Parus*).

Área (ha)	<i>n</i>	<i>P. major</i>	<i>P. cristatus</i>	<i>P. ater</i>
0,25	8	1	0	0
0,61	7	0	0	0
2,88	4	3	0	0
22,9	7	7	2	0
202	5	5	3	2

Donde la primera columna corresponde a la superficie promedio de las manchas incluidas en cada clase, *n* es el número de manchas, y las tres últimas columnas muestran el número de manchas ocupadas por *Parus major*, *P. cristatus* y *P. ater*, respectivamente. Suponer que las manchas se encuentran completamente aisladas. (a) ¿Existe una relación entre el tamaño de las manchas y la probabilidad de estar ocupadas? ¿a qué se puede atribuir? ¿a qué se deben las diferencias entre las tres especies? (b) ¿Qué ocurriría si debido a una nueva red viaria todas las manchas de mayor tamaño se convirtieran en el número equivalente de manchas del tamaño inmediatamente inferior?

Solución

(a) Representemos la proporción de manchas ocupadas en función del área de las mismas (de su logaritmo en este caso, dada la amplitud del rango de áreas con que estamos trabajando) para cada una de las tres especies.



Es evidente que, para las tres especies, las manchas mayores tienen más probabilidad de estar ocupadas que las menores. Este hecho puede ser debido a múltiples factores. En primer lugar, incluso si no existiera una selección preferencial de las manchas mayores (es decir, si los individuos se distribuyeran homogéneamente en las zonas de hábitat adecuado sin considerar el tamaño de las manchas) sería de esperar que las manchas más grandes tuvieran un grado de ocupación mayor, simplemente porque ocupan más superficie. A este efecto estadístico se le suma el hecho de que las manchas mayores ofrecen más cantidad y normalmente también más calidad de hábitat (es mucho más fácil encontrar un fragmento de bosque maduro y bien conservado en el interior de un gran bosque que en medio de un pequeño bosquecillo entre campos de cultivo). Finalmente, factores demográficos, ligados al hecho de que los fragmentos mayores probablemente albergarán también las mayores poblaciones, explican también porqué las manchas mayores tienen más probabilidad de estar ocupadas. Las diferencias entre especies son evidencia de que en este caso la relación entre tamaño de la mancha y grado de ocupación no es un efecto puramente estadístico sino el reflejo de diferencias en los requerimientos de hábitat (lo que se conoce generalmente como selección del hábitat). En este caso las diferencias se deben, probablemente, a los distintos requerimientos alimentarios de las tres especies: aunque las tres se alimentan principalmente de insectos, los requerimientos de productos vegetales y las características de éstos explican la mayor dependencia del carbonero garrapinos (*P. ater*) y, en menor grado, del herrerillo capuchino (*P. cristatus*) respecto de fragmentos de bosque relativamente grandes y bien conservados.

(b) Cada una de las manchas de mayor tamaño equivale, aproximadamente, a nueve de las de tamaño inmediatamente inferior. Si aplicamos la proporción de manchas ocupadas que nos proporciona el enunciado a los nuevos números obtenemos:

Área (ha)	<i>n</i>	<i>P. major</i>	<i>P. cristatus</i>	<i>P. ater</i>
0,25	8	1	0	0
0,61	7	0	0	0
2,88	4	3	0	0
22,9	7 + 45	52	15	0

es decir, mientras que el tamaño de la metapoblación (número de manchas ocupadas) se incrementaría en el caso de *P. major* y *P. cristatus*, *P. ater* se extinguiría. Este resultado pone de manifiesto la necesidad de conocer la biología básica de las especies para poder predecir el impacto que una determinada actuación tendrá sobre ellas.

Problema 7.6. Las poblaciones de la mariposa *Euphydryas editha bayensis* en Santa Clara (California) constituyen probablemente la metapoblación más estudiada del mundo. Su estructura consiste en una gran población central rodeada de fragmentos (y poblaciones) mucho menores. En 1986 ocho de los 27 fragmentos muestreados estaban ocupados. Harrison *et al.* (1988) estimaron que la probabilidad de extinción promedio era de 0,06 año⁻¹, mientras que la probabilidad de colonización era de 0,08 año⁻¹. (a) ¿Cuál será la proporción de manchas ocupadas en el equilibrio? (b) ¿Qué ocurriría si desapareciera la población central?

Solución

(a) Por lo que dice el enunciado podemos aplicar el modelo islas-continente. Sabemos que según este modelo

$$f^* = \frac{p_c}{p_e + p_c} = \frac{0,08}{0,06 + 0,08} = 0,57$$

Por tanto, el 57% de las manchas deberían estar ocupadas en el equilibrio. Como actualmente sólo 8 están ocupadas (30%), nuestra predicción sería que la proporción de manchas ocupadas aumentará hasta llegar al valor de equilibrio (15 manchas ocupadas).

(b) No disponemos de suficiente información para predecir cuantitativamente qué ocurriría si desapareciera la población central (es decir, el "continente"), pero sí que podemos hacer algunas consideraciones cualitativas. En primer lugar, el modelo islas-continente dejaría de ser aplicable y, probablemente, el comportamiento de la metapoblación se asemejaría más a lo predicho por el modelo de Levins. En segundo lugar, las tasas de colonización disminuirían, ya que éstas dependerían únicamente de la colonización interna. Probablemente las tasas de extinción aumentarían, ya que sin la fuente de propágulos que suponía la población central es de suponer que los tamaños de las poblaciones locales disminuirían y que, por tanto, éstas fue-

ran más vulnerables a la extinción. Globalmente, pues, se produciría una disminución en la proporción de manchas ocupadas, aunque no podemos predecir su alcance.

Problema 7.7. ■ Como ya hemos comentado en capítulos anteriores, el lince ibérico (*Lynx pardinus*) está considerado el felino más amenazado del mundo. El conjunto de poblaciones de esta especie, endémica del sur de la península Ibérica, se puede considerar como una gran metapoblación. En un estudio muy detallado, Rodríguez & Delibes (2003) reconstruyeron los mapas de distribución del lince ibérico entre 1950 y 1985. En la tabla siguiente se muestran algunos de sus resultados, correspondientes al conjunto de todas las poblaciones conocidas de la especie:

Año	n	n_e	n_c
1950	32		
1955	30	2	0
1960	30	0	0
1965	30	0	0
1970	29	1	0
1975	23	6	0
1980	20	4	1
1985	15	8	3

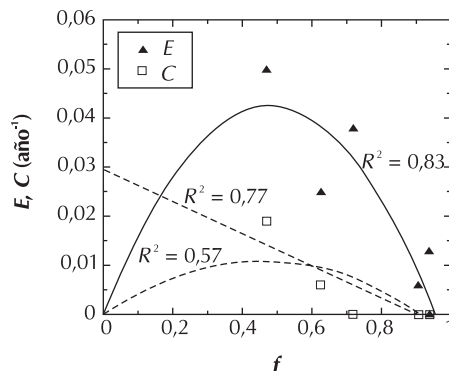
donde n es el número total de poblaciones, y n_e y n_c son, respectivamente, el número total de extinciones y de colonizaciones observadas durante el periodo de cinco años que separa los censos. Suponiendo que en 1950 todas las manchas de hábitat adecuado estaban ocupadas, estimar las tasas de extinción y colonización y responder a las siguientes preguntas: (a) ¿qué modelo se ajusta mejor a los datos, el de islas-continente o el de Levins? (b) ¿es esto razonable? (c) ¿cómo se interpretaría la relación entre la tasa de extinción y la proporción de manchas ocupadas? (d) ¿a tenor de los resultados, cuál sería el destino a largo plazo de la especie?

Solución

(a) Aunque existen diversas formas de responder a esta pregunta, quizás la más sencilla sea fijarse en la relación entre la tasa de colonización (C) y la proporción de manchas ocupadas (f). Para calcular C (y E) simplemente hemos de dividir n_c y n_e , respectivamente, por el número total de manchas (= 32) y el intervalo entre muestreos (= 5 años), con lo que se obtiene la siguiente tabla

Año	n	f	n_e	E (año ⁻¹)	n_c	C (año ⁻¹)
1950	32	1				
1955	30	0,938	2	0,013	0	0
1960	30	0,938	0	0	0	0
1965	30	0,938	0	0	0	0
1970	29	0,906	1	0,006	0	0
1975	23	0,719	6	0,038	0	0
1980	20	0,625	4	0,025	1	0,006
1985	15	0,469	8	0,050	3	0,019

Representemos ahora C y E en función de f .



El modelo de Levins predice una relación parabólica entre C y f (Figura 7.2), mientras que el modelo islas-continente predice una relación lineal de pendiente negativa (Figura 7.1). En la figura anterior se muestran, para el caso de C , tanto un ajuste lineal como un ajuste polinómico de segundo orden (forzando que la función pase por el origen, ya que sabemos que la tasa de colonización debe ser cero si ninguna de las manchas está ocupada). Los datos indican que el ajuste es sensiblemente mejor para el modelo lineal ($R^2 = 0,77$ y $R^2 = 0,57$, respectivamente), lo cual indica que, en principio, el modelo islas-continente se ajusta mejor a los datos.

(b) No, no es razonable, ya que en el enunciado se nos dice que los datos corresponden al conjunto de todas las poblaciones conocidas de la especie y, por tanto, el modelo islas-continente no es aplicable. ¿Cómo interpretar entonces el resultado del apartado anterior? Lo más probable es que ninguno de los dos modelos sea realmente aplicable y la aparente coincidencia con el modelo islas-continente sea simplemente resultado del reducido número de datos de que se dispone. Alternativamente, podría ser (aunque es muy poco probable) que exista una fuente importante y todavía no descubierta de individuos y que la metapoblación se comporte realmente según predice el modelo islas-continente (véase problema 7.8).

(c) En la figura anterior se aprecia claramente que E disminuye para valores elevados de f , lo cual indica que la probabilidad de extinción (p_e) no es constante. De hecho, para el rango de valores que proporciona el problema, p_e disminuye linealmente con f . Dejamos para el lector, la tarea de comprobarlo. En cualquier caso, estos resultados sugieren que existe un importante efecto rescate que hace disminuir la probabilidad de extinción cuando existen muchas manchas ocupadas.

(d) Si, de acuerdo con el enunciado, descartamos el modelo islas-continente, el modelo de Levins predice la extinción de la metapoblación, ya que la tasa de extinción es superior a la de colonización para cualquier valor de f .

Problema 7.8. Siguiendo con el caso del problema anterior, ¿cómo cambian las expectativas de supervivencia del lince ibérico si consideramos que, tal como parecen sugerir los datos, existen poblaciones no conocidas que aportan individuos a la metapoblación?

Solución. En este caso podríamos aplicar el modelo islas-continente (con efecto rescate). De acuerdo con la figura del problema anterior (7.7) existe un punto de equilibrio para $f = 0,17$, ya que para valores inferiores la tasa de colonización supera a la de extinción (el segundo valor de equilibrio, correspondiente a tasas de colonización y extinción negativas, no tiene sentido biológico). Dejamos al lector la tarea de estimar el valor exacto de f en el equilibrio (f^*) a partir de las ecuaciones que definen las relaciones entre E y C , y f .

Problema 7.9. Una especie de cóccido parásito de los cítricos constituye una metapoblación en un paisaje en que los campos de cítricos se encuentran separados unos de otros por cultivos en los que este cóccido no se desarrolla. La dinámica de esta metapoblación se ha podido modelar satisfactoriamente mediante un modelo de Levins con parámetros $c = 0,2$ y $p_e = 0,02$. (a) ¿En qué proporción de campos esperaríamos encontrar el cóccido? (b) Para combatir esta plaga se dispone de un insecticida muy tóxico que no se puede emplear en sistemas de producción integrada a dosis superiores a $1 \text{ l} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$. Se ha medido p_e para distintas dosis de insecticida y se ha ajustado la siguiente expresión: $p_e = 0,02 + 0,9 \cdot [d/(d + 1)]$, donde d es la dosis de insecticida en $\text{l} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$. ¿Es posible erradicar esta plaga mediante la utilización del insecticida a dosis permitidas?

Solución

(a) Puesto que conocemos todos los parámetros del modelo de Levins podemos calcular la proporción de equilibrio como

$$f^* = 1 - \frac{p_e}{c} = 1 - \frac{0,02}{0,2} = 0,9$$

En el equilibrio el 90% de los campos tendrán esta plaga.

(b) En el modelo de Levins se produce la extinción de la metapoblación (en el equilibrio) cuando $c < p_e$. Así pues, deberíamos tratar con insecticida hasta alcanzar un valor de $p_e = 0,2$. Veamos que dosis de insecticida deberíamos aplicar:

$$0,2 = 0,02 + 0,9 \cdot \frac{d}{d+1} \Rightarrow 0,2 = \frac{d}{d+1} \Rightarrow d = 0,25 \frac{l}{\text{ha} \cdot \text{año}}$$

Puesto que la dosis calculada es inferior a la máxima permitida ($1 \text{ l} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$), es posible erradicar la plaga con este método.

Problema 7.10. Consideremos una metapoblación de ardillas formada por múltiples manchas de hábitat de características muy similares entre sí. Un estudio realizado a lo largo de muchos años ha permitido estimar la proporción de manchas de hábitat efectivamente ocupadas y las tasas anuales de colonización y de extinción. Parte de los resultados obtenidos se encuentran en la tabla siguiente

Año	f	C (año ⁻¹)	E (año ⁻¹)
1970	0,8	0,0080	0,016
1980	0,6	0,0120	0,012
1990	0,3	0,0105	0,006

(a) ¿Cuál de los dos modelos de metapoblaciones que se han visto es más adecuado en este caso? (b) ¿Cuáles son las máximas tasas de colonización y de extinción que se esperaría poder medir en la metapoblación? (c) ¿Cuál sería la proporción de manchas ocupadas en el equilibrio?

Solución

(a) Los dos modelos que hemos visto difieren según si p_c es constante o variable en función de f . Sabemos (ecuación 7.3) que

$$C = p_c \cdot (1 - f)$$

Por lo que podemos calcular p_c ya que conocemos f y C

$$p_c = \frac{C}{1 - f}$$

Análogamente, la ecuación 7.4 nos permite el cálculo de p_e a partir de f y E

$$p_e = \frac{E}{f}$$

Efectuemos los cálculos de p_c y p_e para los distintos valores de f :

Año	f	C (año ⁻¹)	p_c (año ⁻¹)	E (año ⁻¹)	p_e (año ⁻¹)
1970	0,8	0,0080	0,040	0,016	0,02
1980	0,6	0,0120	0,030	0,012	0,02
1990	0,3	0,0105	0,015	0,006	0,02

Es evidente que p_c no es constante, sino que crece linealmente con f . Por otra parte, p_e sí es constante e igual a 0,02 año⁻¹. Así pues, nos encontramos en la situación descrita por el modelo con colonización interna.

(b) Para poder realizar el cálculo que se nos pide debemos conocer previamente el valor del parámetro c del modelo. Puesto que conocemos p_c para varios valores de f , podemos utilizar la ecuación 7.7 para el cálculo de c

$$c = \frac{p_c}{f}$$

Los cálculos los podemos realizar completando la tabla del apartado anterior con la columna de c :

Año	f	C (año ⁻¹)	p_c (año ⁻¹)	E (año ⁻¹)	p_e (año ⁻¹)	c
1970	0,8	0,0080	0,040	0,05	0,016	0,05
1980	0,6	0,0120	0,030	0,05	0,012	0,05
1990	0,3	0,0105	0,015	0,05	0,006	0,05

Observemos que c sí es constante, independiente de f . La tasa máxima de colonización se da para un valor de $f = 0,5$

$$C = c \cdot f \cdot (1 - f) \Rightarrow C_{\text{máx}} = c \cdot 0,5 \cdot (1 - 0,5) = 0,05 \cdot 0,5 \cdot 0,5 = 0,0125 \text{ año}^{-1}$$

La tasa máxima de extinción se da para un valor máximo de f ($f = 1$), puesto que p_e es constante

$$E = p_e \cdot f \Rightarrow E_{\text{máx}} = p_e \cdot 1 = 0,02 \cdot 1 = 0,02 \text{ año}^{-1}$$

(c) En el modelo de Levins la situación de equilibrio se da para

$$f^* = 1 - \frac{p_e}{c} = 1 - \frac{0,02}{0,05} = 0,6$$

Problema 7.11. *Eichhornia paniculata* es una planta anual que vive en charcas y pastos inundados en Centroamérica y Brasil. Una metapoblación de esta especie en el NE de Brasil fue muestreada entre 1982 y 1989 (Husband & Barrett 1998). En la tabla siguiente se muestran algunos de los resultados obtenidos:

Año del muestreo	1982	1987	1988	1989
Poblaciones muestreadas (ocupadas)	30	58	85	79
Fragmentos muestreados correspondientes al muestreo anterior		29	52	77
Poblaciones presentes		4	39	41
Poblaciones ausentes		25	13	36

Por otra parte se sabe que la dinámica de la población obedece al modelo de Levins. (a) Estimar la probabilidad de extinción anual. (b) Si sabemos que en el equilibrio la proporción de fragmentos ocupados es del 22%, ¿cuál es el valor de c ?

Solución

(a) La tabla anterior nos proporciona directamente las probabilidades anuales de extinción de las poblaciones entre 1987-1988 ($= 13/52 = 0,25$ año⁻¹) y 1988-1989 ($= 36/77 = 0,47$ año⁻¹). Para calcular la probabilidad de extinción anual entre 1982 y 1987 hemos de considerar que

$$P(\text{permanencia durante } n \text{ años}) = P(\text{permanencia anual})^n$$

$$P(\text{permanencia anual}) = \sqrt[n]{P(\text{permanencia durante } n \text{ años})}$$

$$P(\text{permanencia anual}) = \sqrt[5]{P(\text{permanencia entre 1982 y 1987})} = \sqrt[5]{\frac{4}{29}} = 0,67$$

$$p_e = 1 - P(\text{permanencia anual}) = 1 - 0,67 = 0,33 \text{ año}^{-1}$$

En promedio, pues, la probabilidad de extinción será: $(0,33 \cdot 5 + 0,25 + 0,47)/7 = 0,34$ año⁻¹, donde hemos dado el mismo peso a cada año.

(b) Como se nos dice que la población se puede modelar utilizando el modelo de Levins sabemos que

$$f^* = 1 - \frac{p_e}{c} \Rightarrow c = \frac{p_e}{1 - f^*} = \frac{0,34}{1 - 0,22} = 0,44 \text{ año}^{-1}$$

Problema 7.12. ■ Serrano & Tella (2003) estudiaron la dinámica de la metapoblación de cernícalo primilla (*Falco naumanni*) en el valle del Ebro. La tabla siguiente muestra el número de poblaciones locales existentes (n), junto con su tamaño promedio y la distancia promedio entre ellas.

Año	n (núm. pob. locales)	Tamaño (núm. individuos)	Distancia (km)
1994	4	42	36
1995	6	35	43
1996	8	27	44
1997	8	34	44
1998	10	41	45
1999	14	25	54
2000	14	33	62

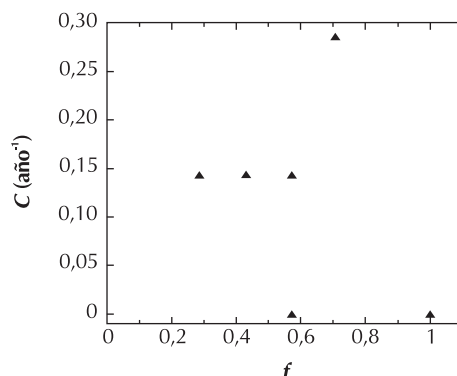
Se sabe que ninguna de las poblaciones locales se extinguió durante el periodo de estudio. (a) ¿Cuál es la tasa de colonización promedio? (b) ¿Se puede explicar la dinámica de esta metapoblación utilizando alguno de los modelos que hemos visto en este capítulo? (c) ¿A qué se debe la conclusión del apartado anterior? [Nota: suponer que no existen manchas adicionales de hábitat adecuado en la metapoblación.]

Solución

(a) Primero hemos de calcular el valor de f correspondiente a cada año ($f = n/n_{\text{máx}} = n/14$). Si tal como indica el enunciado, la tasa de extinción es cero (o muy próxima a cero), tenemos que $df/dt = C$. La manera más sencilla de estimar df/dt promedio (y, por tanto, C) es considerando

$$C \approx \frac{df}{dt} \approx \frac{\Delta f}{\Delta t} = \frac{f_{1999} - f_{1994}}{1999 - 1994} = 0,143 \text{ año}^{-1}$$

(b) Existen diversas maneras de intentar responder esta pregunta. Probablemente la más sencilla es estudiar la relación entre C (o, lo que es lo mismo en este caso, df/dt) y f . Como hemos visto anteriormente, esta relación debería ser una recta de pendiente negativa (modelo islas-continente; Figura 7.1) o una parábola (modelo de Levins; Figura 7.2). Pero ¿cómo calcular df/dt ? Nuevamente podemos considerar que df/dt se puede aproximar por $\Delta f/\Delta t$ y calcular este cociente para cada año. Si se toma $\Delta f/\Delta t = (f_{t+1} - f_t)/(t+1 - t) = (f_{t+1} - f_t)$, se obtiene la relación de la figura entre C y f .



Está claro que el patrón obtenido, el cual no muestra ninguna relación clara entre C y f , no se corresponde con ninguno de los dos modelos tratados en este capítulo.

(c) Existen múltiples motivos por los cuales los modelos que hemos tratado en este capítulo pueden no cumplirse en situaciones reales. De hecho, probablemente ninguna de las suposiciones que hemos hecho al construir los modelos se cumple estrictamente en este caso. Sin embargo, la información adicional que proporciona la tabla permite especular sobre cuáles son las desviaciones más importantes. Por una parte, el hecho de que el tamaño promedio de las poblaciones locales se haya mantenido aproximadamente constante sugiere que ni las condiciones ambientales ni las características de las manchas han variado radicalmente, lo cual se corresponde con nuestras suposiciones. Sin embargo, es obvio que la distancia promedio entre manchas se ha incrementado de forma aproximadamente lineal durante el periodo estudiado. Es bien conocido (y los autores del trabajo lo demuestran también para este caso concreto) que la probabilidad de colonización depende de la distancia entre manchas, cosa que no tiene en cuenta ninguno de los modelos sencillos que hemos considerado en este capítulo. Por último, es perfectamente posible que sea falsa la suposición de que al final del periodo estudiado no existan manchas adicionales de hábitat por ocupar.

Problema 7.13. ☉ Utilizar el *applet* 7.1 para calcular la probabilidad de que el lince ibérico (*Lynx pardinus*) se extinga en menos de 100 años, partiendo del tamaño de la metapoblación en 1985 y suponiendo que un modelo de islas-continente con efecto rescate es aplicable. Utilizar los resultados del problema 7.7 para estimar el valor de los parámetros.

Solución. Los parámetros del modelo se pueden estimar fácilmente a partir de las relaciones entre E y C , y f . Si, tal como dice el enunciado, podemos aplicar el modelo de islas-continente con efecto rescate, sabemos que

$$C = p_c \cdot (1 - f) = p_c - p_c \cdot f$$

$$E = e \cdot f \cdot (1 - f) = e \cdot f - e \cdot f^2$$

Los ajustes que se muestran en la figura del problema 7.7 corresponden a las siguientes ecuaciones

$$C = 0,0296 - 0,0329 \cdot f$$

$$E = 0,1765 \cdot f - 0,1844 \cdot f^2$$

La primera ecuación proporciona dos estimas de p_c , las cuales son relativamente parecidas, por lo cual podemos tomar como valor del parámetro p_c el promedio de ambas

$$p_c = \frac{0,0296 + 0,0329}{2} = 0,031 \text{ año}^{-1}$$

De forma análoga podemos estimar el valor del parámetro e a partir de la segunda ecuación como

$$e = \frac{0,1765 + 0,1844}{2} = 0,180 \text{ año}^{-1}$$

Ahora ya podemos introducir estos valores en el *applet* y calcular la probabilidad de extinción tal como se nos pide (con $n_{\text{máx}} = 32$ y $f_{\text{inicial}} = 15/32 = 0,47$). Para ello repetiremos la simulación diversas veces (10 como mínimo) y asumiremos que la proporción de casos en que la metapoblación se extingue equivale a la probabilidad de extinción. Aunque el resultado exacto depende de cada caso (hay un componente estocástico debido a que el número de manchas es finito) la probabilidad de extinción en 100 años es muy próxima a 0. ¿Cómo se modifica este resultado si suponemos que la colonización es interna (modelo de Levins)?

7.7. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 7.14. Supongamos que tenemos una metapoblación formada por 30 poblaciones locales. La probabilidad de extinción de un año al siguiente de cada una de las poblaciones locales es muy elevada, $p_e = 0,90$. (a) ¿Cuál es la probabilidad de supervivencia de la metapoblación en un año? (b) ¿Cuál sería el número mínimo de poblaciones locales que permitiría una probabilidad de supervivencia de la metapoblación de un año al siguiente superior al 99%?

Problema 7.15. La probabilidad de extinción en un año de una especie de libélula en estanques artificiales es 0,5. Se desea introducir esta especie en un pequeño parque urbano, de forma que la probabilidad de que desaparezca de un año al siguiente sea inferior al 5%. ¿Cuántos estanques se deberían crear en el parque para conseguirlo? Considerar que la estructura del parque impide la dispersión de la libélula entre los distintos estanques.

Problema 7.16. Analicemos ahora con más detalle las poblaciones de lince ibérico (*Lynx pardinus*) en la zona del Parque Nacional de Doñana. Se sabe que esta metapoblación está fragmentada en seis subpoblaciones (Gaona *et al.* 1998). En la tabla siguiente se muestra la superficie y la probabilidad de extinción de cada una de éstas en los próximos 100 años.

Área (km ²)	p_e (%)
58,9	32,8
39,3	41,3
19,6	48,0
44,2	50,0
4,1	84,2
1,8	94,1



(a) ¿Cuál es la probabilidad de extinción del conjunto de las seis poblaciones al cabo de 100 años (si éstas no intercambian individuos)? (b) ¿Qué sería más perjudicial, reducir el tamaño de las tres poblaciones mayores a la mitad o eliminar las tres poblaciones más pequeñas? (c) Citar al menos un motivo por el cual la probabilidad de extinción real puede ser superior a la calculada en los apartados anteriores.

Problema 7.17. ✎ Existe un claro paralelismo formal entre el modelo logístico y el modelo de Levins. (a) ¿Se puede expresar la ecuación del modelo de Levins en su "forma logística" [del tipo $df/dt = a \cdot f \cdot (1 - f/b)$, donde a y b son parámetros del modelo]? (b) ¿Tienen los parámetros un significado análogo al que tenían en el modelo logístico?

Problema 7.18. Consideremos una metapoblación de una especie de heteróptero depredador formada por muchas manchas de características parecidas y en la que no existe ninguna fuente adicional de propágulos. Un estudio detallado durante muchos años ha permitido estimar una probabilidad de extinción constante para todas las manchas de $0,02 \text{ año}^{-1}$, y un valor del parámetro de colonización interna $c = 0,05 \text{ año}^{-1}$. (a) ¿Cuál es la proporción de manchas ocupadas que esperaríamos en el equilibrio? (b) Supongamos que la metapoblación se encuentra en la situación de equilibrio y que deseamos capturar algunos individuos de esta especie. ¿Cuántas manchas de hábitat deberíamos visitar para tener una probabilidad superior al 95% de encontrar algún ejemplar?

Problema 7.19. Consideremos una metapoblación cuya dinámica se ajusta al modelo de Levins. La metapoblación está formada por múltiples manchas de hábitat adecuado, pero que se encuentran en su mayoría desocupadas, de forma que, en promedio, la fracción de manchas ocupadas es únicamente del 10%. Se ha medido que la probabilidad de extinción anual en una mancha ocupada es $0,09$. (a) ¿Cuál sería el valor de la probabilidad de colonización anual de una mancha de hábitat desocupada para valores de f iguales a 0 , $0,05$, $0,1$, $0,5$ y $0,9$? (b) Diseñar dos estrategias (de forma genérica) que permitan duplicar el promedio de manchas ocupadas de la metapoblación.

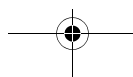
Problema 7.20. ✎ Una metapoblación de lechuzas está formada por múltiples manchas de bosque maduro de características muy similares entre sí. Un estudio realizado a lo largo de muchos años ha permitido estimar la proporción de manchas de hábitat efectivamente ocupadas y las tasas anuales de colonización y de extinción. Los resultados obtenidos se encuentran en la tabla siguiente.

Año	f	C	E
1970	0,4	0,048	0,020
1980	0,5	0,050	0,025
1990	0,6	0,048	0,030

(a) Establecer el modelo de metapoblaciones más adecuado y calcular los parámetros correspondientes. (b) ¿Qué proporción de manchas de hábitat se encontraría ocupada en el equilibrio?

Problema 7.21. Consideremos la metapoblación de mariposas del problema 7.3. (a) El desarrollo urbanístico reduce la permeabilidad del territorio por lo que la capacidad de colonización de las mariposas podría verse disminuida. Si la reducción fuera del 25% (respecto del valor actual de c), ¿cómo se vería afectada la metapoblación en el equilibrio? (b) Por otra parte, el previsible cambio climático podría aumentar la probabilidad de extinción local de las poblaciones de mariposas. Si dicha probabilidad aumentara un 50%, ¿cómo se vería afectada la metapoblación en este caso? (c) ¿Cuál sería el efecto combinado de los apartados (a) y (b) sobre la metapoblación?

Problema 7.22. La colonia de gaviota de Audouin (*Larus audouinii*) del Delta del Ebro, que ya hemos tratado en capítulos precedentes, se puede considerar como una metapoblación constituida por diversas subcolonias (Oro 2003). En la tabla siguiente se muestra la evolución de algunos de sus parámetros demográficos.



Año	n	p_e	p_c
1996	14		
1997	18	0,29	0,44
1998	32	0,09	0,53
1999	40	0,08	0,28
2000	41	0,32	0,29
2001	35	0,49	0,43

Donde n es el número de subcolonias. Suponiendo que el número total de manchas de hábitat disponible es de 55, (a) ¿qué modelo se ajusta mejor a los datos, el de Levins o el de islas-continente? [Nota: considerar sólo la tasa de colonización] (b) ¿cuál será el número de colonias en el equilibrio?

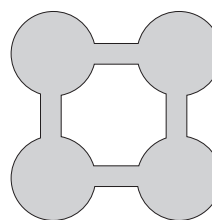
Problema 7.23. La estructura poblacional de un vector infeccioso en una región determinada se puede asimilar a una metapoblación. Ariey *et al.* (2003) utilizaron el modelo básico de Levins para simular la dinámica poblacional del mosquito que transmite la malaria falciforme (*Plasmodium falciparum*). En su estudio asimilaron cada huésped potencial a una mancha de hábitat, la prevalencia de la enfermedad (proporción de gente infectada, P) a la proporción de manchas ocupadas (f), la tasa de infección (I) a c , y el número de días durante los que una persona infectada transporta agentes infecciosos al inverso de la probabilidad de extinción (p_e). Concretamente, en su modelo: $1/p_e = 1/r - 1/g$, donde $1/r$ es la duración promedio de la infección en las personas, y $1/g$ es el tiempo que tarda el parásito en producir gametocitos una vez ha infectado una persona. Como estos gametocitos son el único estadio capaz de reproducirse sexualmente en el mosquito, su presencia debe ser tenida en cuenta en el modelo. (a) Si en una determinada región $I = 0,05 \text{ día}^{-1}$, $1/r = 60 \text{ días}$ y $1/g = 14 \text{ días}$, ¿cuál sería la prevalencia en el equilibrio? (b) Si un nuevo medicamento reduce la duración promedio de la enfermedad en un 40%, ¿cuál sería la nueva prevalencia en el equilibrio?

Problema 7.24. En un importante trabajo, González *et al.* (1998) manipularon experimentalmente una comunidad de musgos, estableciendo los siguientes tratamientos:

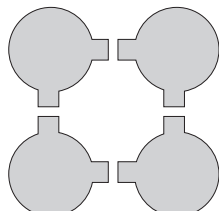
A - Control (no modificado)



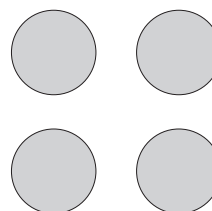
B - Fragmentos con corredores






C - Fragmentos con corredores impermeables







D - Fragmentos completamente aislados






En los cuatro casos el área total de hábitat disponible era idéntica. Al cabo de seis meses midieron la abundancia de todas las especies en cada uno de los tratamientos y observaron que, en promedio, éstas eran mayores en A que en B, y mayores en B que en C o en D. Igualmente, el número de extinciones fue mayor en C y en D que en B, y mayor en B que en A. Interpretar los resultados.


Problema 7.25.    Ejecutar el *applet* 7.1. Seleccionar un modelo con lluvia de propágulos y sin efecto rescate, con parámetros $p_e = 0,2$ y $p_c = 0,2$, y un valor inicial de $f = 0,5$. Ejecutar las siguientes simulaciones con valores de $n = 4, 16, 64$ y 256 . En cada caso anotar el valor de f en los momentos $t = 10, 20, \dots, 100$. Calcular el valor de f promedio y su desviación típica y representarlos respecto de n . Si el ejercicio se realiza en un grupo con distintos ordenadores hacer una representación conjunta de los resultados de todos los grupos. ¿Qué ocurre con el valor medio de f cuando crece n ? ¿Qué ocurre con la desviación típica de f cuando crece n ? Discutir los resultados.

Problema 7.26.    Utilizar el *applet* 7.1 para simular el modelo de Levins, de parámetros $c = 0,3$ y $p_e = 0,2$. Utilizar un valor inicial de f igual al valor de equilibrio. Ejecutar las siguientes simulaciones con valores de $n = 4, 16, 64$ y 256 . En cada una de ellas anotar el valor de f en los momentos $t = 1, 2, 5, 10, 20, 50, 100, 200, 500$ y 1000 . Representar el valor de f respecto de n para cada t . Si el valor de f en el equilibrio es el mismo para todas las simulaciones y para todos los momentos, ¿cómo se explica el resultado obtenido? Si el ejercicio se realiza en un grupo con distintos ordenadores hacer una representación conjunta con los resultados de todos los grupos.

Problema 7.27.  Una especie protegida puede vivir únicamente en 50 manchas de hábitat de características parecidas, de las cuales ocupa 20 en la actualidad. Su dinámica se ha modelado de forma satisfactoria con el modelo de Levins con parámetros $c = 0,1$ y $p_e = 0,06$. (a) ¿Cuál es la probabilidad de que la especie se extinga en 10, 100 y 1000 años? Para el cálculo de las probabilidades repetir 10 veces cada simulación y asimilar la frecuencia relativa a la probabilidad. (b) Existe un plan de desarrollo que provocaría la destrucción de la mitad de las manchas de hábitat. ¿Asegura esto la supervivencia de la metapoblación a los 100 años con una probabilidad del 90% o superior? ¿y la supervivencia a los 1000 años con una probabilidad superior al 50%? (c) ¿Afecta significativamente en el resultado el hecho de que se asegure que ninguna de las 25 manchas de hábitat a destruir sea una de las que está efectivamente ocupada en la actualidad?

Problema 7.28.  Construir la curva de supervivencia de la metapoblación del ejercicio anterior para $n = 25$ y entre 0 y 5000 años. Utilizar una cohorte de 20 metapoblaciones, un paso de tiempo de 100 años en las simulaciones e iniciar todas las simulaciones con $f = 1$. ¿Cuál es la probabilidad de que no se haya extinguido la metapoblación a los 500, 1000 y 5000 años?

Problema 7.29.   Utilizar el *applet* 7.1 para determinar cuánto tiempo se tardaría en erradicar la malaria de un poblado de 25 personas después de introducir el hipotético medicamento del que se habla en el problema 7.23. Considerar que inicialmente 15 de las 25 personas están infectadas.

Problema 7.30.  Lande (1987) extendió el modelo de metapoblaciones de Levins a situaciones en la que una cierta proporción D de hábitat ha sido permanentemente destruida

$$\frac{df}{dt} = c \cdot f \cdot (1 - D - f) - (p_e \cdot f)$$

(a) ¿Cuál es la solución en el equilibrio de este modelo de metapoblaciones? (b) Demostrar que existe un valor de D crítico (D_c), a partir del cual la metapoblación se extingue irremisiblemente. ¿Cuál es este valor de D_c ?



8. INTERACCIONES ENTRE PARES DE ESPECIES

En los capítulos precedentes hemos estudiado la demografía de poblaciones de una única especie, sin considerar explícitamente la influencia que otras especies pudieran tener en su dinámica. Es cierto que esta influencia tenía cabida en alguno de los modelos indirectamente, mediante la modificación del valor de alguno de sus parámetros (por ejemplo, la capacidad de carga en el modelo logístico del capítulo 5). Pero la interacción nunca se formalizaba en forma de ecuaciones, de manera que no podíamos estudiar explícitamente la interacción entre las especies. En este capítulo avanzaremos en este sentido considerando el caso sencillo en que únicamente dos especies interactúan. De modo que, en lugar de tratar con una única ecuación descriptiva de la dinámica poblacional como hasta ahora, necesitaremos un **sistema de dos ecuaciones**, una para cada población. Este capítulo constituye, pues, un puente entre la ecología de poblaciones y la ecología de comunidades, sobre la cual trataremos a partir del capítulo 9.

Existe una gran diversidad en las interacciones que se producen entre distintas especies, y seguro que al lector se le ocurren decenas de ejemplos al respecto. Para facilitar su estudio estas interacciones se clasifican, de forma simplificada, según si su efecto es (1) negativo para las dos especies (-, -), (2) positivo para una y negativo para la otra (+, -), o (3) positivo para ambas (+, +). En este capítulo veremos un ejemplo de cada uno de estos tipos: (1) competencia, (2) depredación y (3) mutualismo.

Se produce **competencia interespecífica** cuando los individuos de una población de una especie provocan una reducción en la fertilidad, la supervivencia o el crecimiento de los individuos de otra especie, y viceversa. La competencia puede producirse como resultado del contacto directo entre los individuos de una y otra especie (competencia por interferencia) o bien como resultado del uso de un recurso común (competencia por explotación). En la **depredación** una de las especies, el depredador, obtiene un beneficio mediante el consumo de la otra (la presa), la cual resulta obviamente perjudicada. Cuando pensamos en depredadores imaginamos en primer lugar animales como lobos, tigres y arañas. Sin embargo, muchos otros organismos, como roedores que consumen semillas, rumiantes y langostas que comen hierba, o sanguijuelas que chupan sangre son también depredadores. Finalmente, el **mutualismo** es una interacción en la que ambas especies se benefician. El mutualismo puede ser obligado, cuando una especie no puede prosperar en ausencia de la otra, o facultativo, cuando sí puede hacerlo, pero a menores densidades que cuando ambas especies viven juntas. Son ejemplos de especies mutualistas las plantas de flores vistosas y sus correspondientes insectos polinizadores, o los hongos micorrízicos y las especies de plantas en cuyas raíces se hospedan.

8.1. EL MODELO DE COMPETENCIA INTERESPECÍFICA DE LOTKA Y VOLTERRA

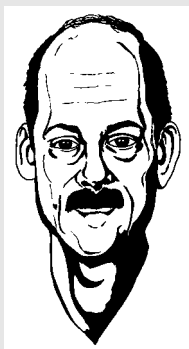
Derivación del modelo

Denominemos A y B a las dos especies competidoras. Supongamos que cuando crecen aisladas ambas especies lo hacen siguiendo el **modelo logístico**, de parámetros r_A y K_A (especie A) y r_B y K_B (especie B), tal como habíamos visto en el capítulo 5

$$\frac{dN_A}{dt} = r_A \cdot N_A \cdot \frac{K_A - N_A}{K_A} \quad 8.1$$



Carlos M. Herrera



Carlos Herrera (Sevilla, 1952) es probablemente el ecólogo español en activo más reconocido internacionalmente. En el año 2002 fue elegido miembro honorario de la Ecological Society of America, distinción que anteriormente había recibido un único ecólogo español (Ramon Margalef en 1987). Herrera ha desarrollado la mayor parte de su carrera científica en la Estación Biológica de Doñana, donde actualmente es profesor de investigación del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC). Después de iniciar su andadura científica como ornitólogo en la década de 1970, Herrera comenzó a interesarse por la ecología evolutiva y, en particular, por las interacciones entre plantas y animales, campo en el que actualmente es una de las principales autoridades mundiales. Sus estudios de campo, tanto descriptivos como experimentales, han contribuido de manera decisiva a establecer la visión actual sobre como las plantas interactúan con los polinizadores, los herbívoros y los dispersores de semillas. Igualmente, Herrera ha realizado importantes trabajos sobre dinámica de poblaciones y sobre la evolución de las plantas mediterráneas. Sus investigaciones combinan la vocación naturalista con una gran rigurosidad y una sólida formación teórica. A menudo sus estudios, siempre críticos en el mejor sentido de la palabra, son capaces de capturar la enorme riqueza y complejidad de las interacciones bióticas, obligándonos a reconsiderar ideas muy arraigadas en el pensamiento ecológico. Además de esta aproximación crítica, probablemente la mayor aportación de Herrera sea la de haber establecido, muy pronto en su carrera, una serie de estudios a largo plazo. Las series de datos resultantes han mostrado repetidamente la necesidad de este tipo de aproximaciones, ya que a menudo los patrones observados contradicen los resultados obtenidos en estudios a más corto plazo.

$$\frac{dN_B}{dt} = r_B \cdot N_B \cdot \frac{K_B - N_B}{K_B} \quad 8.2$$

Si A y B son especies competidoras la presencia de una de ellas provocará una disminución en el crecimiento de la otra. Quizás la manera más sencilla de introducir esto en el modelo sea considerar que el efecto de la competencia interespecífica es función lineal del tamaño de la población de competidores, con factores de proporcionalidad α (efecto de B sobre A) y β (efecto de A sobre B). Estos factores se denominan **coeficientes de competencia** y miden el efecto relativo sobre el crecimiento de un individuo de la especie competidora respecto al de un individuo de la propia especie. Tenemos, entonces

$$\frac{dN_A}{dt} = r_A \cdot N_A \cdot \frac{K_A - N_A - \alpha \cdot N_B}{K_A} \quad 8.3$$

$$\frac{dN_B}{dt} = r_B \cdot N_B \cdot \frac{K_B - N_B - \beta \cdot N_A}{K_B} \quad 8.4$$

Éstas son las ecuaciones que describen la dinámica conjunta de las especies A y B cuando compiten entre sí. Obsérvese que se considera tanto el efecto de la competencia intraespecífica ($-N_A$ para la especie A) como el de la interespecífica ($-\alpha \cdot N_B$ para la especie A). En el caso de la especie A, si $\alpha > 1$ el efecto negativo sobre el crecimiento de un individuo de la especie competidora es mayor que el de uno de la propia especie, mientras que si $\alpha < 1$ sucede al revés; si $\alpha = 1$ el efecto de la competencia intraespecífica es igual al de la interespecífica. Los mismos razonamientos se pueden aplicar al coeficiente β y la especie B.

Soluciones del modelo en el equilibrio

Como siempre, comenzaremos nuestro estudio del modelo encontrando las soluciones en el equilibrio. Para ello igualaremos ambas ecuaciones a cero, puesto que en el equilibrio, por definición, el tamaño de las poblaciones permanece constante

$$\frac{dN_A}{dt} = r_A \cdot N_A^* \cdot \frac{(K_A - N_A^* - \alpha \cdot N_B)}{K_A} = 0$$

$$\frac{dN_B}{dt} = r_B \cdot N_B^* \cdot \frac{(K_B - N_B^* - \beta \cdot N_A)}{K_B} = 0$$

Consideremos la primera de estas ecuaciones. Esta ecuación se anula cuando $r_A = 0$, cuando $N_A = 0$ y cuando vale cero el término entre paréntesis. Los dos primeros casos son triviales y carecen de interés biológico. En el tercer caso, multiplicando ambos lados por K_A , obtenemos

$$K_A - N_A^* - \alpha \cdot N_B = 0$$

Reordenando la ecuación

$$N_A^* = K_A - \alpha \cdot N_B \quad 8.5$$

Un razonamiento análogo para la ecuación de la población de la especie B nos proporciona el siguiente resultado

$$N_B^* = K_B - \beta \cdot N_A \quad 8.6$$

La interpretación de estas ecuaciones es simple. El equilibrio de cada especie se consigue con un tamaño de la población igual a su capacidad de carga menos una cantidad que depende linealmente del número de individuos de la especie competidora. Obsérvese que cuando no existe la especie competidora el tamaño poblacional en el equilibrio coincide con la capacidad de carga, tal como predice el modelo logístico.

Aunque conocemos las condiciones de equilibrio para cada especie, todavía no hemos determinado cual será el tamaño de las poblaciones A y B conjuntamente en el equilibrio, caso de existir dicho equilibrio. Como la ecuación de la especie A está en función de N_B y la de la especie B está en función de N_A , la manera más sencilla de resolver el problema es analizar la situación gráficamente.

Análisis gráfico de las soluciones

Utilizaremos el denominado espacio de fases, que, en el caso que nos ocupa, no es más que el plano formado por los ejes N_A y N_B . Un punto de este plano (N_A, N_B) indica el tamaño de las dos poblaciones (únicamente el primer cuadrante, en el cual $N_A \geq 0$ y $N_B \geq 0$, tiene sentido biológico). En el espacio de fases, las ecuaciones 8.5 y 8.6 son dos rectas, denominadas **isoclinas de crecimiento neto cero**. Sobre cada una de estas isoclinas el tamaño poblacional de la especie correspondiente se mantiene constante a lo largo del tiempo. Consideremos primero la isoclina de la especie A (ecuación 8.5). Para trazarla no tenemos más que conocer dos de sus puntos. Consideremos, por ejemplo, las intersecciones de la recta con los ejes: para $N_B = 0$ la ecuación 8.5 vale $N_A = K_A$; para $N_A = 0$ tenemos que $K_A = \alpha \cdot N_B$ o, lo que es lo mismo, $N_B = K_A/\alpha$. Así pues, la isoclina de crecimiento neto

cero de la especie A pasa por los puntos $(K_A, 0)$ y $(0, K_A/\alpha)$. Esta recta divide el plano en dos semiplanos (Figura 8.1A). A la izquierda de la recta la población de la especie A aumenta de tamaño, ya que el efecto combinado de la competencia intraespecífica (N_A) y la interespecífica ($\alpha \cdot N_B$) es inferior a la capacidad de carga (K_A). A la derecha de la recta el tamaño de la población A disminuye, ya que $N_A + \alpha \cdot N_B > K_A$.

Un análisis análogo de la ecuación correspondiente a la especie B (8.6) nos permite ver que la recta de equilibrio pasa por los puntos $(K_B/\beta, 0)$ y $(0, K_B)$. Su trazado (Figura 8.1B) divide también el plano en dos semiplanos: por encima de la recta la población de la especie B disminuye y, por debajo, la población de la especie B aumenta.

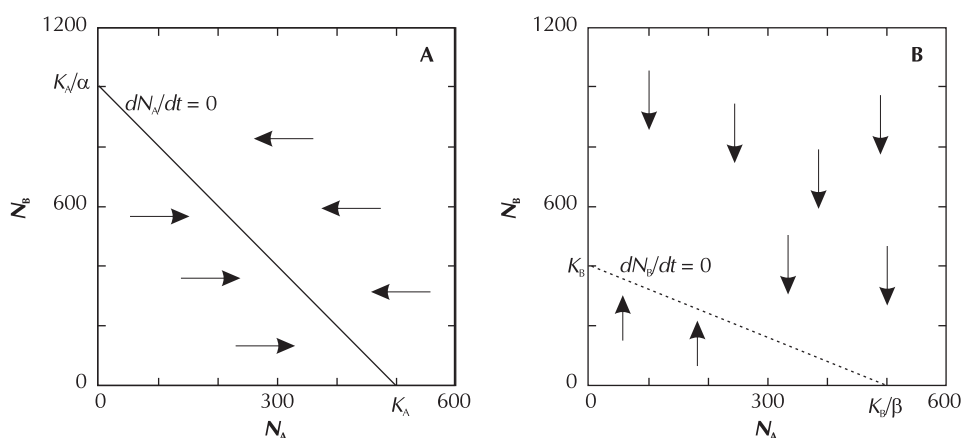


Figura 8.1. Isoclinas de crecimiento neto cero según el modelo de competencia de Lotka y Volterra para las especies A y B. Se han utilizado los siguientes parámetros: $K_A = 500$, $K_B = 400$, $\alpha = 0,5$, $\beta = 0,8$.

Para el análisis conjunto de las poblaciones de las especies A y B las dos isoclinas deben trazarse en un mismo diagrama. Al hacerlo, estas dos rectas pueden cruzarse (en el primer cuadrante del plano) o no hacerlo. Veamos que ocurre en cada caso.

Las isoclinas de las dos especies no se cortan. En este caso una de las dos rectas se encontrará por encima de la otra. El semiplano queda dividido en tres regiones (Figuras 8.2A y 8.2B). Si nos encontramos en la región inferior (por debajo de ambas rectas), las poblaciones de las dos especies aumentarían de tamaño, con lo que llegaríamos, inevitablemente, a la región intermedia. Por otra parte, si nos encontramos en la región superior, las poblaciones de las dos especies disminuirían de tamaño y llegaríamos, igualmente, a la región intermedia. Lo que ocurra en esta región dependerá de cual sea la isoclina que se halla por encima de la otra:

- **Caso 1.** Cuando la isoclina de la especie A se encuentra sobre la isoclina de la especie B, en la región intermedia la especie A crece, mientras que la especie B disminuye de tamaño (Figura 8.2A). Por lo tanto, se llega inevitablemente al punto de equilibrio $(K_A, 0)$. Es decir, la especie A excluye a la especie B y hablamos de **exclusión competitiva** de la especie B por la especie A.
- **Caso 2.** Si la isoclina de la especie B se encuentra por encima de la isoclina de la especie A, ocurre exactamente lo contrario (Figura 8.2B), de manera que eventualmente se llega al punto de equilibrio $(0, K_B)$. En este caso la especie B excluye a la especie A y hablamos de **exclusión competitiva** de la especie A por la especie B.

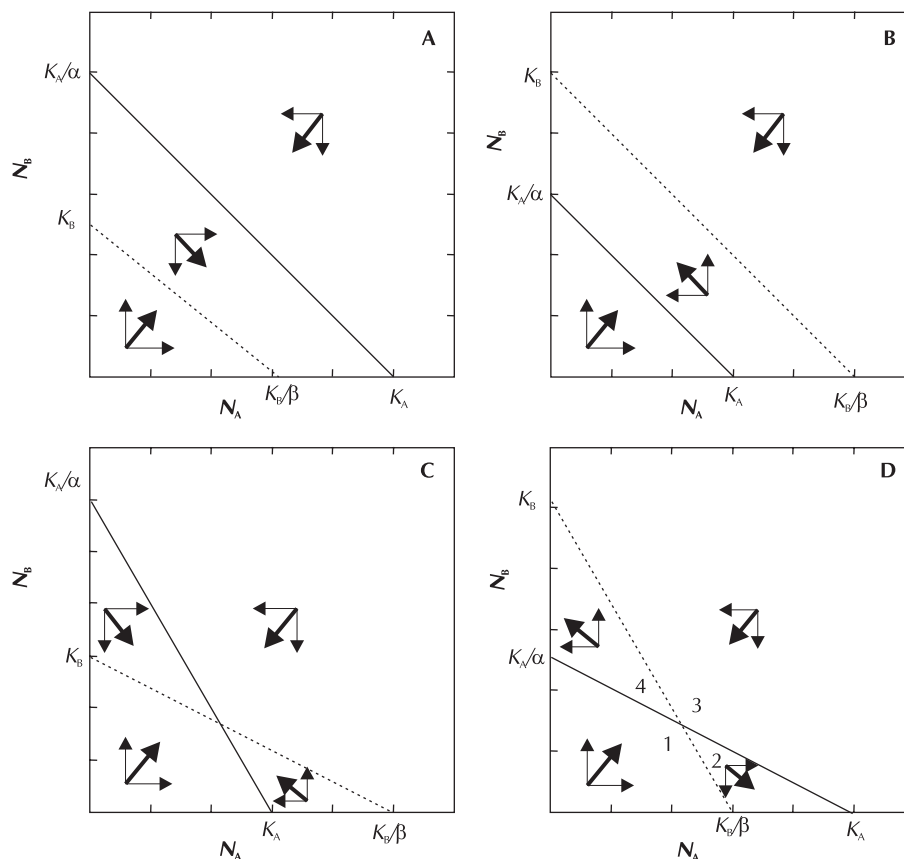


Figura 8.2. Las cuatro soluciones posibles del modelo de competencia de Lotka y Volterra.

Las isoclinas de las dos especies se cortan. En este caso el primer cuadrante queda dividido en cuatro regiones. Un análisis superficial del resultado podría llevarnos a concluir que en este caso existe un punto de equilibrio con $N_A > 0$ y $N_B > 0$ y que, por tanto, es posible la coexistencia indefinida de las especies A y B. Sin embargo un análisis más detallado nos muestra que existen dos casos diferenciados, con resultados muy distintos.

- **Caso 3.** Si las isoclinas se cortan y ($K_A/\alpha > K_B$), los vectores resultantes que indican la trayectoria del crecimiento de ambas poblaciones apuntan a la intersección de las dos rectas (Figura 8.2C). Esta intersección representa, pues, un punto de equilibrio estable, ya que ante cualquier pequeña perturbación el tamaño de ambas poblaciones tendería de nuevo al punto de equilibrio. Hablamos en este caso de **coexistencia estable** de las dos especies, independientemente de la situación de partida.
- **Caso 4.** Cuando las isoclinas se cortan pero ($K_A/\alpha < K_B$), la situación cambia radicalmente (Figura 8.2D). Si nos encontramos en la región 1, las poblaciones de ambas especies aumentan y se tiende al punto de intersección de las dos isoclinas. De forma parecida, si nos encontramos en la región 3, las dos poblaciones disminuyen de tamaño y se tiende, igualmente, al punto de equilibrio. Ahora bien, si nos encontramos en la región 2, la población A aumenta mientras que la B disminuye, con lo que nos dirigimos a ($K_A, 0$); es decir, a la exclusión de la especie B. Análogamente, en la región 4 la población B au-

menta mientras que la A disminuye, con el resultado de la exclusión de la especie A ($0, K_B$). El punto de equilibrio es, por tanto, **inestable**, ya que pequeñas perturbaciones podrían conducirnos a las regiones 2 o 4, con resultados radicalmente distintos. Así, en este caso el resultado final es, tarde o temprano, la exclusión competitiva de una de las dos especies, pero la identidad de la especie vencedora depende de los tamaños iniciales de las poblaciones.

En resumen, el modelo de competencia de Lotka y Volterra predice la exclusión competitiva de una de las dos especies (casos 1, 2 y 4) o la coexistencia estable (caso 3), dependiendo de los valores de los parámetros K_A, K_B, α y β . En los tres primeros casos el resultado final es independiente de la situación de partida, mientras que en el caso 4 sí que importan las condiciones iniciales.

Problema 8.1. En un cierto lugar se ha observado que dos especies coexisten desde hace bastante tiempo y que sus densidades se mantienen estables alrededor de $N_A = 65 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y $N_B = 175 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$. En otros dos lugares distintos se ha encontrado una especie pero no la otra, con densidades máximas de $100 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ en el caso de la especie A en un lugar y de $200 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ en el caso de B en el otro lugar. (a) Calcular los coeficientes de competencia α y β del modelo de Lotka-Volterra y describir gráficamente la dinámica conjunta de las dos poblaciones. (b) Si artificialmente se duplica la densidad de la especie B en el primer lugar, ¿qué dinámica esperaríamos a corto plazo de las dos especies? Y a más largo plazo, ¿cuáles serían las densidades esperadas de las dos especies?

Solución

(a) Podemos considerar que las densidades de las dos especies son sus capacidades de carga cuando crecen aisladas la una de la otra. Así, $K_A = 100 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y $K_B = 200 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$. Con las ecuaciones de las isoclinas de crecimiento cero podemos calcular los coeficientes de competencia α y β :

$$N_A^* = K_A - \alpha \cdot N_B \Rightarrow 65 = 100 - \alpha \cdot 175 \Rightarrow \alpha = 0,20$$

$$N_B^* = K_B - \beta \cdot N_A \Rightarrow 175 = 200 - \beta \cdot 65 \Rightarrow \beta = 0,385$$

El análisis gráfico muestra que estas dos especies pueden coexistir indefinidamente, ya que el punto de equilibrio (intersección de las dos isoclinas de crecimiento neto cero) es estable. Esta respuesta también se puede dar a partir de la lectura detallada del enunciado: las dos especies han coexistido a densidades estables durante un cierto tiempo, lo cual prueba que pueden coexistir sin problema alguno.

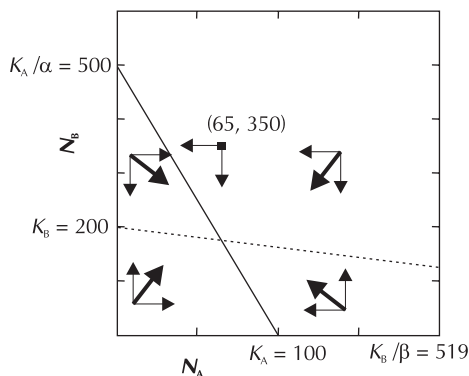


Figura 8.3. Análisis gráfico del modelo de competencia de Lotka y Volterra del problema 8.1

(b) Si se duplica la densidad de la especie B y no se modifica la de la especie A, pasaríamos a $N_A = 65 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ y $N_B = 350 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$. A corto plazo (Figura 8.3) esperaríamos una disminución de la población de ambas especies. A largo plazo esperaríamos alcanzar nuevamente el equilibrio estable.

8.2. EL MODELO DE DEPREDACIÓN DE LOTKA Y VOLTERRA

Derivación del modelo

Denominemos N_P al número de individuos de la especie depredadora y N_V al número de individuos de la especie presa. Supongamos que únicamente existen estas dos especies, de forma que la depredación es el único freno al crecimiento poblacional de las presas. Supongamos también que en ausencia de depredadores la población de presas aumenta exponencialmente

$$\frac{dN_V}{dt} = r \cdot N_V$$

donde r es la tasa instantánea de crecimiento de la población de presas. Cuando existe depredación, ésta causa unas pérdidas que se traducen en una disminución en el crecimiento de las presas. Si depredadores y presas se **mueven aleatoriamente** en su medio, la tasa de encuentro será proporcional al producto de sus abundancias

$$\frac{dN_V}{dt} = (r \cdot N_V) - (\gamma \cdot N_V \cdot N_P) \quad 8.7$$

donde γ es un factor que mide el efecto que una interacción depredador-presa tiene sobre el crecimiento de las presas (la **eficiencia de captura**, de unidades: presa·presa⁻¹·depredador⁻¹·tiempo⁻¹). El valor de γ será elevado si cada interacción se traduce, en promedio, en el consumo de un elevado número de presas (por ejemplo, una ballena alimentándose de *krill*). En cambio, si muchas interacciones acaban con la presa escapando (como ocurre en el caso de los grandes felinos) o el depredador sólo consume una pequeña parte de la presa (el caso de muchos herbívoros), el valor de γ será pequeño.

Supongamos ahora que el depredador que estamos considerando está especializado en consumir exclusivamente una única especie de presas. En ausencia de presas, por tanto, la población del depredador disminuirá. Supongamos que lo hace exponencialmente

$$\frac{dN_P}{dt} = -q \cdot N_P$$

donde q es la tasa instantánea de mortalidad de la población (de ahí el signo negativo), ya que la natalidad vale cero en una población sin recursos alimenticios. Por otra parte, la interacción con las presas permite que la población de depredadores aumente

$$\frac{dN_P}{dt} = (\delta \cdot N_V \cdot N_P) - (q \cdot N_P) \quad 8.8$$

donde δ mide el incremento que una interacción depredador-presa supone sobre el crecimiento de los depredadores (la **eficiencia de conversión**, de unidades: depredador·depredador⁻¹·presa⁻¹·tiempo⁻¹). El valor del parámetro δ depende del tipo de presa (tamaño, dificultad de captura, valor nutritivo) y de la capacidad del depredador de convertirla en crecimiento poblacional. Las ecuaciones 8.7 y 8.8 constituyen el modelo depredador-presa de Lotka y Volterra.

Soluciones en el equilibrio

Como siempre, para obtener las soluciones en el equilibrio igualaremos las ecuaciones del modelo a cero. Empecemos por la ecuación de las presas. A partir de la ecuación 8.7 derivamos

$$r \cdot N_V^* - \gamma \cdot N_V^* \cdot N_P = 0 \Rightarrow N_P = \frac{r}{\gamma} \quad 8.9$$

De forma quizás sorprendente, la solución de la ecuación de las presas se encuentra en términos del tamaño de la población de depredadores. Lo que nos está indicando esta solución es que la población de presas no aumentará ni disminuirá cuando el número de depredadores sea un valor constante, r/γ . Para mantener una población de presas constante hará falta un mayor número de depredadores si las presas crecen muy deprisa (r elevado) o si el efecto de una interacción sobre las presas es pequeño (γ bajo).

A partir de la ecuación 8.8 de los depredadores obtenemos su isoclina de crecimiento neto cero

$$\delta \cdot N_V \cdot N_P^* - q \cdot N_P^* = 0 \Rightarrow N_V = \frac{q}{\delta} \quad 8.10$$

Análogamente al caso de las presas, el número de depredadores se mantiene constante cuando el número de presas toma un valor constante (q/δ). Cuanto mayor es la mortalidad de los depredadores (q elevado), más presas hacen falta para mantener estable su población. Así mismo, también hacen falta más presas cuando la eficiencia de conversión (δ) es baja.

Dado que las ecuaciones 8.9 y 8.10 proporcionan las condiciones para un crecimiento nulo de las poblaciones, estas ecuaciones se denominan las isoclinas de crecimiento neto cero de presas y depredadores, respectivamente.

Análisis gráfico de las soluciones

Estudiaremos la relación entre el número de presas (N_V , en el eje de abscisas) y el de depredadores (N_P , en ordenadas). Sólo el primer cuadrante del plano tiene sentido biológico ya que es el único en que ambas poblaciones toman valores positivos. La isoclina de las presas es una recta horizontal que corta el eje de ordenadas en $N_P = r/\gamma$ y divide el plano en una región superior donde la población de presas disminuye (porque hay demasiados depredadores) y una región inferior donde la población de presas aumenta (porque hay pocos depredadores) (Figura 8.4A). Análogamente, la isoclina de los depredadores es una recta vertical que corta el eje de abscisas en $N_V = q/\delta$ (Figura 8.4A). A su derecha la población de depredadores aumenta (hay muchas presas), mientras que a la izquierda disminuye (ya que hay pocas presas).

Para analizar la dinámica conjunta de depredadores y presas basta con representar en el mismo gráfico ambas isoclinas de crecimiento neto cero. Si en el caso de la competencia interespecífica había cuatro posibles disposiciones de éstas que llevaban a resultados distintos, en el caso de la depredación las dos isoclinas únicamente pueden adoptar una disposición, que divide el plano en cuatro regiones (Figura 8.4A). Empecemos por la región 1. Como hay pocos depredadores la población de presas aumenta, hasta entrar en la región 2. En ella el número de presas ya es elevado y, por tanto, la población de depredadores también empieza a aumentar, lo cual nos lleva a la región 3. En esta región hay ya muchos depredadores, lo cual hace que la población de presas empiece a declinar y entremos en la región 4. Aquí, finalmente, la población de presas ya ha disminuido lo suficiente como para ocasionar una disminución de la población de depredadores, de manera que volvemos al punto de partida, la región 1.

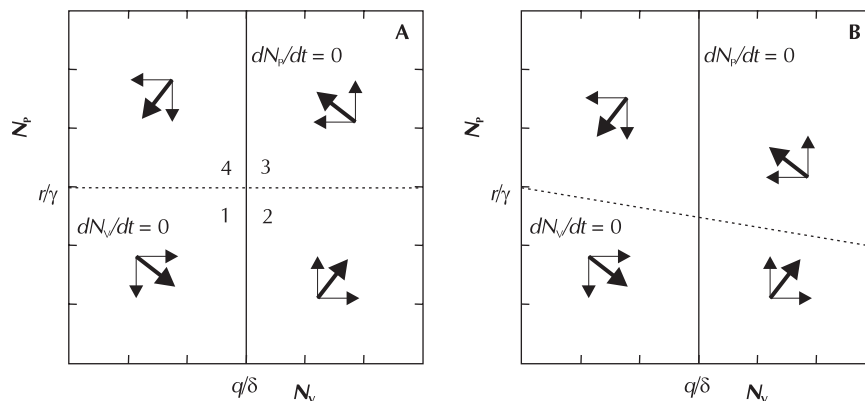


Figura 8.4. Isoclinas de crecimiento neto cero de depredadores y presas y su dinámica según el modelo clásico de Lotka y Volterra (A), e incorporando una capacidad de carga en la población de presas (B).

Un análisis más detallado de las ecuaciones del modelo muestra que, efectivamente, la variación en los tamaños de las poblaciones de depredadores y presas sigue un **comportamiento periódico**. Dadas unas condiciones iniciales (N_{V0}, N_{P0}) , N_V y N_P aumentan y disminuyen periódicamente, dibujando una trayectoria elíptica en el plano N_V - N_P , y pasando de nuevo por el punto de partida (N_{V0}, N_{P0}) una y otra vez. Del análisis de lo que ocurre en cada una de las regiones del plano (párrafo anterior) es obvio que el ciclo de los depredadores se encuentra **retardado** un cuarto de ciclo respecto del de las presas. Si, por cualquier razón ajena al sistema, los valores de N_V y N_P cambiaran y tomaran un valor externo a su trayectoria anterior, se seguirían produciendo oscilaciones pero con una amplitud distinta. Únicamente en el caso en que los valores de N_V y N_P coincidieran con el de la intersección de las dos isoclinas $(q/\delta, r/\gamma)$, las dos poblaciones permanecerían estables.

Problema 8.2. Una población de un coleóptero depredador reduce su tamaño a la mitad en 2 meses cuando se la priva de alimento. Otra población de una especie de coleóptero detritívoro, presa del anterior, duplica su tamaño en 1 mes cuando dispone de recursos suficientes y carece de enemigos. Supongamos que tenemos una población mixta de estas dos especies de coleópteros formada por 250 presas y 30 depredadores. Si su dinámica poblacional conjunta se ajusta al modelo de depredación de Lotka y Volterra con parámetros $\gamma = 0,05$ y $\delta = 0,001$, ¿cuál será la dinámica a corto plazo de las dos poblaciones?

Solución. Para poder responder a la pregunta debemos calcular los dos parámetros que nos faltan del modelo: las tasas instantáneas de crecimiento de presas y depredadores, r y q , respectivamente.

Sabemos que, según el modelo de Lotka y Volterra, la población de depredadores (N_P) decrece exponencialmente si está privada de alimento. Por tanto, a partir de los datos del enunciado podemos calcular

$$N_{Pt} = N_{P0} \cdot e^{-q \cdot t} \Rightarrow 0,5 \cdot N_{P0} = N_{P0} \cdot e^{-q \cdot 2} \Rightarrow \ln(0,5) = -q \cdot 2 \Rightarrow q = 0,347 \text{ mes}^{-1}$$

A su vez, la población de presas (N_V) crece exponencialmente si carece de enemigos, por lo que

$$N_{Vt} = N_{V0} \cdot e^{r \cdot t} \Rightarrow 2 \cdot N_{V0} = N_{V0} \cdot e^{r \cdot 1} \Rightarrow \ln(2) = r \Rightarrow r = 0,693 \text{ mes}^{-1}$$

Conocidos todos los parámetros del modelo sólo tenemos que representar conjuntamente las isoclinas de crecimiento cero de presas y de depredadores y, sobre la misma figura, el tamaño actual de las poblaciones ($N_V = 250$ ind., $N_P = 30$ ind.).

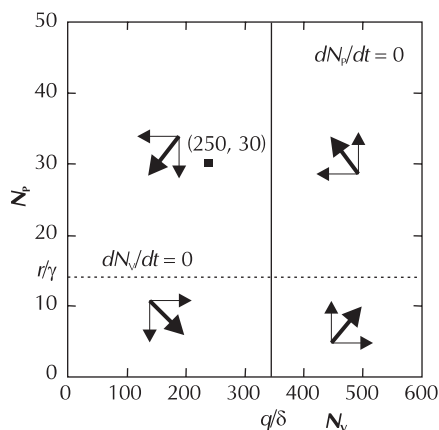


Figura 8.5. Análisis del modelo de depredación de Lotka y Volterra del problema 8.2.

Podemos observar que el punto (250, 30) se sitúa en el cuadrante en el que disminuye la población de presas (ya que se encuentra por encima de la isoclina de las presas) y también disminuye la población de depredadores (ya que se encuentra a la izquierda de la isoclina de los depredadores).

Crecimiento dependiente de la densidad en la población de presas

Es evidente que el modelo anterior corresponde a una situación muy simplificada. A modo de ejemplo estudiaremos a continuación como se modifica el comportamiento del modelo de Lotka y Volterra si introducimos la **competencia intraespecífica en la población de presas**, de manera que ésta deja de estar limitada solamente por la presencia de depredadores. Si consideramos que en ausencia de depredadores las presas crecen según una ley logística (donde K_V es la capacidad de carga de las presas) y añadimos el efecto de la depredación, obtenemos

$$\frac{dN_V}{dt} = r \cdot N_V \cdot \left(\frac{K_V - N_V}{K_V} \right) - \gamma \cdot N_V \cdot N_P \tag{8.11}$$

En el equilibrio

$$r \cdot N_V^* \cdot \left(\frac{K_V - N_V^*}{K_V} \right) - \gamma \cdot N_V^* \cdot N_P = 0 \Rightarrow N_V^* = K_V - \frac{\gamma \cdot K_V}{r} \cdot N_P \tag{8.12}$$

La ecuación anterior define la nueva isoclina de crecimiento neto cero de las presas, y corresponde a una recta de pendiente negativa en el plano N_V - N_P . Para trazarla podemos considerar que si $N_P = 0$ obtenemos $N_V = K_V$, mientras que para $N_V = 0$ tenemos que $N_P = r/\gamma$. La recta 8.12 pasa, pues, por los puntos $(K_V, 0)$ y $(0, r/\gamma)$. Si trazamos esta isoclina de las presas conjuntamente con la de los depredadores (suponiendo que su crecimiento sigue obedeciendo a la ecuación 8.8) (Figura 8.4B), observamos que el plano se divide nuevamente en cuatro regiones, las cuales determinan una trayectoria aproximadamente elíptica. Sin embargo, ahora las **oscilaciones tienden a amortiguarse**, con lo que eventualmente se alcanza el punto de equilibrio definido por la intersección de las dos isoclinas. Así pues, la consideración de una capacidad de carga en las presas estabiliza la interacción depredador-presa. El *applet* 8.1 permite estudiar en detalle la dinámica de este modelo y compararla con el modelo básico de Volterra y Lotka.

Problema 8.3. Supongamos una población de insectos cuyo crecimiento está limitado por la densidad, con una capacidad de carga $K_V = 1000$ individuos y una tasa instantánea de crecimiento $r = 1,0$ año⁻¹. Sobre esta población depreda otro insecto especialista con una tasa instantánea de crecimiento en ausencia de la presa $q = 0,5$ año⁻¹. Supongamos que la dinámica conjunta se ajusta a un modelo de Lotka y Volterra con competencia en la población de presas y con parámetros de interacción $\gamma = 0,01$ y $\delta = 0,005$. ¿Qué tamaño esperaríamos que tuvieran las poblaciones de presas y de depredadores al cabo de mucho tiempo, en el equilibrio?

Solución. El modelo depredador-presa con competencia intraespecífica en la población de presas produce oscilaciones periódicas de las poblaciones de depredadores y presas que se amortiguan con el tiempo, por lo que, a largo plazo, se tiende a un valor de equilibrio. Este valor no es más que la intersección de las isoclinas de crecimiento neto cero de los depredadores y de las presas (Figura 8.4B). El valor de N_V en el equilibrio se puede calcular fácilmente a partir de la isoclina de los depredadores (ecuación 8.10)

$$N_V = \frac{q}{\delta} = \frac{0,5}{0,005} = 100 \text{ presas}$$

Para conocer el número de depredadores en el equilibrio no hay más que sustituir este valor en la ecuación 8.12 de la isoclina de las presas

$$N_V^* = K_V - \frac{\gamma \cdot K_V}{r} \cdot N_P^* \Rightarrow 100 = 1000 - \frac{0,01 \cdot 1000}{1} \cdot N_P^* \Rightarrow N_P^* = 90 \text{ depredadores}$$

Por tanto, a largo plazo esperaríamos encontrar una población estable de 100 presas y otra de 90 depredadores. De todas formas, el tiempo requerido para la amortiguación completa de las oscilaciones es muy largo, del orden de 100 años (*applet* 8.1), de modo que es muy improbable que las condiciones se mantengan aproximadamente constantes durante todo el período y se llegue, realmente, al equilibrio.

8.3. EL MODELO DE MUTUALISMO DE DEAN

La mayoría de libros de ecología tratan los modelos básicos de competencia y depredación, mientras que es menos frecuente encontrar algún modelo de dinámica de especies mutualistas. Esto es una pena, puesto que el mutualismo se está revelando como una interacción tan importante como la competencia o la depredación en la estructuración de las comunidades ecológicas. Por supuesto, existen muchos modelos que describen la dinámica de dos poblaciones de especies mutualistas. Aquí trataremos solamente uno de ellos, concretamente el propuesto por Dean (1983).

Conceptualmente el modelo de Dean es muy sencillo. El crecimiento de cada una de las dos especies sigue una función logística

$$\frac{dN_A}{dt} = r_A \cdot N_A \cdot \left(1 - \frac{N_A}{k_A}\right) \quad 8.13$$

$$\frac{dN_B}{dt} = r_B \cdot N_B \cdot \left(1 - \frac{N_B}{k_B}\right) \quad 8.14$$

Donde r_A y r_B son las tasas instantáneas de crecimiento y k_A y k_B (nótese que la k es minúscula, y no mayúscula, como en el modelo logístico) son las **capacidades de carga efectivas** de las poblaciones A y B, respectivamente. La diferencia con el modelo logístico monoespecífico del capítulo 5 radica en que la k de cada especie es ahora función creciente del tamaño poblacional de la otra especie mutualista. Concretamente, según la formulación de Dean

$$k_A = K_A \cdot \left(1 - e^{-\frac{(a \cdot N_B + C_A)}{K_A}}\right) \quad 8.15$$

$$k_B = K_B \cdot \left(1 - e^{\frac{-(b \cdot N_A + C_B)}{K_B}} \right) \quad 8.16$$

Donde K_A y K_B (mayúsculas) son las capacidades de carga máximas de las poblaciones A y B. Las constantes C_A y C_B determinan, como veremos más adelante, el punto de corte de las isoclinas de crecimiento neto cero con los ejes. A su vez, los valores de las constantes a y b fijan la curvatura de las isoclinas de crecimiento neto cero. Valores elevados de a y b implican que son necesarios pocos individuos de la especie mutualista para alcanzar capacidades de carga efectivas relativamente altas (véase problema 8.4). La formulación de Dean también introduce la suposición, plausible, de que el incremento en la capacidad de carga que proporciona la especie mutualista tiene un límite y, por tanto, deja de ser perceptible a partir de un cierto número de individuos (Figura 8.6).

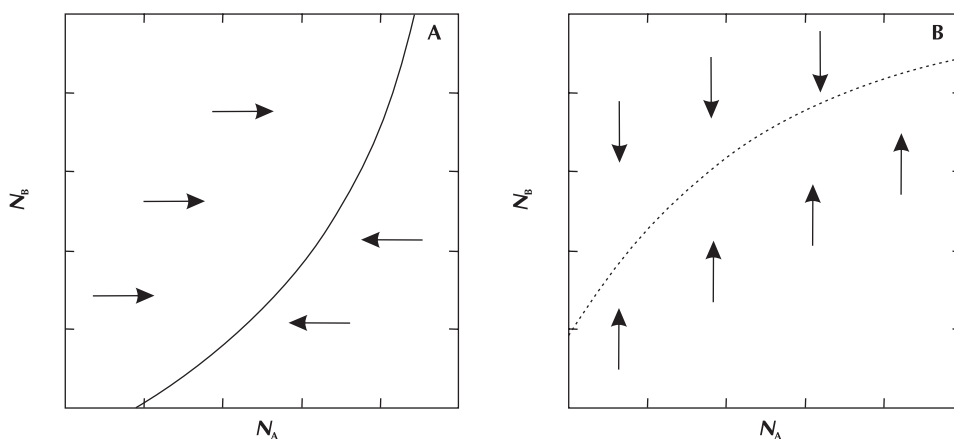


Figura 8.6. Isoclinas de crecimiento neto cero de dos especies mutualistas, A y B, según el modelo de Dean.

Es fácil dibujar las isoclinas de crecimiento neto cero de las especies A y B. Recordemos que en el modelo logístico el equilibrio se logra para un valor de $N = K$. Así, en el modelo de mutualismo de Dean, el equilibrio se alcanzará cuando $N_A = k_A$ (especie A) y $N_B = k_B$ (especie B). No obstante, ahora el equilibrio no es un punto, sino una función creciente del tamaño poblacional de la especie mutualista (ecuación 8.15 para la especie A y 8.16 para la B; Figura 8.6).

La dinámica conjunta de las dos especies mutualistas se estudia, como en el caso de la competencia y de la depredación, representando simultáneamente las isoclinas de las dos especies (Figura 8.7). Cuando los parámetros C_A y C_B son mayores que cero el mutualismo es **facultativo** ya que ambas especies pueden prosperar en ausencia de la otra (aunque con una capacidad de carga baja; Figura 8.7A). Si C_A y C_B son ambos igual a cero, entonces la intersección de la isoclina con el eje se produce en cero y el mutualismo es **obligado**, ya que ninguna de las dos poblaciones puede existir en ausencia de la otra (Figura 8.7B). Finalmente, con valores negativos de C_A y C_B el mutualismo sigue siendo obligado pero, además, existe un valor mínimo de N_A y N_B por debajo del cual las poblaciones disminuyen de tamaño y acaban extinguiéndose (punto de equilibrio inestable E' en la figura 8.7C). En los tres casos existe un punto de equilibrio estable, E, al que tienden ambas poblaciones si el número de individuos de la especie mutualista es suficientemente grande. Este equilibrio corresponde siempre a un tamaño poblacional mayor que el que tendrían las dos poblaciones si vivieran aisladas la una de la otra.

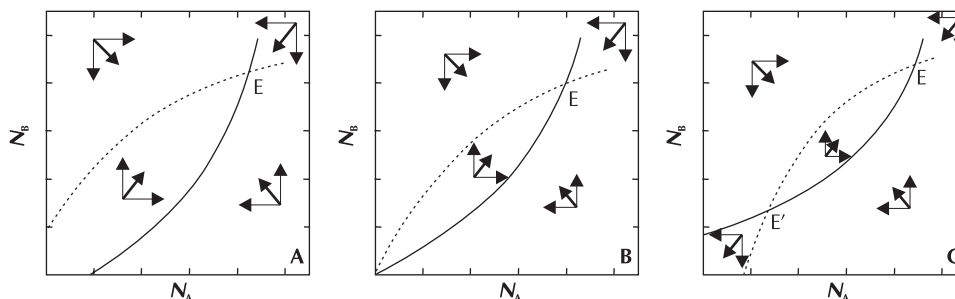


Figura 8.7. Dinámica de dos poblaciones mutualistas según el modelo de Dean. Para valores positivos de C_A y C_B se obtiene mutualismo facultativo (A); cuando $C_A = C_B = 0$ el mutualismo es obligado (B); cuando $C_A < 0$ y $C_B < 0$ el mutualismo es también obligado pero además las dos poblaciones se extinguen si las densidades de la especie mutualista no son suficientes (C).

Problema 8.4. Consideremos dos especies mutualistas cuya dinámica sigue el modelo de Dean, con $C_A = C_B = 0$. Estudiar el efecto de distintos valores del parámetro $a = 1, 2, 5$ y 10 sobre el número de individuos de la especie B que son necesarios para que la especie A alcance una capacidad de carga efectiva, k_A , igual a la mitad de la capacidad de carga máxima $K_A = 1000$ individuos.

Solución. La capacidad de carga efectiva la da la ecuación 8.15. Con $C_A = 0$, la mitad de K_A se obtiene para:

$$k_A = \frac{K_A}{2} = K_A \cdot \left(1 - e^{-\frac{a \cdot N_B}{K_A}} \right) \Leftrightarrow 0,5 = 1 - e^{-\frac{a \cdot N_B}{K_A}} \Leftrightarrow 0,5 = e^{-\frac{a \cdot N_B}{K_A}} \Leftrightarrow N_B = \frac{0,693 \cdot K_A}{a}$$

Por lo tanto,

- para $a = 1$, $N_B = 693$ ind.
- para $a = 2$, $N_B = 347$ ind.
- para $a = 5$, $N_B = 139$ ind.
- para $a = 10$, $N_B = 69$ ind.

Se observa pues que el parámetro a regula el número de individuos de la especie mutualista B necesarios para alcanzar un cierto valor de la capacidad de carga efectiva de la especie A. Así, por ejemplo, cuando $a = 1$ son necesarios 693 individuos de la especie B para alcanzar una capacidad de carga efectiva de 500 individuos (la mitad de K_A), mientras que bastan 69 individuos de la especie B para alcanzar el mismo valor cuando $a = 10$.

8.4. SÍNTESIS

En este capítulo hemos considerado por primera vez de manera explícita la interacción entre poblaciones de dos especies. En concreto, hemos visto modelos que simulan el efecto de la depredación, la competencia y el mutualismo. Como viene siendo habitual hemos construido estos modelos a partir de otros más simples que ya habíamos tratado anteriormente: el modelo exponencial en el caso de la depredación y el logístico en los casos de la competencia y el mutualismo. Por tanto, los modelos que hemos visto en este capítulo comparten las suposiciones y las limitaciones de esos otros modelos. En particular, seguimos asumiendo que los parámetros poblacionales relevantes son constantes tanto en el espacio como en el tiempo. Así, hemos considerado que depredadores y presas se encuentran al azar, y por tanto, no existen refugios o estrategias activas de persecución o escape. Igualmente, hemos supuesto que no se producen cambios significativos ni en las condiciones ambientales ni en la manera como las especies interaccionan. En realidad, la depredación (y lo mismo podría argumentarse en el caso de la competencia y del mutualismo) produce una presión de selección: las presas que

se escondan o defiendan mejor o que sean menos palatables sobrevivirán con una probabilidad mayor; asimismo, los depredadores más eficientes dejarán más descendientes. Como consecuencia, la interacción se verá modificada generación tras generación, y los parámetros de los modelos deberían variar acorde con ello. Margalef ha designado gráficamente este proceso como Tom y Jerry, en alusión a los ilustres gato y ratón de dibujos animados que episodio tras episodio traman nuevas e ingeniosas formas de cazar y de no ser cazados.

Además de las limitaciones generales de este tipo de modelos, cada uno de ellos tiene limitaciones propias, derivadas de las hipótesis específicas empleadas en su derivación. Hemos considerado, por ejemplo, que en el caso de la competencia interespecífica el efecto negativo de una especie sobre el crecimiento de la otra es lineal, lo que se traduce en unas isoclinas rectas. En el caso del modelo de depredación de Lotka y Volterra hemos supuesto algo tan poco razonable como que el consumo es función solamente del número de presas, lo cual implica que el depredador puede llegar a consumir un número infinito de ellas. En todos los casos la relajación de estas suposiciones da lugar a modelos más complejos. Sin embargo, pese a la simplicidad de los modelos que hemos visto, su derivación en las primeras décadas del siglo XX tuvo una importancia inmensa, ya que permitió a los ecólogos darse cuenta por primera vez de que la interacción con otras especies daba lugar a dinámicas cualitativamente distintas a las que predicaban los modelos demográficos monoespecíficos y, al mismo tiempo, proporcionó un marco teórico en el que situar las observaciones empíricas. Probablemente ningún modelo ha tenido tanto impacto en el desarrollo de la ecología como ciencia como los modelos de competencia y depredación de Lotka y Volterra.

Este capítulo marca el final de un tipo de enfoque reduccionista en que se modela la realidad partiendo de la descripción detallada de los elementos individuales. Entre los capítulos 4 y 8 hemos abordado el estudio de la ecología de poblaciones partiendo del modelo exponencial como base, para luego ir introduciendo, paso a paso, mayores niveles de realismo (Figura 8.8). En general, cada vez que introducíamos un nuevo concepto prescindíamos del anterior. Así, por ejemplo, al introducir la competencia intraespecífica en el modelo exponencial y obtener el modelo logístico no hemos considerado aspectos como la estocasticidad. ¿Por qué procedemos de esta forma, si está claro que la estocasticidad afecta a cualquier población? La principal razón estriba en que éste es un libro que quiere ser útil para aprender ecología. Si vamos añadiendo, una sobre otra, más y más complejidades, acabaremos con modelos intratables. Además, estos modelos que recogen muchos conceptos y procesos a la vez sólo tienen la apariencia de ser mejores; ciertamente son más complejos, pero el mayor número de parámetros y las múltiples interacciones entre ellos hacen que sean muy difíciles de entender y de utilizar. Como ya hemos mencionado en el capítulo 1, la sabiduría del proceso de modelización consiste en saber tanto qué incluir en el modelo como qué dejar fuera de él. En otras palabras, en distinguir los procesos que son relevantes para el problema que nos ocupa de los que no lo son. Y esto es lo que distingue a los científicos geniales: Malthus lo hizo con el crecimiento exponencial, Lotka y Volterra en la depredación y Levins en la dinámica de metapoblaciones, por citar tres ejemplos. Sus modelos son extremadamente simples, pero a la vez capturan la esencia de la dinámica de las poblaciones; no explican el mundo real en su conjunto pero nos permiten entenderlo un poco mejor.

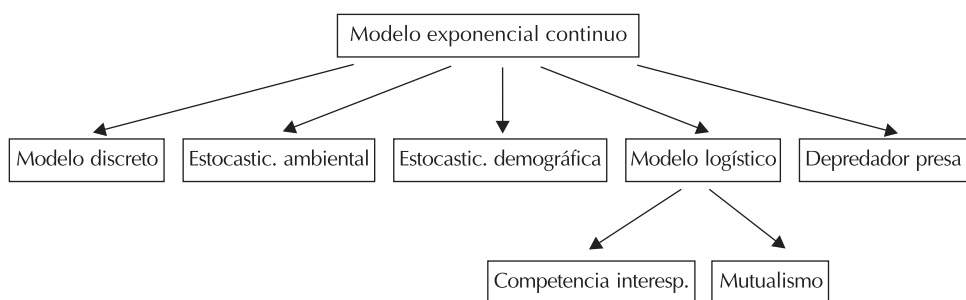


Figura 8.8. Esquema de las relaciones de los distintos modelos de dinámica de poblaciones tratados en este libro.

8.5. APLET DE LOS MODELOS

Applet 8.1. Modelos de interacciones entre pares de especies

Este *applet* simula los cuatro modelos que hemos visto en este capítulo: (1) el modelo depredador-presa de Lotka y Volterra; (2) el modelo anterior con la consideración adicional de competencia intraespecífica en las presas; (3) el modelo de competencia interespecífica de Lotka y Volterra; y (4) el modelo de mutualismo de Dean. La notación empleada en el *applet* es la misma que la del libro.

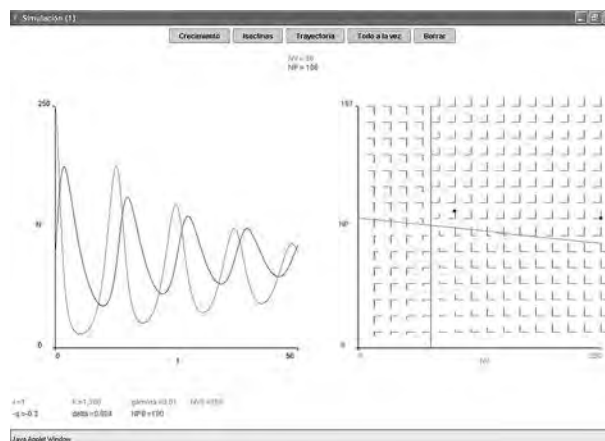


Figura 8.9. Ejemplo de simulación con el *applet* 8.1 del modelo depredador-presa con competencia intraespecífica en las presas. Los parámetros y condiciones iniciales se especifican en la parte inferior izquierda de la imagen.

La Figura 8.9 muestra un ejemplo de simulación del modelo depredador-presa con competencia intraespecífica de las presas: en el gráfico de la izquierda pueden observarse unos ciclos atenuados, mientras que en la figura de la derecha se muestran las isoclinas de crecimiento neto cero de las presas y de los depredadores. También se muestra con pequeños vectores el sentido y la magnitud de la variación del tamaño de las poblaciones de depredadores y presas. Finalmente, se muestra la trayectoria de las poblaciones de depredadores y presas en el plano N_V - N_P y dos puntos negros que corresponden a las poblaciones iniciales y finales. En este caso los ciclos atenuados del gráfico de la izquierda adquieren un aspecto de espiral en el plano N_P - N_V . Las salidas que se proporcionan son similares para el caso de los otros modelos considerados.

8.6. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 8.5. Tenemos dos poblaciones de especies competidoras cuya dinámica conjunta se ajusta al modelo de Lotka y Volterra. Durante un cierto tiempo se ha observado que la población de la especie A era de alrededor de 100 individuos y que la de su competidor, la especie B, era de alrededor de 500 individuos. El coeficiente de competencia era el mismo para las dos especies $\alpha = \beta = 0,5$. ¿Qué tamaños poblacionales podrían alcanzar estas dos especies aisladamente, en ausencia de su competidor?

Solución. El problema nos pregunta por la capacidad de carga, K , de las especies A y B. Por el enunciado podemos deducir que las dos especies se encuentran en equilibrio, con poblaciones $N_A = 100$ ind. y $N_B = 500$ ind. Puesto que conocemos los valores de los parámetros de interacción α y β , podemos calcular K_A y K_B a partir de las ecuaciones de las isoclinas de crecimiento neto cero. Para la especie A (ecuación 8.5):

$$N_A^* = K_A - \alpha \cdot N_B \Rightarrow 100 = K_A - 0,5 \cdot 500 = K_A = 350 \text{ ind.}$$

Y para la segunda especie (ecuación 8.6):

$$N_B^* = K_B - \beta \cdot N_A \Rightarrow 500 = K_B - 0,5 \cdot 100 = K_B = 550 \text{ ind.}$$

Obsérvese que en ausencia de competidores las poblaciones aisladas de cada una de las dos especies alcanzarían un número mayor de individuos que cuando crecen conjuntamente. El efecto negativo y mutuo de una especie sobre la otra es una característica de la competencia. Obsérvese también que la suma $N_A + N_B$ es mayor que cualquiera de las dos capacidades de carga. Este hecho se da siempre que la competencia interespecífica de lugar a la coexistencia de las especies competidoras, y se interpreta como un mejor aprovechamiento de los recursos por dos especies con nichos ligeramente diferenciados ($\alpha < 1$ y $\beta < 1$) que por cada una de ellas por separado.

Problema 8.6. ¿Qué condiciones deben reunir los parámetros del modelo de competencia interespecífica de Lotka y Volterra para que dos especies coexistan?

Solución. Dos especies coexistirán si, bajo cualquier circunstancia, ambas son capaces de persistir. Esto se puede formalizar de la siguiente manera: la especie A persistirá siempre que en las condiciones más adversas posibles sea capaz de hacerlo. ¿Cuáles serían estas "peores circunstancias"? parece claro que nada sería tan adverso para la especie A como que N_A fuera "casi" 0 y N_B fuera "casi" K_B . Si el crecimiento per cápita de la población A es positivo en este caso, lo será lógicamente en cualquier otra circunstancia menos adversa. La condición que se ha de satisfacer es, pues

$$\frac{1}{N_A} \cdot \frac{dN_A}{dt} = r_A \cdot \left(\frac{K_A - 0 - \alpha \cdot K_B}{K_A} \right) > 0$$

Como r_A es positivo, ya que representa la tasa de crecimiento máxima en ausencia de competencia, la expresión anterior se reduce a

$$K_A - \alpha \cdot K_B > 0 \Leftrightarrow \frac{K_A}{K_B} > \alpha$$

Siempre que la anterior desigualdad se cumpla, la especie A persistirá, cualesquiera que sean los tamaños poblacionales iniciales de las especies A y B.

Se puede utilizar un razonamiento análogo para la población de la especie B, y se obtiene

$$K_B - \beta \cdot K_A > 0 \Leftrightarrow \frac{K_B}{K_A} > \beta \Leftrightarrow \frac{K_A}{K_B} < \frac{1}{\beta}$$

La especie B persistirá siempre que se cumpla la desigualdad anterior, cualesquiera que sean los tamaños poblacionales de A y B.

Las dos especies coexistirán siempre que persista tanto la población A como la población B. Si combinamos las desigualdades de cada una de las especies en una única desigualdad conjunta obtenemos

$$\frac{1}{\beta} > \frac{K_A}{K_B} > \alpha$$

Ésta es la condición necesaria y suficiente para que dos especies en competencia coexistan. Existe otra condición que también es necesaria aunque no suficiente para la coexistencia. De la desigualdad anterior se deduce

$$\frac{1}{\beta} > \alpha \Leftrightarrow 1 > \alpha \cdot \beta$$

Es decir, el producto de los coeficientes de competencia debe ser inferior a la unidad, lo que significa que la competencia interespecífica (coeficientes α y β) ha de ser menos intensa que la intraespecífica (recordemos que en el modelo de Lotka y Volterra el "coeficiente de competencia intraespecífica" es, implícitamente, igual a la unidad). Esta desigualdad tiene mucho sentido biológico, ya que indica que la coexistencia sólo es posible cuando las especies competidoras no son exactamente equivalentes las unas a las otras, lo que en términos del modelo significa que los parámetros α y β son menores que la unidad. Si fueran cercanos a la unidad un individuo de la especie A sería indistinguible, en términos de competencia, de un individuo de la especie B. Ésta es una de las posibles formulaciones del **principio de exclusión competitiva de Gause**.

Problema 8.7. Sean dos especies competidoras cuya dinámica se ajusta al modelo de Lotka y Volterra con parámetros $K_A = 400$ ind., $K_B = 350$ ind., $\alpha = 1,0$ y $\beta = 1,0$. (a) ¿Cuál es el resultado de la competencia a largo plazo? (b) ¿Qué cambios se podrían producir en la especie excluida (en términos de los parámetros del modelo) que le permitieran persistir a largo plazo?

Solución

(a) Para responder a la primera pregunta basta con representar las isoclinas de crecimiento neto cero de las dos especies y analizar su situación relativa. Se observa que, en el primer cuadrante, la isoclina de la especie A se sitúa en todo momento por encima de la isoclina de la especie B, por lo que el resultado de la competencia es la exclusión de la especie B por la especie A.

(b) En las condiciones planteadas en el problema existe una fuerte presión de selección para que la especie B cambie alguna de sus características para poder sobrevivir en competencia con la especie A. Los cambios que pueden verse favorecidos por la selección natural en la especie B son, básicamente, de dos tipos:

(1) Aumento de la eficiencia en la utilización de los recursos. En el modelo de Lotka y Volterra esto se traduce en un aumento de K_B . Por ejemplo, si K_B pasara de 350 a 450 ind. el resultado de la competencia sería que la especie B excluiría a la especie A.

(2) Divergencia de nicho con respecto a la especie A. En el modelo de Lotka y Volterra esto se traduce en una disminución del coeficiente β . Así, por ejemplo, si β pasa de valer 1,0 a 0,7 aparece un punto de equilibrio estable en $N_A = 167$ ind. y $N_B = 233$ ind. que permite la coexistencia de las dos especies. Este ejemplo ilustra el principio de exclusión competitiva de Gause.

Podríamos pensar que una tercera estrategia de la especie B consistiría en ser un competidor más duro con la especie A. En términos del modelo esto se traduce en un aumento de α . Pongamos, por ejemplo, que α pasa de 1,0 a 1,4. Esto lleva a una situación de equilibrio inestable, en la que el resultado de la competencia depende de la situación inicial. Por ejemplo, si se utiliza el *applet* 8.1 para simular un modelo con $r_A = r_B = 1,0$ año⁻¹, cuando la población inicial vale $N_A = N_B = 10$ ind. la población B sale beneficiada a largo plazo, mientras que si $N_A = 20$ y $N_B = 10$ ind. ocurre lo contrario.

Problema 8.8. ☉ Considérense las poblaciones de especies competidoras del problema anterior, con los parámetros iniciales. Supongamos que $r_A = 0,5$ año⁻¹ y $r_B = 0,5$ año⁻¹ y que las poblaciones iniciales son muy bajas como resultado de una perturbación: $N_A = N_B = 10$ individuos. (a) ¿Qué estrategia permitiría la dominancia de la especie B a corto plazo? (b) ¿por qué, en contra de lo que sugiere el modelo de Lotka y Volterra, las comunidades ecológicas no están normalmente dominadas por una o unas pocas especies?

Solución

(a) Ejecutar el *applet* 8.1 y seleccionar el modelo de competencia. Al realizar la simulación se observa que al principio ambas poblaciones aumentan de tamaño, pero a partir de los 5 años la especie A es más abundante que la B y a partir de los 10 años el tamaño poblacional de la especie B empieza a disminuir. Supongamos ahora que la especie B aumenta, por selección natural, su tasa instantánea de crecimiento r_B , que pasa a tomar un valor de 1,0 año⁻¹. Esta mayor tasa de crecimiento de la especie B le permite ahora mantener una población superior a la de la especie A durante aproximadamente 25 años. A largo plazo, claro está, el resultado es la exclusión de la especie B por competencia.

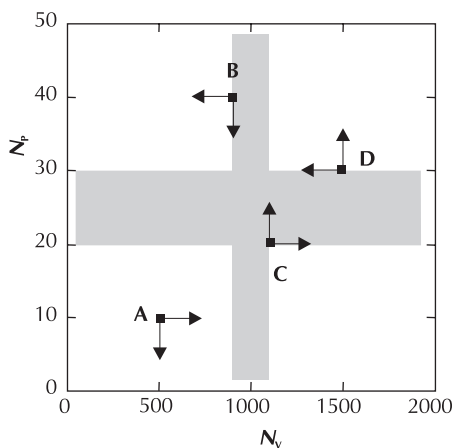
(b) Las perturbaciones son un fenómeno frecuente en muchos ecosistemas (pensar, por ejemplo, en el efecto del fuego en los ecosistemas forestales). Estas perturbaciones reducen los tamaños poblacionales de las especies presentes en la comunidad y, críticamente, evitan que se llegue a una situación de equilibrio. En estas condiciones, especies como la B pueden sobrevivir indefinidamente e incluso dominar la comunidad a pesar de ser peores competidoras que otras. Este hecho (entre otros) permite que muchas especies distintas coexistan en una misma comunidad pese a que en un hipotético equilibrio ésta debería estar dominada por un reducido número de especies. La distinción entre especies que crecen rápido y son buenas colonizadoras

(especies de la r ya que, como nuestra especie B, tienen una r elevada) y las que son buenas competidoras pero crecen más lentamente (especies de la K , como la especie A) es clásica en ecología.

Problema 8.9. En un trabajo clásico, Huffaker (1958) estudió en el laboratorio la dinámica del sistema formado por el ácaro depredador *Typhlodromus occidentalis* y su presa, el ácaro *Eotetranychus sexmaculatus*, que vive y se alimenta, a su vez, de naranjas. A continuación se dan los tamaños poblacionales de depredadores y de presas en distintos momentos y sus tasas de crecimiento poblacional en aquel preciso instante. Supondremos que la dinámica de este sistema depredador-presa se ajusta al modelo elemental de Lotka y Volterra. ¿Entre qué límites se encuentran las isoclinas de crecimiento neto cero de depredadores y presas?

Punto	N_V	N_P	dN_V/dt	dN_P/dt
A	500	10	> 0	< 0
C	1100	20	> 0	> 0
D	1500	30	< 0	> 0
B	900	40	< 0	< 0

Solución. Para responder la pregunta seguiremos los siguientes pasos: (1) Representar en el plano N_P - N_V los cuatro puntos de que disponemos. (2) Colocar en cada punto las flechas indicando si las poblaciones aumentan o disminuyen (flechas horizontales para las presas y verticales para los depredadores).



(3) Sabemos que en el modelo de Lotka y Volterra la isoclina de crecimiento neto cero de las presas es una línea horizontal. Por encima de ella, la población de presas disminuye, mientras que por debajo aumenta. En nuestro caso vemos que en los puntos B y D la población de presas disminuye de tamaño, lo que indica que se encuentran por encima de la isoclina de las presas. En los puntos A y C la población de presas aumenta, lo que indica que se encuentran debajo de la isoclina de las presas. Por lo tanto, la isoclina de crecimiento neto cero de las presas debe encontrarse entre los puntos C y D, es decir entre 20 y 30 depredadores. (4) Un razonamiento análogo al anterior nos hace suponer que la isoclina de crecimiento neto cero de los depredadores debe encontrarse entre los puntos B y C, es decir, entre 900 y 1100 presas.

Problema 8.10. Consideremos una presa y su depredador especialista que siguen el modelo de Lotka y Volterra con parámetros $r = 0,5 \text{ mes}^{-1}$, $q = -0,25 \text{ mes}^{-1}$, $\gamma = 0,01$ y $\delta = 0,003$. Si la población inicial es de 200 presas y de 100 depredadores, (a) ¿cuáles serán los tamaños poblacionales al cabo de 1 mes? (b) ¿cuánto tiempo debe durar para que las poblaciones de depredadores y presas vuelvan a sus tamaños iniciales?

Solución

(a) Ejecutar el *applet* 8.1 y seleccionar el modelo de Lotka y Volterra de depredador-presa. Entrar los parámetros indicados. Seleccionar un tiempo $t = 1$ (en meses, en este caso). Pulsar el botón "Simula" y en la nueva ventana que se habrá abierto pulsar el botón "Crecimiento" o el botón "Todo a la vez". Se obtiene entonces el resultado gráfico y también el valor numérico de $N_V = 106$ presas y de $N_P = 122$ depredadores al cabo de un mes.

(b) Sin cambiar los parámetros del modelo seleccionar un intervalo de tiempo más largo, de 50 o 100 meses por ejemplo. Ejecutar la simulación y observar que los ciclos se repiten, aproximadamente, cada 20 meses. Utilizar este valor de 20 meses como intervalo de tiempo para una nueva simulación y observar el resultado. Ir repitiendo este proceso hasta que el número final de presas sea exactamente de 200 individuos y el de depredadores de 100 individuos. Esto ocurre al cabo de 20,38 meses, intervalo que corresponde al periodo de la oscilación. Evidentemente, este mismo valor de presas y de depredadores se repetirá para cualquier múltiplo de 20,38 (40,76, 61,14, ...).

Problema 8.11. Consideremos dos especies mutualistas, A y B, cuya dinámica conjunta se rige por el modelo de Dean. Cuando A se encuentra en un lugar en el que B no está presente, alcanza una población de 80 ind. \cdot m $^{-2}$, mientras que si B es muy abundante, A alcanza los 400 ind. \cdot m $^{-2}$. Por otra parte, cuando B crece en un lugar donde no se encuentra A, su población únicamente alcanza los 5 ind. \cdot m $^{-2}$, pero si A es muy abundante llega a los 500 ind. \cdot m $^{-2}$. Si suponemos que los parámetros a y b del modelo valen ambos 2, ¿qué cantidad de individuos esperaríamos encontrar a largo plazo, en el equilibrio?

Solución. A partir del enunciado podemos suponer que $K_A = 400$ ind. \cdot m $^{-2}$ y que $K_B = 500$ ind. \cdot m $^{-2}$, ya que son los valores que toman k_A y k_B cuando la especie mutualista es muy abundante. Ya conocemos los parámetros a y b del modelo, por lo que únicamente nos hace falta conocer los valores de C_A y C_B , los cuales podemos calcular a partir de la densidad poblacional de cada una de las especies en ausencia de su mutualista:

$$k_A = K_A \cdot \left(1 - e^{-\frac{(a \cdot N_B + C_A)}{K_A}} \right) \Rightarrow 80 = 400 \cdot \left(1 - e^{-\frac{C_A}{400}} \right) \Rightarrow C_A = 89,3$$

$$k_B = K_B \cdot \left(1 - e^{-\frac{(b \cdot N_A + C_B)}{K_B}} \right) \Rightarrow 5 = 500 \cdot \left(1 - e^{-\frac{C_B}{500}} \right) \Rightarrow C_B = 5,0$$

En el equilibrio el tamaño de las poblaciones vale $N_A^* = k_A$ y $N_B^* = k_B$. El resultado se puede obtener sustituyendo la ecuación 15 en la 16 y resolviendo por k_B y, una vez obtenido su valor, sustituyéndolo nuevamente en la ecuación 8.15. De todas formas, este proceso es muy tedioso de hacer a mano. Alternativamente, podemos utilizar el *applet* 8.1. Como éste acepta únicamente valores enteros para los parámetros supondremos que $C_A = 90$ y que $C_B = 6$. Con ello se obtiene un valor en el equilibrio de $N_A^* = 352$ ind. y de $N_B^* = 379$ ind. Nótese que, al tratarse de un mutualismo facultativo, este valor de equilibrio se alcanza cualesquiera que sean las poblaciones iniciales de A y de B.

Problema 8.12. En un interesante trabajo Christian (2001) estudió la comunidad de hormigas y la regeneración post-incendio de las plantas dominantes (todas ellas proteáceas) en una comunidad de *fybos* sudafricano, comparando zonas invadidas por la hormiga argentina (*Linepithema humile*) con zonas no invadidas. En la tabla siguiente se presenta un resumen de sus resultados. ¿Cómo se interpretarían?

	Sin <i>Linepithema</i>	Con <i>Linepithema</i>
<i>Anoplolepis custodiens</i> ¹	80 ± 1	0
<i>Pheidole capensis</i> ¹	31 ± 4	14 ± 4
<i>Meranoplus peringuey</i> ¹	17 ± 4	8 ± 3
<i>Tetramorium quadrispinosum</i> ¹	5 ± 2	7 ± 2
Proteáceas de semilla pequeña ² (8 especies)	1,4 ± 0,2	1,7 ± 0,2
Proteáceas de semilla grande ² (15 especies)	2,0 ± 0,1	0,1 ± 0,1

- ¹ Abundancia de la correspondiente especie de hormiga, en número de individuos capturados por trampa. Los valores corresponden a la media \pm el error estándar.
- ² Densidad de plantones después del fuego; las unidades son número de plantones por m² y por planta adulta presente antes del fuego. Las especies se han agrupado según el tamaño de sus semillas. Los valores corresponden a la media \pm el error estándar.

Solución. Si nos fijamos, en primer lugar, en la comunidad de hormigas, vemos que tres de las cuatro especies disminuyen notablemente su abundancia en presencia de la hormiga argentina. En particular, *Anoplolepis custodiens*, la especie dominante en las comunidades no invadidas, desaparece cuando la hormiga argentina está presente. Nos encontramos, pues, ante un ejemplo extremo de competencia, típico de situaciones en las que una especie alóctona invade una comunidad. Por lo que respecta a la regeneración de la comunidad vegetal, se observa claramente que las proteáceas que producen semillas de gran tamaño prácticamente no se regeneran, lo cual sugiere que a largo plazo estas especies se verán sustituidas por proteáceas de semilla pequeña o por otras especies, provocando un cambio radical en la vegetación de la zona. ¿Cómo ligar los distintos resultados? Es bien sabido que muchas hormigas actúan como dispersoras de semillas, estableciendo relaciones mutualistas con las especies de plantas que las producen. Si suponemos que el estudio de Christian está bien diseñado y la única diferencia relevante entre las comunidades invadidas y las no invadidas es la presencia de la hormiga argentina, la manera más sencilla de interpretar los resultados es considerar que alguna o todas las hormigas (cuya abundancia disminuye en presencia de *Linepithema*, especialmente *Anoplolepis*) eran los únicos organismos capaces de dispersar las semillas grandes de proteácea. Consecuentemente, al desaparecer o menguar notablemente el tamaño de las poblaciones de dispersantes, las proteáceas de semilla grande no son capaces de dispersarse y regenerar después de un incendio. Efectivamente, los resultados de un estudio paralelo (Christian 2001) corroboran esta interpretación. Este estudio es un excelente ejemplo de interacciones complejas (indirectas) entre distintas especies y de como un cambio aparentemente pequeño (en este caso la introducción de una única especie) puede tener consecuencias catastróficas para toda una comunidad. La introducción de especies exóticas por parte del hombre es uno de los componentes más importantes del denominado cambio global.

Problema 8.13. En la Estación Biológica de Doñana, Carlos M. Herrera estudió experimentalmente el efecto simultáneo de herbívoros y polinizadores en la producción de semillas de la hierba perenne *Paeonia broteroi* (Herrera 2000). Las plantas se asignaron a cuatro tratamientos: (1) control, en el que tanto herbívoros como polinizadores estaban presentes; (2) flores expuestas a los polinizadores pero frutos protegidos de los herbívoros; (3) polinizadores excluidos pero frutos expuestos; y (4) tanto flores como frutos protegidos (es decir, tanto herbívoros como polinizadores excluidos). Sus resultados mostraron que, en promedio, los efectos de polinizadores y herbívoros eran de signo contrario y magnitud similar. Sin embargo, si se comparaban los cuatro tratamientos por separado se obtenían los resultados que se detallan en la tabla siguiente. (a) Interpretar estos resultados. (b) ¿Qué consecuencias evolutivas podría tener un comportamiento de este tipo?

Tratamiento	Núm. semillas por planta
Control (herbívoros + polinizadores)	2 \pm 1
Sólo herbívoros excluidos	18 \pm 5
Sólo polinizadores excluidos	4 \pm 4
Herbívoros y polinizadores excluidos	2 \pm 1

Solución

(a) Los resultados muestran claramente que existe una interacción entre los efectos de los polinizadores y de los herbívoros. En particular, la presencia de polinizadores (mutualistas) parece revertir en un incremento en la producción de semillas solamente en las plantas en que los herbívoros (depredadores) han sido excluidos. El modo más razonable de explicar este fenómeno es considerar que los herbívoros produjeron un impacto desproporcionadamente mayor en las plantas en que los polinizadores no habían sido excluidos (el motivo en este caso era que los mamíferos consumían sólo los frutos mayores, los cuales se originaron únicamente a partir de flores expuestas a los polinizadores).

(b) Los resultados tienen importantes implicaciones evolutivas, ya que el hecho que el efecto de los polinizadores en la *fitness* de *Paeonia broteroi* dependa de la presencia de ciertos herbívoros hace que se cree una presión de selección sobre la planta que depende de la comunidad de herbívoros circundante. En estas circunstancias, variaciones regionales en la comunidad de herbívoros deberían de generar variaciones locales en el grado de adaptación de la planta a sus polinizadores y, por tanto, en las características de dichas plantas.

8.7. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 8.14. El **amensalismo** es un caso extremo de competencia interespecífica asimétrica, en el que la población de la especie B tiene un efecto negativo sobre el crecimiento de la población de la especie A, mientras que la población de la especie A no ejerce ningún efecto, ni positivo ni negativo, sobre el crecimiento de la población de la especie B. Este tipo de interacción se puede modelar de forma sencilla con las ecuaciones de Lotka y Volterra de competencia interespecífica. (a) Plantear estas ecuaciones, solucionarlas para la situación de equilibrio y mostrar gráficamente cuáles son los posibles resultados del amensalismo en el equilibrio. (b) ¿Qué resultado se esperaría a corto plazo y en el equilibrio para poblaciones de dos especies con parámetros $K_A = 100$ ind., $K_B = 250$ ind., $\alpha = 0,5$, y una situación inicial de 50 individuos de cada especie?

Problema 8.15. Supongamos dos especies en competencia que siguen un modelo de Lotka y Volterra de parámetros $\alpha = 1,0$, $\beta = 0,5$, y $K_B = 100$ individuos. (a) ¿Cuál es la mínima capacidad de carga de la especie A necesaria para que las dos especies puedan coexistir? (b) ¿Cuál es la mínima capacidad de carga de la especie A necesaria para que ésta excluya a la especie B?

Problema 8.16. Supongamos dos especies en competencia que siguen un modelo de Lotka y Volterra de parámetros $\alpha = \beta = 0,5$ y $K_A = 100$ individuos. ¿Cuál es la mínima capacidad de carga de la especie B para que ésta excluya competitivamente a la especie A?

Problema 8.17. El ecólogo ruso G. F. Gause llevó a cabo en la década de 1930 algunos de los primeros trabajos experimentales sobre los efectos de la competencia en la demografía de las especies (Gause 1934). En sus primeros estudios comparó la dinámica poblacional de dos especies de levaduras creciendo por separado con su dinámica en cultivos mixtos. Sus resultados mostraron que la población en el equilibrio de una de las especies (del género *Saccharomyces*), medida en unidades arbitrarias de volumen ocupado por las células, pasaba de 9,8 a 5,6; mientras que para la otra especie (*Schizosaccharomyces*) la población pasaba de 6,9 a 3,2. (a) Si suponemos que la dinámica conjunta de ambas especies sigue el modelo de Lotka y Volterra, estimar los valores de α y β . (b) Demostrar que la coexistencia observada es compatible con las predicciones del modelo de Lotka y Volterra.

Problema 8.18. En 1977 J. H. Brown y colaboradores establecieron en el desierto de Chihuahua, al sur de Estados Unidos, un estudio de seguimiento de las poblaciones locales de roedores que se ha convertido en uno de los estudios demográficos de mamíferos más detallados y a más largo plazo de la historia (Brown *et al.* 2001). En la tabla siguiente se muestran las abundancias (individuos) a lo largo de 20 años de las dos especies gránvoras que eran dominantes al comienzo del estudio, ambas del género *Dipodomys*.

Año	<i>D. merriami</i>	<i>D. spectabilis</i>
1977	21	12
1979	13	14
1981	21	20
1983	25	21
1985	26	5
1987	32	11
1989	28	4
1991	31	1
1993	22	2
1995	30	0
1997	57	0

(a) ¿De qué tipo de interacción se trata? (b) Si la dinámica de las dos poblaciones siguiera el modelo de Lotka y Volterra, ¿en qué caso nos encontraríamos? (c) ¿Se observa en los datos alguna evidencia de decaimiento en los efectos de una especie sobre la otra? ¿a qué se podrían deber? (d) Si suponemos que ambas especies consumen cantidades similares de recursos, sería razonable pensar que la suma de sus abundancias debería mantenerse aproximadamente constante ¿se observa esto en los datos? ¿a qué se podría atribuir?

Problema 8.19. En general las especies dependen de (y compiten por) más de una fuente de alimento. Ciro-Pérez *et al.* (2001, 2002) estudiaron la competencia por los recursos en especies de rotíferos del noreste de la península Ibérica. Sus resultados indicaron que el resultado de la competencia dependía del tipo de alimento que se suministraba a las poblaciones, el cual consistía en una combinación de dos especies de algas. En la tabla siguiente se presenta un resumen de sus resultados.

Alimento ¹	<i>Brachionus rotundiformis</i> ²	<i>Brachionus ibericus</i> ²
7,5 : 0,5	0,0	15,0
6,8 : 1,2	2,5	11,5
6,0 : 2,0	6,0	9,0
5,5 : 2,5	10,0	3,0
4,0 : 4,0	12,0	0,0

¹ Cociente entre las concentraciones iniciales de dos especies de microalgas (mg·l⁻¹), *Tetraselmis suecica* : *Nannochloris atomus*.

² Abundancia (ind.·ml⁻¹) en el equilibrio.

Los mismos autores también estudiaron el comportamiento de ambas especies cuando crecían por separado y eran alimentadas con sólo una de las especies de algas:

	Sólo <i>Tetraselmis suecica</i>		Sólo <i>Nannochloris atomus</i>	
	C ₀ (mg·l ⁻¹)	r (día ⁻¹)	C ₀ (mg·l ⁻¹)	r (día ⁻¹)
<i>Brachionus rotundiformis</i>	0,11	0,99	0,04	0,73
<i>Brachionus ibericus</i>	0,05	1,15	0,06	1,09

donde C₀ es la concentración mínima de alimento necesaria para que se produzca crecimiento poblacional y r es la tasa intrínseca de crecimiento.

(a) ¿Tienen el mismo valor para las dos especies de rotíferos las dos especies de algas suministradas como alimento? ¿son ambas imprescindibles para su supervivencia? (b) ¿A qué se debe el cambio en el resultado de la competencia que se observa en la primera tabla? (c) ¿Proporciona un marco adecuado para interpretar estos experimentos el modelo de Lotka y Volterra?

Problema 8.20. Considerar dos poblaciones de especies competidoras cuya dinámica sigue el modelo de Lotka y Volterra con parámetros K_A = 500 ind., K_B = 300 ind., α = 1,0, β = 1,0, r_A = 0,2 mes⁻¹ y r_B = 0,4 mes⁻¹. Las poblaciones iniciales son N_A = N_B = 10 individuos. (a) ¿Cuál será la abundancia de cada una de las especies al cabo de 1 año? (b) ¿Y al cabo de 5 años? Comentar los resultados.

Problema 8.21. En otro estudio clásico (véase problema 8.17), Gause estudió la competencia por el alimento entre especies de paramecios (*Paramecium caudatum* y *Paramecium aurelia*). En la tabla siguiente se muestra un resumen de los resultados que obtuvo cuando hacía crecer a las especies por separado en medios idénticos (Gause 1934).

Especie	K (volumen, unidades arbitrarias)	r (día ⁻¹)
<i>Paramecium caudatum</i> (A)	64	0,794
<i>Paramecium aurelia</i> (B)	105	1,124

(a) Si suponemos que la competencia sólo es por el alimento (competencia por explotación), ¿cómo podríamos aproximar los valores de los coeficientes de competencia, α y β ? (b) Utilizar el *applet* 8.1 para representar la dinámica poblacional conjunta de las dos especies durante 50 días (suponer que las poblaciones iniciales de ambas especies son de 10 unidades de volumen). (c) Cuando hizo crecer a ambas especies conjuntamente en el mismo medio anterior Gause obtuvo que al cabo de 15-20 días *Paramecium aurelia* siempre acababa excluyendo a *Paramecium caudatum* ¿conuerda esto con las predicciones del modelo de Lotka y Volterra? ¿hay algún motivo que explique la discrepancia?

Problema 8.22. En un experimento de laboratorio se midió en distintos momentos el tamaño de las poblaciones de un depredador y de una presa, y sus dinámicas instantáneas. Uno de los puntos experimentales no se ajusta al modelo elemental de depredador-presa de Lotka y Volterra. ¿De qué punto se trata?

Punto	N_V	N_P	dN_V/dt	dN_P/dt
A	200	15	< 0	> 0
B	250	20	< 0	< 0
C	300	15	> 0	> 0
D	400	25	> 0	< 0
E	300	20	> 0	> 0

Problema 8.23. Supongamos que la interacción entre un depredador y una presa puede explicarse satisfactoriamente con el modelo de Lotka y Volterra con parámetros $r = 0,1 \text{ año}^{-1}$, $q = 0,05 \text{ año}^{-1}$, $\gamma = 0,01$, $\delta = 0,0005$. (a) ¿Cuál será la dinámica a corto plazo de las poblaciones de depredadores y de presas si $V_0 = 50$ ind. y $P_0 = 30$ ind.? (b) ¿Y si $V_0 = 150$ ind. y $P_0 = 30$ ind.?

Problema 8.24. La tabla siguiente corresponde a las capturas totales (en miles de individuos) de lince del Canadá (*Lynx canadensis*) registradas por la Hudson's Bay Company entre 1821 y 1907 (Elton & Nicholson 1942). (a) Representar los datos gráficamente y describir su patrón temporal tan detalladamente como se pueda. Estudios independientes han mostrado que la abundancia de la liebre *Lepus americanus*, la cual constituye la fuente principal de alimento del lince del Canadá, presenta ciclos similares, con un periodo de aproximadamente 9,6 años. (b) ¿Cómo se pueden interpretar estos resultados? [Este conjunto de datos es uno de los más famosos y más largamente controvertidos de la historia de la Ecología. Para saber más sobre las causas de los ciclos en las poblaciones de liebres y lince del Canadá consultar Lloyd & May (1999).]

Año	Capt.	Año	Capt.	Año	Capt.	Año	Capt.	Año	Capt.
1821	9	1836	30	1851	9	1866	65	1881	5
1822	5	1837	45	1852	6	1867	70	1882	9
1823	4	1838	65	1853	5	1868	36	1883	26
1824	3	1839	35	1854	10	1869	15	1884	50
1825	3	1840	46	1855	20	1870	6	1885	71
1826	7	1841	10	1856	30	1871	5	1886	78
1827	10	1842	6	1857	32	1872	4	1887	31
1828	20	1843	5	1858	25	1873	10	1888	17
1829	24	1844	10	1859	14	1874	15	1889	10
1830	36	1845	20	1860	7	1875	16	1890	6
								1905	60

Año	Capt.	Año	Capt.	Año	Capt.	Año	Capt.	Año	Capt.
1831	14	1846	30	1861	4	1876	40	1891	5
1832	2	1847	45	1862	4	1877	36	1892	10
1833	15	1848	40	1863	6	1878	20	1893	20
1834	5	1849	20	1864	15	1879	14	1894	34
1835	5	1850	10	1865	35	1880	10	1895	55

Problema 8.25. ■ Nielsen (1999) estudió la dinámica poblacional conjunta del halcón gerifalte (*Falco rusticolus*) y su presa principal, la perdiz nival (*Lagopus mutus*), en el noreste de Islandia. En la tabla siguiente se muestran parte de sus resultados, correspondientes al período 1981-1997. Éstos incluyen el tamaño de la población de halcones, medida como el número de territorios ocupados (N Falco); la producción total de crías de halcón (b Falco); y la población total estimada de perdices (N Lagopus). ¿Se ajustan los datos al modelo depredador-presa de Lotka y Volterra?

Año	N Falco	b Falco	N Lagopus
1981	42	72	20.400
1982	39	58	29.600
1983	47	22	37.600
1984	54	54	43.600
1985	51	86	49.500
1986	54	117	60.500
1987	60	107	54.600
1988	62	74	45.500
1989	63	99	36.900
1990	59	64	31.900
1991	62	52	21.400
1992	59	76	15.900
1993	56	81	14.000
1994	47	37	14.400
1995	49	62	22.200
1996	46	59	26.200
1997	50	87	30.100

Problema 8.26. ■ Es bien conocido que muchas especies de insectos que son plagas forestales presentan ciclos muy marcados en su abundancia. Dado que estas plagas producen enormes pérdidas económicas, entender el mecanismo que da lugar a estos ciclos es un problema de ecología aplicada de primera magnitud. Turchin *et al.* (1999) estudiaron la dinámica poblacional del escarabajo *Dendroctonus frontalis*, una

importante plaga de los bosques de pinos del sureste de Estados Unidos. Su principal objetivo era determinar si las fluctuaciones cíclicas en la abundancia de esta especie estaban causadas por los depredadores o bien respondían a otras causas (fluctuaciones ambientales, reproducción sincronizada...). Para ello diseñaron un experimento de exclusión de depredadores (del género *Thanasimus*) y compararon las densidades de población y las tasas finitas de crecimiento con y sin éstos. Obtuvieron los resultados siguientes:

Año	N <i>Thanasimus</i> ¹ (ind.·trampa ⁻¹ ·día ⁻¹)	N <i>Dendroctonus</i> ¹ (ind.·trampa ⁻¹ ·día ⁻¹)	Efecto tratamiento ²
1989	2,15	0,21	
1990	1,00	0,17	inicio tratamiento
1991	1,30	0,65	NO
1992	2,70	1,45	NO
1993	3,80	1,20	SÍ
1994	2,35	0,30	SÍ

¹ En las parcelas control. *Thanasimus* es uno de los principales depredadores de *Dendroctonus*.

² Efecto del tratamiento de exclusión de los depredadores sobre la tasa de crecimiento de *Dendroctonus*. NO indica que no se produjo ningún efecto, mientras que SÍ indica que la tasa de crecimiento fue menor en presencia de depredadores.

(a) ¿Se ajustan los datos al modelo de Lotka y Volterra? (b) El hecho que las poblaciones de depredadores y presas muestren ciclos de periodo parecido no demuestra que los ciclos estén causados por la interacción depredador-presa. ¿A qué se puede deber que los efectos del tratamiento se detectaran en 1993, y no antes? ¿a qué conclusión lleva este resultado?

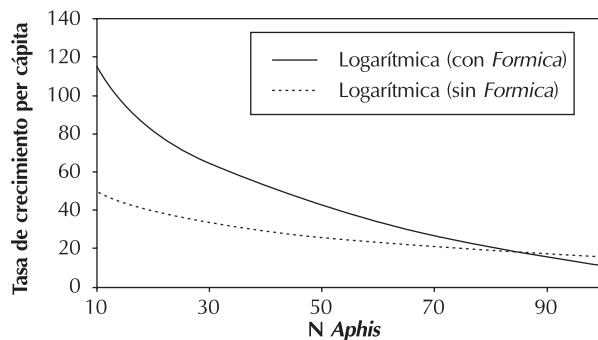
Problema 8.27. Uno de los avances recientes más importantes en el estudio de las interacciones depredador-presa ha sido el descubrimiento de que los cambios evolutivos se pueden producir suficientemente rápido como para influir en la dinámica conjunta de las poblaciones de depredadores y presas (Yoshida *et al.* 2003; Turchin 2003). Imaginar una situación sencilla en que las presas responden evolutivamente a la presión ejercida por los depredadores y en que, como suele ocurrir, desarrollar resistencia a los depredadores implica un coste. ¿Cómo modificaría esto los ciclos depredador-presa? en particular, ¿cuál sería ahora el desfase esperado entre los ciclos de las presas y los de los depredadores?

Problema 8.28. Consideremos una presa y su depredador especialista que siguen el modelo de Lotka y Volterra con parámetros $r = 0,8 \text{ año}^{-1}$, $q = 0,6 \text{ año}^{-1}$, $\gamma = 0,01$ y $\delta = 0,003$. Si la población inicial es de 100 presas y de 100 depredadores. (a) ¿Cuáles serán los tamaños poblacionales al cabo de 1 año? (b) ¿Cuántas veces se repetirá exactamente este mismo tamaño de depredadores y de presas en 100 años? (c) ¿Para qué valor de N_{V0} y N_{P0} no se produce oscilación alguna a lo largo del tiempo?

Problema 8.29. Consideremos una presa y su depredador especialista que siguen el modelo de Lotka y Volterra con competencia intraespecífica en las presas. Los parámetros del modelo son los mismos que en el ejercicio anterior. (a) Estudiar su comportamiento para capacidades de carga de 5000, 2000 y 1000 individuos. (b) ¿A qué tamaño tiende la población de presas? ¿y la de depredadores?

Problema 8.30. El comensalismo es un tipo de interacción entre dos especies en las que una de ellas (especie A, por ejemplo) se ve beneficiada por la presencia de la otra especie (B), mientras que la dinámica de ésta no se ve afectada en absoluto por la especie A. (a) Modificar el modelo de Dean de mutualismo para aplicarlo al comensalismo. (b) En ausencia de la especie comensal A, ¿qué tamaño alcanzaría la especie B en el equilibrio? (c) En ausencia de la especie B, ¿qué tamaño alcanzaría la especie A en el equilibrio? (d) Supongamos que los valores de los parámetros del modelo son $K_B = 100 \text{ ind.}$, $K_A = 200 \text{ ind.}$, $a = 2$, $C_A = 0$. ¿Cuáles son los tamaños poblacionales de las dos especies en el equilibrio? (e) El *applet* 8.1 no permite simular el comensalismo. No obstante, ¿qué parámetros podríamos utilizar en el modelo de mutualismo de Dean para reflejar el comensalismo descrito en este problema de la forma más aproximada posible?

Problema 8.31. La relación entre hormigas del género *Formica* y distintas especies de áfidos es uno de los ejemplos clásicos de mutualismo. En esta interacción las hormigas aprovechan las excreciones ricas en carbohidratos de los áfidos a la vez que los protegen de los depredadores. Breton & Addicott (1992) estudiaron la interacción entre *Formica cinerea* y *Aphis varians* en las Montañas Rocosas de Estados Unidos. En la figura adjunta se muestra la relación aproximada que estos autores encontraron entre la tasa de crecimiento poblacional per cápita de los áfidos y su densidad inicial, con o sin hormigas.



(a) ¿Concuerdan estos resultados con el modelo de Dean? (b) ¿Ponen los datos de manifiesto alguna limitación importante del modelo? [Nota: se asume que la densidad de hormigas es igual en todos los casos.]

Problema 8.32. Pugnaire *et al.* (1996) estudiaron la interacción entre el arbusto *Retama sphaerocarpa* y la hierba *Marrubium vulgare* en un ecosistema semiárido del desierto de Tabernas (Almería). Para hacerlo compararon el crecimiento de individuos de ambas especies, bien creciendo aisladamente cada especie, bien conjuntamente con la otra. En la tabla siguiente se muestran algunos de sus resultados. (a) ¿De qué tipo de interacción se trata? Diseñar un experimento para demostrar todavía más claramente la existencia de esta interacción. (b) ¿Cuál podría ser el mecanismo causante de la interacción que muestran los resultados?

Especie	Asociación	Biomasa (g)	Concentración de nitrógeno (g/rama)
<i>Retama</i>	+ <i>Marrubium</i>	50 ± 5	0,55 ± 0,01
<i>Retama</i>	- <i>Marrubium</i>	33 ± 5	0,34 ± 0,01
<i>Marrubium</i>	+ <i>Retama</i>	225 ± 75	2,40 ± 0,01
<i>Marrubium</i>	- <i>Retama</i>	65 ± 25	0,75 ± 0,01

Problema 8.33. Sean dos especies mutualistas cuya dinámica conjunta sigue el modelo de Dean con parámetros $C_A = C_B = -50$, $a = b = 2$, $K_A = 300$ ind. y $K_B = 500$ ind. (a) ¿Se trata de un mutualismo facultativo u obligado? (b) ¿Cuál sería el tamaño de las poblaciones de las dos especies en el equilibrio si las poblaciones iniciales son $N_A = N_B = 10$ ind.? (c) ¿Y si las poblaciones iniciales fueran $N_A = N_B = 100$ ind.?

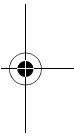
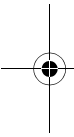
Problema 8.34. Una de las consecuencias de la competencia interespecífica es que dos especies competidoras tienden a segregarse espacialmente, conformando lo que denomina distribución en tablero de ajedrez (*checker-board*). (a) En julio de 2003 se muestrearon con 67 trampas de caída las poblaciones de hormigas de un campo de cítricos. En una de las trampas se encontró a la vez *Formica rufibarbis* y *Formica subrufa*, en 21 *F. rufibarbis* pero no *F. subrufa*, en 14 *F. subrufa* pero no *F. rufibarbis* y en 31 ninguna de las dos especies de *Formica*. ¿Podemos aceptar la hipótesis de que las dos especies de *Formica* se evitan la una a la otra (es decir, están segregadas espacialmente)? (b) Después de investigar la asociación entre dos especies de hormigas grandes (*Formica* sp.) se decidió extender el análisis a otras dos especies de tamaño menor, *Pheidole pallidula* y *Lasius grandis* en las mismas 67 trampas de caída. En 10 de las trampas se encontraron a la vez *P. pallidula* y *L. grandis*, en 55 *P. pallidula* pero no *L. grandis*, en 1 *L. grandis* pero no *P. pallidula* y en 1 ninguna de las dos especies. ¿Coinciden estos resultados con los de *Formica*? (Espadaler *et al.* datos inéditos.)



9. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

En el capítulo anterior hemos introducido explícitamente el efecto de las interacciones entre parejas de especies en la dinámica de poblaciones. Sin embargo, este tipo de descripción está todavía muy lejos de capturar la riqueza de interacciones que observamos en la mayor parte de ecosistemas en el mundo real, donde coexisten cientos o miles de especies distintas. El conjunto de individuos de todas las especies que se encuentran en un lugar determinado se denomina comunidad. El concepto de comunidad es clave en ecología, ya que es imposible entender muchas de las propiedades de los sistemas ecológicos sin considerar las interrelaciones entre los individuos de las distintas poblaciones que coexisten en un lugar determinado. El salto entre el estudio de las poblaciones y el de las comunidades marca un cambio muy importante tanto en las herramientas utilizadas como en el enfoque. En particular, la unidad de estudio deja de ser el individuo para pasar a ser la población en su conjunto.

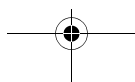
La **delimitación de las comunidades** es en cierta medida arbitraria, y se suele hacer coincidir con algún límite físico abrupto (la orilla de un lago, un cambio de substrato rocoso,...) o con el cambio de las especies dominantes (encinar, hayedo,...). Conocer con nombre y apellidos todas las especies de un lugar es una tarea titánica que nunca se ha llevado a cabo, aunque en algunos estudios se ha alcanzado un conocimiento muy detallado del conjunto de la comunidad. Más a menudo, se opta por estudiar únicamente un grupo taxonómico concreto. En estos casos se habla de **taxocenosis** o de la comunidad del grupo taxonómico considerado (vegetación, comunidad de artrópodos, comunidad ornítica,...). Evidentemente, el estudio de las comunidades parte siempre de una descripción detallada de su composición y su estructura. En el presente capítulo se presentan diversas formas de describir, ordenar y clasificar comunidades. A continuación, en los capítulos 10 y 11, estudiaremos los aspectos dinámicos (en el tiempo y en el espacio) de la comunidad.



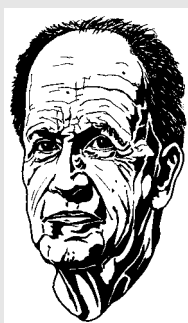
9.1. RIQUEZA DE ESPECIES

El descriptor más elemental de una comunidad o taxocenosis es simplemente su número de especies o riqueza (S). Es más fácil entender el significado de S que medirlo. Puesto que en la mayoría de casos es imposible muestrear e identificar todos los individuos presentes en una comunidad determinada, nuestro catálogo de especies será casi siempre incompleto. En general, excepto en comunidades muy sencillas, nuestra estima de S tenderá a aumentar con el **esfuerzo de muestreo**. De lo anterior se deduce que dos muestras de dos comunidades distintas únicamente podrán ser comparadas entre sí si se han muestreado con la misma intensidad. Puesto que esto raramente ocurre, se requieren métodos para hacer una estimación del número total de especies de una comunidad (o taxocenosis) a partir de una muestra de la misma o, alternativamente, métodos para estandarizar el número de especies según el esfuerzo de muestreo. De entre estos últimos, uno de los más usados, y que será el único que veremos aquí, es el **método de la rarefacción**.

Supongamos que en una comunidad A hemos muestreado N individuos correspondientes a S especies. Si hubiésemos muestreado n ($n < N$) individuos, ¿de cuántas especies hubiesen sido? El método de la rarefacción trata el problema como si fuera un ejercicio clásico de combinatoria, del



Ramon Margalef



Nació en Barcelona en 1919 y murió, también en Barcelona, en el 2004. Muy pocos científicos españoles, de cualquier ámbito y en cualquier época, han alcanzado el reconocimiento internacional de Ramon Margalef. Con contribuciones extremadamente fértiles en campos tan diversos como la limnología, la oceanografía o la ecología teórica, Margalef fue sin duda uno de los fundadores de la ecología moderna. Después de que su educación se viera truncada por la Guerra Civil, terminó sus estudios de biología en 1949 gracias a una beca. Al cabo de un par de años completó su tesis doctoral y comenzó a trabajar en el Instituto de Investigaciones Pesqueras de Barcelona, institución que posteriormente presidiría. En 1967 obtuvo la primera cátedra de ecología de España en la Universidad de Barcelona, donde se mantuvo hasta su jubilación 20 años más tarde. Margalef es autor de diversos trabajos clásicos en ecología, como *Information theory in ecology* (1958), donde introdujo por primera vez la teoría de la información en el estudio de la diversidad ecológica, o *On certain unifying principles in ecology* (1963). Globalmente sus trabajos contribuyeron sustancialmente a la manera como vemos actualmente la estructura espacio-temporal de los ecosistemas, la relación entre diversidad, biodiversidad, estabilidad y conectividad, el papel de la energía externa en la producción biológica o la interrelación entre sucesión y evolución. Su visión de la ecología se halla resumida en libros como *Planeta azul, planeta verde* (1992) o *Our biosphere* (1997). Su labor educativa fue también extraordinaria; además de las clases y seminarios impartidos, Margalef formó a toda una generación de ecólogos en el mundo de habla castellana a través de dos libros de texto monumentales: *Ecología* (1974) y *Limnología* (1983).

tipo de bolas de colores, urnas y extracciones sin reposición. Utilizando esta analogía, el *applet* 9.1 realiza extracciones aleatorias de n bolas (individuos) de una urna (muestra total de tamaño N); tras cada extracción se mira el color (especie) de la bola (individuo), se anota, y la bola no se reintroduce en la urna. Al final de las n extracciones se obtiene el número de especies de la submuestra ("Último S " en el *applet*). Si se repitiera el proceso anterior, posiblemente el número de especies sería ligeramente distinto, simplemente por azar. El *applet* 9.1 realiza 1000 veces este experimento aleatorio y proporciona el valor medio de S (" S promedio") y un intervalo de confianza para esta media ("Intervalo S "). La expresión analítica para calcular la esperanza (media) del número de especies en una submuestra de n individuos tomada de una muestra mayor que contiene N individuos de S especies es

$$S_n = \sum_{i=1}^{S_N} \left[1 - \frac{\binom{N-N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \quad 9.1$$

Probablemente la mejor forma de comparar la riqueza en especies de dos comunidades es la comparación de sus curvas de rarefacción, las cuales relacionan las estimas de S (S_n), con sus correspondientes intervalos de confianza, y el tamaño de muestra (n). Si las dos curvas presentan un grado de superposición elevado, entonces no se puede concluir que las comunidades difieran en su riqueza específica. Por el contrario, si una curva está claramente por encima de la otra y los intervalos de confianza no se superponen, concluiremos que una comunidad tiene más especies que la otra.

Problema 9.1. Se muestrearon en abril y mayo de 2002 los artrópodos de 16 mandarinos y se clasificaron todas las hormigas que se recogieron. En abril se encontraron 77 individuos correspondientes a 4 especies y en mayo se encontraron 113 individuos de 8 especies distintas. La distribución de los individuos en especies

se encuentra en la tabla siguiente. ¿Cuándo es más rica la comunidad de hormigas, en abril o en mayo? (usar $n = 50$ ind.). (Datos inéditos de Espadaler *et al.*)

Especie	Abril	Mayo
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	19	10
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	53	34
<i>Formica subrufa</i>	2	7
<i>Formica rufibarbis</i>	3	11
<i>Pheidole pallidula</i>	0	43
<i>Camponotus sylvaticus</i>	0	6
<i>Camponotus aethiops</i>	0	1
<i>Lasius grandis</i>	0	1

Solución. En abril se encontraron 4 especies y en mayo 8, por lo que podríamos pensar que la comunidad de hormigas era más rica en mayo que en abril. No obstante, en mayo se recogieron 113 individuos y en abril sólo 77. Desconocemos lo que hubiese ocurrido si hubiésemos muestreado el mismo número de individuos de hormigas en los dos meses. Por tanto, para responder a la pregunta del enunciado hemos de estandarizar el tamaño de la muestra. El *applet* 9.1 permite realizar estos cálculos con el método de la rarefacción. Concretamente tratemos de averiguar cuántas especies de hormigas se hubieran encontrado en abril y en mayo si sólo se hubiesen muestreado 50 individuos. Obtenemos:

- Muestra de abril: S promedio = 3,8 especies; intervalo de confianza del 95% para $S = 3-4$ especies
- Muestra de mayo: S promedio = 6,8 especies; intervalo de confianza del 95% para $S = 6-8$ especies

Por lo tanto, podemos afirmar que en mayo la riqueza de hormigas era mayor que en abril, ya que los intervalos de confianza de abril y mayo no se solapan. Se puede completar este ejercicio repitiendo la simulación para distintos valores de intensidad de muestreo (n) y representando las dos curvas de rarefacción en un gráfico común. Dejamos al lector la tarea de comprobar que la estima de S promedio es similar a la que se obtiene con la ecuación 9.1 (no será idéntica puesto que, por azar, dos ejecuciones distintas del *applet* proporcionarán dos valores distintos, aunque parecidos, de S promedio).

9.2. DIVERSIDAD Y EQUITATIVIDAD

El número de especies por sí solo pasa por alto el hecho de que algunas especies son muy abundantes, mientras que otras muchas son más bien raras. La diversidad es un índice que tiene en cuenta, además del número de especies de una comunidad, el número de individuos de las mismas. Uno de los índices de diversidad más utilizados es el de **Shannon** (H)

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2 p_i \quad 9.2$$

Donde p_i es la proporción de individuos de la especie i en la muestra. H varía entre un valor mínimo $H = 0$, cuando todos los individuos son de la misma especie, y un valor máximo $H = \log_2(S)$, cuando los individuos se equidistribuyen entre las S especies

$$H^{\min} = - \sum_{i=1}^1 1 \cdot \log_2 1 = 0$$

$$H^{\max} = - \sum_{i=1}^S \frac{1}{S} \cdot \log_2 \frac{1}{S} = -S \cdot \left(\frac{1}{S} \cdot -\log_2 S \right) = \log_2 S$$

El índice de Shannon procede de la **teoría de la información**, por lo que se acostumbran a utilizar logaritmos de base 2 y se le suelen aplicar unidades de bit-ind.⁻¹.

La equitatividad se define como el cociente entre la diversidad y la diversidad máxima alcanzable con las S especies de la muestra, lo que ocurre cuando hay el mismo número de individuos de cada especie. En el caso de la diversidad de Shannon, la equitatividad (J) vale

$$J = \frac{H}{H^{\max}} = \frac{\left(- \sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2 p_i \right)}{\log_2 S} \quad 9.3$$

La equitatividad es máxima (igual a 1) cuando hay el mismo número de individuos de cada especie.

Problema 9.2. En una parcela de bosque mediterráneo de 0,1 ha en Poblet (Tarragona) se contaron todas las plantas leñosas con un diámetro normal (a 1,3 m del suelo) superior a 2 cm. Se encontraron 600 individuos de *Quercus ilex*, 150 de *Arbutus unedo*, 100 de *Phillyrea latifolia* y 15 de *Acer monspessulanum*. (a) Calcular el índice de diversidad de Shannon de esta comunidad. (b) Calcular también la diversidad máxima y la equitatividad. (c) ¿Cómo se vería afectada la diversidad del bosque si se cortaran 10 individuos de la especie más abundante? ¿y si se cortaran 10 individuos de la especie menos frecuente?

Solución. Para realizar los cálculos es conveniente disponer los datos en forma de tabla:

Especie	N_i	p_i	$\log_2 p_i$	$p_i \cdot \log_2 p_i$
<i>Quercus ilex</i>	600	0,694	-0,528	-0,366
<i>Arbutus unedo</i>	150	0,173	-2,528	-0,438
<i>Phillyrea latifolia</i>	100	0,116	-3,113	-0,360
<i>Acer monspessulanum</i>	15	0,017	-5,850	-0,101
TOTAL	865	1,000		-1,266

(a) El índice de diversidad de Shannon es la suma cambiada de signo de la última columna; es decir, 1,266 bit-ind.⁻¹.

(b) La diversidad máxima es $\log_2 S = \log_2 4 = 2$ bit-ind.⁻¹. La equitatividad vale

$$J = \frac{H}{H^{\max}} = \frac{1,266}{2} = 0,633$$

(c) Si eliminamos 10 individuos de *Quercus ilex* tenemos

Especie	n_i	p_i	$\log_2 p_i$	$p_i \cdot \log_2 p_i$
<i>Quercus ilex</i>	590	0,690	-0,535	-0,369
<i>Arbutus unedo</i>	150	0,175	-2,511	-0,441
<i>Phillyrea latifolia</i>	100	0,117	-3,096	-0,362
<i>Acer monspessulanum</i>	15	0,018	-5,833	-0,102
TOTAL	855	1,000		-1,274

Con lo que la diversidad de Shannon vale 1,274 bit-ind.⁻¹. Análogamente, si eliminamos 10 individuos de *Acer monspessulanum* obtenemos una diversidad de Shannon de 1,205 bit-ind.⁻¹. Obsérvese que al eliminar 10 individuos de la especie más abundante la diversidad aumenta ligeramente, mientras que cuando se eliminan individuos de la especie más rara la diversidad disminuye. Estas consideraciones son importantes ya que, tal como veremos en el capítulo 10, la diversidad parece estar relacionada con importantes propiedades funcionales de las comunidades.

9.3. DISTRIBUCIONES DE ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES

Una descripción más completa de la estructura de la comunidad nos la proporcionan los **diagramas de rango-abundancia**. En estas representaciones se ordenan las especies de mayor a menor número de individuos y, respecto a esta variable (rango), se representa su abundancia. A menudo es necesario recurrir a la escala logarítmica en el eje de ordenadas puesto que suele ocurrir que una o unas pocas especies son mucho más abundantes que el resto. Las distribuciones de rango-abundancia se suelen ajustar a determinados tipos de funciones (geométrica, lognormal, de “varilla quebrada”,...), de entre las cuales la geométrica es la más sencilla y la única que trataremos aquí.

La **serie geométrica** se puede obtener suponiendo que la especie dominante representa una proporción dada, k , del total de individuos de la muestra. De la misma forma la segunda especie en importancia consistirá en la misma proporción k de los individuos restantes ($N \cdot (1 - k) \cdot k$). En general, la especie i -ésima tendrá un número de individuos (N_i) igual a

$$N_i = N \cdot k \cdot (1 - k)^{i-1} \quad 9.4$$

donde N es el número total de individuos de la muestra e i va desde 1 para la especie más abundante hasta S para la menos abundante. El parámetro k se suele aproximar por N_1/N .

Problema 9.3. En el mes de mayo de 2002 se muestrearon 16 copas de un cultivo de cítricos y se contaron y clasificaron todas las hormigas que se recogieron (datos en el problema 9.1). Analizar si las abundancias de las distintas especies siguen una distribución geométrica.

Solución. En primer lugar hay que ordenar las especies de mayor a menor abundancia. A la especie más abundante (*Pheidole pallidula*) le asignamos el rango 1 y vamos incrementándolo en orden de mayor a menor abundancia. Calculamos el parámetro k como $N_1/N = 43/113 = 0,3805$. Usando este valor de k podemos calcular las abundancias esperadas suponiendo una distribución geométrica:

Especie	rango	N_i obs.	N_i esp.	$\frac{(\text{obs.} - \text{esp.})^2}{\text{esp.}}$
<i>Pheidole pallidula</i>	1	43	43,0	0,00
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	2	34	26,6	2,04
<i>Formica rufibarbis</i>	3	11	16,5	1,83
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	4	10	10,2	0,00
<i>Formica subrufa</i>	5	7	6,3	0,07
<i>Camponotus sylvaticus</i>	6	6	3,9	1,10
<i>Camponotus aethiops</i>	7	1	2,4	0,84
<i>Lasius grandis</i>	8	1	1,5	0,17

El paso siguiente consiste en ver si los valores observados se ajustan a los esperados suponiendo una distribución geométrica. La bondad del ajuste se puede comprobar con el test de la χ^2 (véase apéndice matemático). En nuestro caso $\chi^2 = 6,06$ (sumatorio de la última columna de la tabla). Puesto que este valor es inferior al valor crítico para 6 grados de libertad y un nivel de significación del 5% ($\chi^2_{0,05} = 12,59$), aceptamos que, en este caso, la distribución de las abundancias sigue una serie geométrica. Nótese que los grados de libertad son en este caso $n - 2$ porque hemos estimado dos parámetros de la distribución (N y k) utilizando los datos originales.

9.4. SIMILARIDAD ENTRE COMUNIDADES

La mayor parte de estudios de comunidades comienzan con inventarios de las especies que componen las comunidades consideradas. Además, en algunas ocasiones se dispone también de alguna medida de la abundancia de cada especie. Una de las cuestiones básicas que se plantea el ecólogo de comunidades es hasta que punto dos muestras, tomadas por ejemplo en distintos lugares, son distintas entre sí. Para responder preguntas del tipo ¿pertencen dos inventarios al mismo tipo de comunidad? o ¿es distinta la fauna de dos tipos distintos de bosque mediterráneo?, se requiere poder medir la similaridad entre muestras.

Las medidas o **índices de similaridad** se pueden agrupar en dos grandes tipos: (1) índices de similaridad binarios que se utilizan cuando únicamente se dispone de datos de presencia/ausencia; (2) índices de similaridad cuantitativos, cuando se dispone de información cuantitativa sobre las especies (abundancia o biomasa, por ejemplo).

Hay dos atributos que son deseables en una medida de similaridad. Primero, la medida debe ser independiente del tamaño de la muestra y del número de especies en la comunidad. Segundo, la medida debe aumentar lentamente desde un valor mínimo hasta un valor máximo a medida que las muestras se vayan haciendo más parecidas entre sí. A continuación veremos algunos ejemplos de índices de similaridad, de entre los muchos que han sido utilizados en el estudio de las comunidades ecológicas.

Coefficientes binarios. Son los coeficientes más simples, ya que únicamente requieren datos de presencia/ausencia de las especies en la comunidad. Los datos básicos para el cálculo del coeficiente de similaridad entre las muestras A y B se obtienen a partir de la tabla siguiente.

	Especies presentes en A	Especies ausentes en A
Especies presentes en B	a	b
Especies ausentes en B	c	d

Donde a es el número de especies presentes en A y en B, b es el número de especies presentes en B y ausentes en A, etc. Normalmente no se utiliza el valor d , ya que existe, necesariamente, un número muy grande (y difícil de determinar) de especies que no se encontrarán en ninguna de las dos muestras que se comparan. En general, la consideración de estas dobles ausencias no añade información relevante y, en cambio, podría distorsionar sensiblemente el resultado.

Uno de los coeficientes de similitud para datos binarios más utilizados es el de **Jaccard** (I_{JAC})

$$I_{JAC} = \frac{a}{a+b+c} \quad 9.5$$

Los coeficientes binarios son las medidas más crudas de la similitud entre dos muestras. Estos índices dan exactamente el mismo peso a una especie común que a una de rara. Se usan únicamente cuando la única información disponible es una lista con la composición específica de la comunidad, lo cual sucede a menudo en determinadas disciplinas.

Problema 9.4. ¿Cuáles de las siguientes tres comunidades arbustivas del SE de Yukon, Alaska, son más similares entre sí? Se proporciona el porcentaje de arbustos de cada especie (datos de Krebs 1999).

Inventario	<i>Salix glauca</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Betula glandulosa</i>	<i>Sheperdia canadensis</i>
A ₁	0,64	0,31	0,02	0,03
A ₂	0,57	0,08	0,35	0,00
A ₃	0,21	0,00	0,79	0,00

Solución. Aunque nos proporcionan datos cuantitativos, el índice de similitud que hemos visto hasta ahora (Jaccard) únicamente tiene en cuenta la presencia o ausencia de las especies. No utilizaremos, pues, toda la información contenida en la tabla. Dado que tenemos tres muestras se pueden establecer tres comparaciones binarias. Obsérvese que es lo mismo comparar la muestra A₁ con la A₂ que la A₂ con la A₁: los coeficientes de similitud son simétricos.

A ₁ vs A ₂	Especies presentes en A ₁	Especies ausentes en A ₁
Especies presentes en A ₂	$a = 3$	$b = 0$
Especies ausentes en A ₂	$c = 1$	$d = 0$

Por lo que el índice de similitud entre los inventarios A₁ y A₂ vale

$$I_{JAC, A1-A2} = \frac{a}{a+b+c} = \frac{3}{3+0+1} = 0,75$$

Si calculamos ahora la similitud entre los inventarios A₂ y A₃ obtenemos

$$I_{JAC, A2-A3} = \frac{a}{a+b+c} = \frac{2}{2+0+2} = 0,50$$

Finalmente, para los inventarios A₁ y A₃

$$I_{JAC, A1-A3} = \frac{a}{a+b+c} = \frac{2}{2+0+1} = 0,67$$

Por lo tanto concluimos que, de acuerdo con los datos de que disponemos, A_1 y A_2 son las más similares de las tres comunidades estudiadas.

Cuando el número de muestras es superior a 2, los coeficientes de similitud se suelen presentar en forma de matriz, en la que cada columna y cada fila (en el mismo orden) representa una muestra. En el caso del problema anterior obtendríamos la siguiente matriz de similitudes (3×3):

$$\begin{bmatrix} 1,00 & 0,75 & 0,67 \\ 0,75 & 1,00 & 0,50 \\ 0,67 & 0,50 & 1,00 \end{bmatrix}$$

Obsérvese que como los coeficientes de similitud son simétricos las matrices de similitudes también lo son. Los unos en la diagonal de la matriz corresponden a la similitud entre una muestra y ella misma, la cual, obviamente, vale 1.

Coefficientes para datos cuantitativos. Cuando se dispone de alguna medida cuantitativa para cada una de las especies de diversas comunidades (abundancia, recubrimiento, biomasa,...) se puede afinar más a la hora de evaluar su similitud. Aunque existen también numerosos índices de este tipo, aquí sólo veremos uno de ellos: la **distancia euclídea**.

La distancia euclídea mide la distancia mínima entre dos puntos en el espacio. No es propiamente un coeficiente de similitud sino de disimilitud: cuando la distancia entre dos muestras es cero, ambas ocupan el mismo punto en el espacio, por lo que son idénticas; cuanto mayor es la distancia entre las dos muestras, más distintas son. En nuestro caso cada dimensión del espacio corresponde a la abundancia de una especie distinta y, por lo tanto, cada comunidad o muestra estará asociada a las coordenadas de un punto, correspondientes a las abundancias de todas las especies que contiene. En dos dimensiones (dos especies) es fácil ver que la distancia euclídea se puede calcular como la hipotenusa del triángulo rectángulo que se forma al unir los dos puntos en el espacio. Es la distancia que se puede medir con una regla. En general (n dimensiones) la distancia euclídea entre los inventarios j y k (Δ_{jk}) se calcula como

$$\Delta_{jk} = \sqrt[2]{\sum_{i=1}^n (X_{ij} - X_{ik})^2} \quad 9.6$$

donde X_{ij} es el número de individuos (u otra medida de la abundancia) de la especie i en el inventario j , X_{ik} el número de individuos de la especie i en la muestra k y n el número total de especies. La distancia euclídea varía entre 0 (muestras idénticas) e infinito.

Otro índice cuantitativo muy utilizado es el coeficiente de correlación, el cual mide el grado de asociación entre dos variables (en este caso abundancias de cada una de las especies en dos inventarios distintos). Este índice se halla implementado en el *applet* 9.2, y la manera de calcularlo se explica sucintamente en el apéndice matemático.

Problema 9.5. Calcular la disimilitud (distancia euclídea) entre las comunidades A_1 y A_2 del problema 9.4.

Solución. La distancia euclídea entre ambas comunidades es

$$\Delta_{A_1-A_2} = \sqrt[2]{\sum_{i=1}^4 (X_{i1} - X_{i2})^2} = \sqrt[2]{(0,64 - 0,57)^2 + (0,31 - 0,08)^2 + (0,02 - 0,35)^2 + (0,03 - 0)^2} = 0,409$$

Dejamos al lector la tarea de comprobar si la conclusión a la que se ha llegado en el problema 9.4 se mantiene al utilizar un índice cuantitativo.

Llegados a este punto, una consideración es pertinente. Aunque es fácil tener una noción intuitiva de la similitud entre dos comunidades, ésta no se corresponde a una propiedad medible sino a un concepto inventado por los ecólogos; su significado exacto variará entre estudios dependiendo de factores como el grupo taxonómico utilizado para medirla, la variable utilizada como estima de la abundancia o el

modo de combinar las abundancias para obtener un valor numérico concreto (es decir, del índice utilizado). No existe una definición de similaridad universalmente válida y, por tanto, el cálculo óptimo dependerá de los objetivos y limitaciones de cada estudio particular.

Cuando se están estudiando muchas muestras o inventarios a la vez, la información que proporciona una matriz de distancias o de similaridades es difícil de interpretar. Para simplificar dicha interpretación, el ecólogo normalmente recurre a técnicas de análisis estadístico multivariante. A continuación veremos dos de las más utilizadas. El material de los dos apartados siguientes es más avanzado que el resto del capítulo. Para el seguimiento de estos apartados conviene tener conocimientos de álgebra lineal que incluyan la diagonalización de matrices (véase Grossman 1996, por ejemplo).

9.5. ORDENACIÓN DE COMUNIDADES EN ESPACIO REDUCIDO

Supongamos que hemos realizado m inventarios y que se han detectado un total de n especies. Tanto si disponemos únicamente de datos cualitativos (presencia) como si conocemos también las abundancias de las especies, podemos imaginar cada uno de los m inventarios como un punto en un hiperespacio de n dimensiones, cada una correspondiente a una especie distinta, tal como hemos visto para la distancia euclídea. Si fuéramos capaces de visualizar este hiperespacio inmediatamente veríamos qué inventarios se encuentran más cercanos entre sí. Desgraciadamente, la mayoría de personas somos incapaces de visualizar un espacio de dimensión superior a 3. Puesto que en los inventarios normalmente aparecerán más de 3 especies, sería útil disponer de algún método que permitiera proyectar el hiperespacio de dimensión n en un espacio visualizable, de dimensión 2 o 3. Existen diversas técnicas para conseguirlo (análisis de componentes principales, análisis de correspondencias, análisis de correlación canónica, etc.), de las cuales aquí solamente trataremos el **análisis de coordenadas principales (ACoP)**.

El ACoP permite representar un conjunto de objetos en un espacio euclidiano de dimensión reducida conservando las relaciones entre las distancias calculadas con cualquier índice de similaridad. Es de cálculo más sencillo que otros métodos de análisis multivariante y, comparado con el más popular análisis de componentes principales, ofrece mayor versatilidad en relación al tipo de variables e índices con los que puede ser utilizado. Aquí se proporciona una descripción muy resumida del método; el lector interesado en profundizar en el tema puede consultar, por ejemplo, Cuadras (1981), Legendre & Legendre (1998) o Gotelli & Ellison (2004). El procedimiento para realizar un ACoP es el siguiente:

- (1) Sea S una matriz de similaridades (o correlaciones) y s_{ij} la similaridad (o correlación) entre los inventarios i y j . La matriz S es simétrica y de orden m .
- (2) Calcular la matriz T formada por los elementos t_{ij} que se obtienen de la forma siguiente:

$$t_{ij} = s_{ij} - \bar{s}_i - \bar{s}_j + \bar{s} \quad 9.7$$

Donde \bar{s}_i es la media de la fila i -ésima de S , \bar{s}_j es la media de la columna j -ésima de S y \bar{s} es la media de todos los elementos de S . De esta manera centramos la matriz S sin alterar las distancias entre los objetos que la componen. La matriz T es simétrica y cumple: (i) La suma de toda fila y de toda columna de T es 0; (ii) rango (T) = rango (S) - 1; (iii) T tiene al menos un valor propio no nulo.

- (3) Diagonalizar la matriz T

$$T = B \cdot D_\lambda \cdot B' = B \cdot D_\lambda^{1/2} \cdot D_\lambda^{1/2} \cdot B' = W \cdot W' \quad 9.8$$

Donde B es una matriz ortogonal, D_λ es la matriz diagonal de **valores propios** ($\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_m$), B' es la matriz transpuesta de B , $W = B \cdot D_\lambda^{1/2}$, y $W' = D_\lambda^{1/2} \cdot B'$. La matriz W se denomina de coordenadas principales y contiene los **vectores propios** λ_j -normalizados de T . La primera columna de W es la primera

coordenada principal, la segunda columna la segunda coordenada principal, etc. La última columna es un vector constante, como corresponde a un valor propio $\lambda_m = 0$ (puesto que el rango $(T) \leq m - 1$).

La proporción de **variancia explicada** por la coordenada principal i (CP_i) es

$$\text{Variancia explicada por } CP_i = \frac{\lambda_i}{\sum_{k=1}^m \lambda_k} \quad 9.9$$

(4) Representación de las coordenadas principales en espacio reducido. El análisis suele concluir con una o más representaciones gráficas, normalmente diagramas de puntos en 2D en el espacio definido por las coordenadas principales con valores propios mayores. En estos diagramas los inventarios más parecidos según la similaridad empleada aparecerán cercanos entre sí. Puede que la representación presente unos grupos de inventarios bien definidos, o, por el contrario, una dispersión de puntos sobre la mayor parte del plano. En el primer caso podremos hablar de tipos de comunidades ecológicas, mientras que en el segundo la realidad se aproximará a un *continuum* de comunidades, sin atisbo de agrupación alguna.

Veamos en detalle el proceso de realización de un ACoP con un ejemplo basado en la comparación de tres inventarios imaginarios. Este ejemplo se muestra únicamente para permitir al lector realizar por su cuenta un ACoP. Para ejemplos realistas el cálculo manual es impracticable.

Problema 9.6. Realizar un análisis de coordenadas principales sobre la siguiente matriz de similaridades y representar los tres inventarios en el plano formado por las dos primeras coordenadas principales.

$$\begin{bmatrix} 1,00 & 0,80 & 0,20 \\ 0,80 & 1,00 & 0,25 \\ 0,20 & 0,25 & 1,00 \end{bmatrix} = S$$

Solución. El primer paso consiste en calcular la matriz T. Para ello previamente debemos calcular la media de toda la matriz (0,6111) y las medias de cada fila (o columna, que es lo mismo, puesto que la matriz es simétrica); éstas valen:

$$\begin{bmatrix} \bar{s}_1 \\ \bar{s}_2 \\ \bar{s}_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,6667 \\ 0,6833 \\ 0,4833 \end{bmatrix}$$

Los términos t_{ij} de T son:

$$t_{11} = s_{11} - \bar{s}_1 - \bar{s}_1 + \bar{s} = 1 - 0,6667 - 0,6667 + 0,6111 = 0,2777$$

$$t_{12} = s_{12} - \bar{s}_1 - \bar{s}_2 + \bar{s} = 0,8 - 0,6667 - 0,6833 + 0,6111 = 0,0611$$

$$t_{13} = s_{13} - \bar{s}_1 - \bar{s}_3 + \bar{s} = 0,2 - 0,6667 - 0,4833 + 0,6111 = -0,3389$$

$$t_{22} = s_{22} - \bar{s}_2 - \bar{s}_2 + \bar{s} = 1 - 0,6833 - 0,6833 + 0,6111 = 0,2445$$

$$t_{23} = s_{23} - \bar{s}_2 - \bar{s}_3 + \bar{s} = 0,25 - 0,6833 - 0,4833 + 0,6111 = -0,3055$$

$$t_{33} = s_{33} - \bar{s}_3 - \bar{s}_3 + \bar{s} = 1 - 0,4833 - 0,4833 + 0,6111 = 0,6445$$

Con lo que

$$T = \begin{bmatrix} 0,2777 & 0,0611 & -0,3389 \\ 0,0611 & 0,2445 & -0,3055 \\ -0,3389 & -0,3055 & 0,6445 \end{bmatrix}$$

Obsérvese que la suma de cada fila o columna de T vale 0 (excepto por errores de redondeo).

El primer paso para la diagonalización de la matriz es el cálculo de los valores propios de la misma, los cuales se obtienen resolviendo el polinomio característico de la matriz, $p(\lambda)$

$$p(\lambda) = \det(T - \lambda \cdot I) = \begin{vmatrix} 0,2777 - \lambda & 0,0611 & -0,3389 \\ 0,0611 & 0,2445 - \lambda & -0,3055 \\ -0,3389 & -0,3055 & 0,6445 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

$$0,2777 - \lambda \cdot \begin{vmatrix} 0,2445 - \lambda & -0,3055 \\ -0,3055 & 0,6445 - \lambda \end{vmatrix} - 0,0611 \cdot \begin{vmatrix} 0,0611 & -0,3055 \\ -0,3389 & 0,6445 - \lambda \end{vmatrix} - 0,3389 \cdot \begin{vmatrix} 0,0611 & 0,2445 - \lambda \\ -0,3389 & -0,3055 \end{vmatrix} = 0$$

$$\begin{aligned} & (0,2777 - \lambda) \cdot [0,0643 - (0,8890 \cdot \lambda) + \lambda^2] - 0,0611 \cdot [-0,0641 - (0,0611 \cdot \lambda)] - \\ & -0,3389 \cdot [0,0642 - (0,3389 \cdot \lambda)] = 0 \\ & -\lambda^3 + 1,1667 \cdot \lambda^2 - (0,1926 \cdot \lambda) = 0 \end{aligned}$$

Donde I es la matriz identidad. El polinomio característico es de grado 3, como corresponde a una matriz de 3×3 . Obsérvese que $\lambda = 0$ es una solución del polinomio, por lo que ya tenemos un valor propio. Como consecuencia de ello, el polinomio anterior se puede reducir un grado dividiendo por λ , con lo que nos quedará un polinomio de segundo grado fácil de resolver:

$$-\lambda^2 + 1,1667 \cdot \lambda - 0,1926 = 0 \Rightarrow \begin{cases} \lambda_1 = 0,9677 \\ \lambda_2 = 0,1990 \end{cases}$$

Así pues, los tres valores propios son 0,967, 0,1992 y 0, y la matriz diagonal D_λ es

$$D_\lambda = \begin{bmatrix} 0,9677 & 0 & 0 \\ 0 & 0,1990 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

El siguiente paso es el cálculo de los tres vectores propios (v) que forman la matriz B. Para ello se resuelve el sistema homogéneo $(T - \lambda_i \cdot I) \cdot v_i = 0$, correspondiente a cada valor propio λ_i . Así pues, el primer vector propio correspondiente al primer valor propio $\lambda_1 = 0,967$ vale (véase el apéndice matemático para métodos de resolución de sistemas de ecuaciones lineales):

$$\begin{bmatrix} 0,2777 - 0,9677 & 0,0611 & -0,3389 \\ 0,0611 & 0,2445 - 0,9677 & -0,3055 \\ -0,3389 & -0,3055 & 0,6445 - 0,9677 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} x_1 \\ y_1 \\ z_1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \Rightarrow \begin{cases} x_1 = -0,4345 \\ y_1 = -0,3814 \\ z_1 = 0,8159 \end{cases}$$

El segundo vector propio, para $\lambda_2 = 0,1992$ vale

$$\begin{bmatrix} 0,2777 - 0,1990 & 0,0611 & -0,3389 \\ 0,0611 & 0,2445 - 0,1990 & -0,3055 \\ -0,3389 & -0,3055 & 0,6445 - 0,1990 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} x_2 \\ y_2 \\ z_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \Rightarrow \begin{cases} x_2 = -0,6910 \\ y_2 = 0,7222 \\ z_2 = -0,0304 \end{cases}$$

Y el tercer vector propio, para $\lambda_3 = 0$ vale

$$\begin{bmatrix} 0,2777 - 0 & 0,0611 & -0,3389 \\ 0,0611 & 0,2445 - 0 & -0,3055 \\ -0,3389 & -0,3055 & 0,6445 - 0 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} x_3 \\ y_3 \\ z_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \Rightarrow \begin{cases} x_3 = 0,5778 \\ y_3 = 0,5778 \\ z_3 = 0,5778 \end{cases}$$

Con lo que la matriz **B** es

$$\mathbf{B} = \begin{bmatrix} -0,4345 & -0,6910 & 0,5778 \\ -0,3814 & 0,7222 & 0,5778 \\ 0,8159 & -0,0304 & 0,5778 \end{bmatrix}$$

Y, finalmente, la matriz de coordenadas principales, **W**, vale

$$\mathbf{W} = \mathbf{B} \cdot \mathbf{D}_\lambda^{1/2} = \begin{bmatrix} -0,4345 & -0,6910 & 0,5778 \\ -0,3814 & 0,7222 & 0,5778 \\ 0,8159 & -0,0304 & 0,5778 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0,9837 & 0 & 0 \\ 0 & 0,4461 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -0,4274 & -0,3083 \\ -0,3752 & 0,3222 \\ 0,8026 & -0,0136 \end{bmatrix}$$

Puesto que partíamos de una matriz de orden 3, obtenemos únicamente $3 - 1 = 2$ coordenadas principales (el último vector, la tercera coordenada principal, es un vector constante de ceros). Esta matriz consiste en las coordenadas en dimensión 2 de los 3 inventarios entre los que se ha calculado la similaridad (matriz **S**). Queda como ejercicio para el lector comprobar que $\mathbf{T} = \mathbf{W} \cdot \mathbf{W}^T$.

La representación gráfica de los inventarios en el espacio de dimensionalidad reducida definido por las dos primeras coordenadas principales (Figura 9.1) completa el ACoP y permite corroborar que los inventarios 1 y 2 son más parecidos entre ellos que con respecto al tercer inventario.

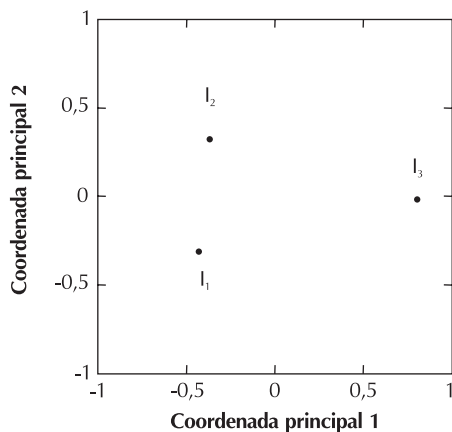


Figura 9.1. Representación de los tres inventarios del problema 9.6 (I_1 , I_2 y I_3) en el espacio reducido de las dos primeras coordenadas principales (CP_1 y CP_2).

Este ejercicio muestra la dificultad de realizar un ACoP manualmente, incluso en un caso extremadamente sencillo. Sin un ordenador con software de manejo de matrices (MATLAB, por ejemplo) o, al menos, con una buena calculadora científica, los ACoP son prácticamente irrealizables. El *applet* 9.2 permite realizar ACoPs de forma automática.

9.6. CLASIFICACIÓN DE COMUNIDADES

La clasificación es el proceso por el cual colocamos los objetos en grupos. Aquí, los objetos que clasificamos son los inventarios. Intuitivamente, una propiedad deseable de un sistema de clasificación es que si un grupo contiene los inventarios a y b y otro grupo contiene los inventarios c y d , un grupo mayor que contenga a y c contenga también b y d . Los métodos de clasificación que cumplen esta propiedad se denominan **jerárquicos**. Este tipo de clasificación es la que se emplea en taxonomía y es el único que veremos aquí. La clasificación jerárquica normalmente se representa en forma de árbol de clasificación o **dendrograma**.

Como en la ordenación, el primer paso consiste en calcular la matriz de similitudes (o de distancias o disimilitudes) con cualquiera de los métodos vistos en el apartado 9.4. A continuación se aplica un algoritmo que proporciona el correspondiente dendrograma. La parte principal del algoritmo consiste en agrupar jerárquicamente los objetos a clasificar según su distancia. Al hacerlo se van creando nuevas entidades, producto de la unión de los objetos iniciales entre sí. Una propiedad fundamental de la clasificación jerárquica es que la distancia entre estas nuevas entidades y cualquiera de los objetos restantes debe ser única. En general las distancias de que disponemos no cumplen esta propiedad y, por tanto, tenemos que convertirlas en un nuevo tipo de distancias que sí la cumplan. Estas distancias se denominan distancias **ultramétricas** y su cálculo acostumbra a constituir la parte básica del algoritmo de clasificación. Una vez disponemos de las distancias ultramétricas, obtener el dendrograma correspondiente no es más que un problema sencillo de representación gráfica. Un dendrograma o una clasificación jerárquica, es la expresión de una distancia ultramétrica sobre un conjunto finito, de inventarios, en nuestro caso.

Existen distintos métodos para transformar la disimilitud inicial en ultramétrica (del máximo, del mínimo, de la media, ...) los cuales definen otros tantos métodos de clasificación. De aplicarse uno u otro se obtiene una clasificación final distinta. Aquí únicamente veremos el método UPGMA (Unweighted Pair Group Method Using Arithmetic Averages), que es el más usado en biología. Brevemente, el proceso es el siguiente.

Partimos de una matriz de disimilitudes $D = (d_{ij})$ de orden m , donde d_{ij} es la disimilitud entre los inventarios I_i e I_j . Se trata de una matriz simétrica con ceros en la diagonal. En la práctica, basta trabajar con una de las dos mitades de la matriz, la de encima o la de debajo de la diagonal, ya que ambas son idénticas. Si se partiera de una matriz de similitudes $S = (s_{ij})$, es fácil pasar a una de disimilitudes D haciendo $d_{ij} = 1 - s_{ij}$. El algoritmo consta de los siguientes pasos:

- (1) Buscamos el menor d_{ij} .
- (2) Agrupamos los dos inventarios más próximos, I_a e I_b . A partir de este momento los inventarios I_a e I_b se consideraran como una única entidad que denotaremos (I_a, b) .
- (3) Tomemos un inventario distinto de los dos anteriores, I_k , y observemos su disimilitud con los inventarios I_a e I_b , d_{ak} y d_{bk} , respectivamente. En general, d_{ak} será distinta de d_{bk} . Como (I_a, I_b) corresponde a una única entidad, su distancia con respecto a cualquier otro inventario ha de ser también única (véase más arriba). En el caso particular del UPGMA esto se consigue de la siguiente forma

$$d_{(a,b)k} = \frac{n_a}{n_a + n_b} \cdot d_{ak} + \frac{n_b}{n_a + n_b} \cdot d_{bk} \quad 9.10$$

donde n_a y n_b son el número de elementos dentro de las entidades a y b , respectivamente. En este primer paso por el algoritmo n_a y n_b son siempre iguales a 1, pero su valor se irá incrementando a medida que agrupemos inventarios.

(4) El cálculo anterior debe repetirse para todos los inventarios distintos a I_a y a I_b . Con ello podemos formar una nueva matriz de disimilitudes de orden $m - 1$, ya que hemos agrupado dos inventarios en una sola entidad. A continuación deben repetirse los pasos 1-3 hasta que se hayan agrupado todos los inventarios.

El algoritmo anterior se ilustra en el siguiente problema.

Problema 9.7. Establecer una clasificación jerárquica entre los 5 inventarios de la matriz de disimilaridad siguiente, obtenida con el coeficiente de Jaccard.

$$\begin{array}{l} I1 \\ I2 \\ I3 \\ I4 \\ I5 \end{array} \begin{bmatrix} 0 & 0,100 & 0,200 & 0,600 & 0,500 \\ 0,100 & 0 & 0,111 & 0,556 & 0,444 \\ 0,200 & 0,111 & 0 & 0,500 & 0,556 \\ 0,600 & 0,556 & 0,500 & 0 & 0,200 \\ 0,500 & 0,444 & 0,556 & 0,200 & 0 \end{bmatrix}$$

Solución. Consideremos únicamente la matriz triangular superior. A continuación debemos buscar la menor disimilaridad de la matriz. En este caso corresponde a la que hay entre los inventarios I_1 e I_2 ($d = 0,1$). Ahora debemos recalcular la disimilaridad de los restantes inventarios con la nueva entidad formada por la unión de los inventarios I_1 e I_2 . Para ello utilizaremos el método UPGMA de la ecuación 9.10

$$d_{(1,2)3} = \frac{1}{1+1}0,200 + \frac{1}{1+1}0,111 = 0,156$$

$$d_{(1,2)4} = \frac{1}{1+1}0,600 + \frac{1}{1+1}0,556 = 0,578$$

$$d_{(1,2)5} = \frac{1}{1+1}0,500 + \frac{1}{1+1}0,444 = 0,472$$

La nueva matriz de disimilaridades es de un orden menor, y algunos de sus valores han cambiado

$$\begin{array}{l} I(1,2) \\ I3 \\ I4 \\ I5 \end{array} \begin{bmatrix} 0 & 0,156 & 0,578 & 0,472 \\ & 0 & 0,500 & 0,556 \\ & & 0 & 0,200 \\ & & & 0 \end{bmatrix}$$

La siguiente menor disimilaridad es la que hay entre los inventarios $I_{1,2}$ e I_3 ($d = 0,156$). Agrupémoslos y calculemos las nuevas distancias

$$d_{(1,2,3)4} = \frac{2}{2+1}0,578 + \frac{1}{2+1}0,500 = 0,552$$

$$d_{(1,2,3)5} = \frac{2}{2+1}0,472 + \frac{1}{2+1}0,556 = 0,500$$

La nueva matriz resultante es

$$\begin{array}{l} I(1,2,3) \\ I4 \\ I5 \end{array} \begin{bmatrix} 0 & 0,552 & 0,500 \\ & 0 & 0,200 \\ & & 0 \end{bmatrix}$$

La siguiente menor disimilaridad es la que hay entre el inventario I_4 y el I_5 , a una distancia de 0,2. Agrupémoslos y calculemos la última distancia

$$d_{(1,2,3)(4,5)} = \frac{1}{1+1}0,552 + \frac{1}{1+1}0,500 = 0,526$$

La nueva, y última matriz es

$$\begin{array}{l} I(1,2,3) \\ I(4,5) \end{array} \begin{bmatrix} 0 & 0,526 \\ & 0 \end{bmatrix}$$

Los dos grupos, $I_{1,2,3}$ e $I_{4,5}$, se agrupan a una distancia de 0,526, con lo que queda completado el proceso. Para dibujar el dendrograma, primero se unen I_1 e I_2 a una distancia de 0,1. El siguiente par en unirse es el I_3 con el grupo formado por I_1 e I_2 a 0,156. A continuación se agrupan I_4 e I_5 a una distancia de 0,2 y, finalmente, los dos grupos que tenemos se unen a una distancia mucho mayor, a 0,526. El *applet* 9.2 proporciona el dendrograma (Figura 9.2). ¿Cuántos grupos separa el dendrograma? La respuesta depende de donde efectuemos el corte. Por ejemplo, si cortamos a una distancia comprendida entre 0,16 y 0,20 obtenemos tres grupos: uno formado por I_1 , I_2 e I_3 , otro por I_4 y otro por I_5 . Si lo hacemos a una distancia entre 0,20 y 0,53 obtenemos dos grupos: uno formado por I_1 , I_2 e I_3 y el otro constituido por I_4 e I_5 .

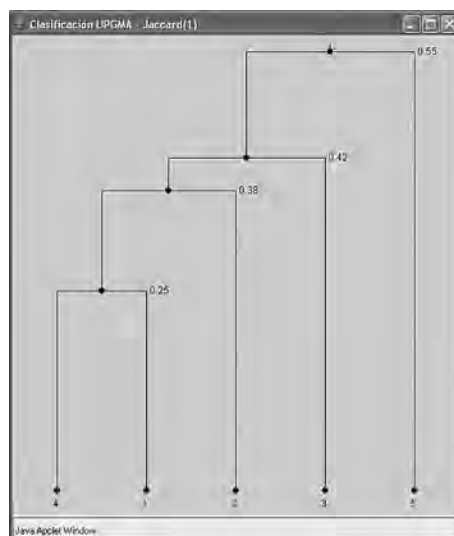


Figura 9.2. Clasificación obtenida con el *applet* 9.2 para los datos del problema 9.7.

9.7. SÍNTESIS

Si en el capítulo anterior habíamos estudiado las interacciones entre pares de especies, en éste hemos dado un paso más y nos hemos adentrado en el concepto de comunidad ecológica. El estudio de conjuntos de distintas especies implica un cambio tanto en la unidad de estudio, que ya no es el individuo sino la población en su conjunto, como en los conceptos y herramientas utilizadas. Los parámetros principales que se utilizan para describir de manera sintética una comunidad son su riqueza específica, su diversidad y su equitatividad. La diversidad es probablemente el parámetro más informativo de los tres, aunque no existe consenso sobre la mejor manera de calcularla o sobre su relación con los aspectos funcionales de la comunidad. De hecho, la existencia de una relación entre diversidad y estabilidad de las comunidades es una de las controversias con una historia más larga en ecología, y su importancia no ha hecho más que aumentar en las últimas décadas con la pérdida de biodiversidad que las actividades humanas están causando en diversas regiones de la Tierra. En cualquier caso, a menudo necesitamos descripciones más detalladas de la estructura de las comunidades, ya sea para estudiar los mecanismos que explican dicha estructura o para comparar distintas comunidades entre sí. Para ello se utilizan herramientas como las distribuciones de rango-abundancia de las especies o métodos de estadística multivariante que nos permiten ordenar o clasificar las comunidades según su similitud. Esta similitud se



puede basar tanto en la presencia/ausencia de las especies como en medidas cuantitativas más precisas, como la abundancia de cada especie en cada comunidad.

9.8. APPLETS DE LOS MODELOS

Applet 9.1. Descriptores básicos de la comunidad

Este *applet* calcula algunos de los parámetros descriptivos de la comunidad que hemos visto en este capítulo, como la diversidad y equitatividad de Shannon y la estimación del número de especies en una submuestra por el método de la rarefacción.

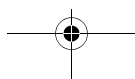
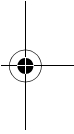
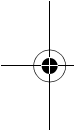
Applet 9.2. Ordenación y clasificación de comunidades

Este *applet* calcula las similitudes de Jaccard, la distancia euclídea y la correlación de Pearson entre distintos inventarios constituidos por observaciones de presencia o abundancia de especies. A continuación permite clasificar los inventarios según el criterio UPGMA y ordenarlos según un análisis de coordenadas principales (ACoP). El *applet* también proporciona salidas gráficas, como el dendrograma de clasificación jerárquica (Figura 9.2) y la representación en dimensión 2 de las coordenadas principales de los inventarios.

9.9. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 9.8. ☉ Se han muestreado con trampas de caída las hormigas de un campo de cítricos de la provincia de Tarragona durante dos años consecutivos (Espadaler *et al.* datos inéditos). ¿Podríamos afirmar que hay menos especies de hormigas en este campo en el año 2004 que en el año 2003?

Especie	2004	2003
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	13	13
<i>Formica subrufa</i>	915	644
<i>Formica rufibarbis</i>	5	40
<i>Pheidolle pallidula</i>	268	1608
<i>Lasius grandis</i>	274	106
<i>Camponotus forelli</i>	0	1
<i>Camponotus aethiops</i>	0	1
<i>Messor structor</i>	4	1
<i>Messor barbarus</i>	6	7
<i>Messor bouvieri</i>	0	2
<i>Solenopsis sp.</i>	2	2
<i>Pyramica membranifera</i>	0	1
<i>Tetramorium semilaeve</i>	3	4



Solución. El año 2003 se recogieron hormigas de 13 especies y en el año 2004 sólo de 9. Podríamos pensar que, efectivamente, hubiera disminuido la riqueza de especies de hormigas en este campo. No obstante, observemos que el año 2003 también se recogieron más individuos que en el 2004 ($N_{2003} = 2430$ ind. y $N_{2004} = 1940$ ind.). Para que las dos muestras sean más comparables entre sí podemos utilizar el método de la rarefacción para ver cuál hubiera sido la riqueza de un número determinado de individuos tomados al azar de ambas muestras. Para ello podemos utilizar el *applet* 9.1. Podemos repetir el procedimiento de rarefacción para diversos valores de n (100, 200, ..., 500) y comparar el intervalo de confianza de S para ambas muestras.

n rarefacción	2004	2004	2003	2003
	S promedio	S int. 95%	S promedio	S int. 95%
100	4,80	3-7	4,94	3-7
200	6,02	4-8	6,09	4-8
300	6,80	5-9	6,76	5-9
400	7,38	5-9	7,42	5-10
500	7,88	6-9	7,90	6-10

Observemos que tanto los valores medios de S en las muestras rarificadas como los intervalos de confianza del 95% para S son muy parecidos en los años 2003 y 2004. Por lo tanto, debemos rechazar la idea de que el número de especies de hormigas haya disminuido entre 2003 y 2004.

En este ejemplo el esfuerzo de muestreo fue el mismo en los dos años, por lo que podríamos considerar innecesaria la estandarización por el número de individuos. Sin embargo, la primavera de 2004 fue mucho más fría que la de 2003, por lo que la actividad de las hormigas fue menor. El cálculo anterior muestra que la menor riqueza específica del año 2004 podría ser simplemente el reflejo de la distinta actividad de las hormigas en los dos años, y no de que se hubiera empobrecido la comunidad.

Problema 9.9. ☼ Durante el año 2002 se muestrearon mensualmente los artrópodos de las copas de 16 árboles de una plantación de cítricos en la provincia de Tarragona. Las hormigas se clasificaron hasta nivel de especie con los siguientes resultados (Espadaler *et al.* datos inéditos). ¿Cómo varía la diversidad de Shannon a lo largo del año?

	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Dic
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	12	3	19	10						
<i>Plagiolepis pygmaea</i>		42	53	34	46	37	15	1	2	
<i>Formica subrufa</i>			2	7	5	8	14	1		
<i>Formica rufibarbis</i>		2	3	11	14	12	14	8	1	
<i>Pheidole pallidula</i>				43	13	5	20	23	4	
<i>Camponotus sylvaticus</i>				6		5				
<i>Camponotus aethiops</i>				1	1					
<i>Lasius grandis</i>				1			25	28	4	

Solución. Si utilizamos el *applet* 9.1 para calcular las diversidades obtenemos los siguientes resultados:

	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Dic
<i>H</i>	0,00	0,59	1,19	2,28	1,66	1,84	2,28	1,63	1,82	0,00

En invierno las hormigas no salen casi a la superficie, por lo que su abundancia (y diversidad) es muy baja. En la primavera su diversidad aumenta hasta un máximo en mayo; en verano disminuye algo, para luego aumentar nuevamente en agosto e ir disminuyendo paulatinamente durante el otoño.

Problema 9.10. ✎ Martínez-Vilalta *et al.* (2002) compararon la composición de la comunidad de aves passeriformes de distintos tipos de carrizales en el Delta del Ebro. En la tabla siguiente se presenta un resumen de sus resultados:

	Tipo I	Tipo II	Tipo III	Tipo IV
Puntos muestreo (pt.)	5	9	8	46
Abundancia media (ind.·pt. ⁻¹)	11,4	6,22	8,13	7,78
<i>N</i> especies detectadas	7	7	5	8
Lista de especies y abundancias (ind.·pt. ⁻¹)				
<i>Cettia cetti</i>	17	0	0	122
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	12	21	30	74
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	11	13	19	59
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	10	9	0	50
<i>Locustella luscinioides</i>	5	5	11	42
<i>Cisticola juncidis</i>	1	4	3	6
<i>Panurus biarmicus</i>	0	2	0	4
<i>Emberiza cia</i>	1	2	2	1

El número de puntos de muestreo es proporcional a la superficie ocupada por cada hábitat. El tipo de hábitat IV corresponde a las comunidades de carrizal típicas en el Delta. Éstas dan lugar a comunidades de “tipo I” en zonas con suelos orgánicos, de “tipo II” en áreas salinas, y de “tipo III” en las zonas donde la gestión antrópica (quema y aportes de agua dulce) han propiciado el desarrollo de carrizales muy densos y de porte elevado. ¿Cómo se puede comparar la riqueza de los distintos tipos de comunidades? ¿sugieren los resultados un efecto de las prácticas de gestión?

Solución. El esfuerzo de muestreo es muy distinto en los distintos hábitats y, por tanto, necesitamos algún modo de estandarizar las riquezas observadas. Para ello utilizaremos el método de la rarefacción. En este caso lo más razonable es estandarizar según el área muestreada (número de puntos de muestreo), y no según el número de individuos observados, ya que lo que queremos saber es si la riqueza de las comunidades es distinta tomando en consideración el hecho que las abundancias pueden ser también distintas en los distintos tipos de carrizal. El primer paso es pues calcular el número de individuos que habríamos observado en cada hábitat si el número de puntos de muestreo hubiera sido el mismo en todos ellos. Si usamos las abundancias que se proporcionan en la tabla y tomamos como referencia el hábitat con menor esfuerzo de muestreo (tipo I, con sólo cinco puntos de muestreo), obtenemos que el número de individuos observado hubiera sido 57 en el hábitat tipo I, 31 en el II, 41 en el III y 39 en el IV. Ahora ya podemos aplicar el método de la rarefacción para calcular la riqueza correspondiente a este número de individuos en cada hábitat:

$$S_{II} = \sum_{i=1}^7 \left[1 - \frac{\binom{56-N_i}{31}}{\binom{56}{31}} \right] = 6,58 ; \quad S_{III} = \sum_{i=1}^5 \left[1 - \frac{\binom{65-N_i}{41}}{\binom{65}{41}} \right] = 4,80 ; \quad S_{IV} = \sum_{i=1}^8 \left[1 - \frac{\binom{358-N_i}{39}}{\binom{358}{39}} \right] = 5,95$$

La riqueza de la comunidad de tipo "I" no varía (= 7), puesto que es la que hemos utilizado como referencia para estandarizar las demás comunidades. La comunidad "I" es, pues, la más rica. Dado que la comunidad "III" es la más pobre en especies, los resultados sugieren que la gestión de los carrizales resulta en un empobrecimiento de sus comunidades orníticas. Si utilizamos el *applet* 9.1 para calcular los intervalos de confianza del 95% correspondientes a las estimas anteriores, obtenemos que para la comunidad "III" el número esperado de especies está entre 4 y 5, mientras que en las demás comunidades éste es siempre superior a 5.

Problema 9.11. En dos trabajos publicados en los años 1957 y 1960 Robert MacArthur estudió el problema de las distribuciones de abundancia de las especies partiendo de suposiciones teóricas explícitas sobre la organización de las comunidades. En estos trabajos MacArthur definió un tipo de distribución que él denominó "de varilla quebrada", la cual supone que no hay solapamiento entre los nichos de las distintas especies. Según esta distribución, la abundancia de la especie r es

$$n_r = \frac{N}{S} \cdot \sum_{i=1}^r \frac{1}{S-i+1}$$

donde N es el número total de individuos, S el número de especies, e $i = 1$ corresponde a la especie más rara. Ajustar los datos del problema anterior, sumando las abundancias para todos los hábitats, utilizando la distribución de varilla quebrada y la distribución geométrica que hemos visto en el apartado 9.3. ¿Se ajustan los datos mejor a una distribución que a la otra?

Solución. Para la distribución geométrica tenemos que el parámetro k , estimado como la proporción de individuos de la especie más abundante, vale $139/536 = 0,26$. Las abundancias correspondientes a ambas distribuciones se muestran en la tabla siguiente.

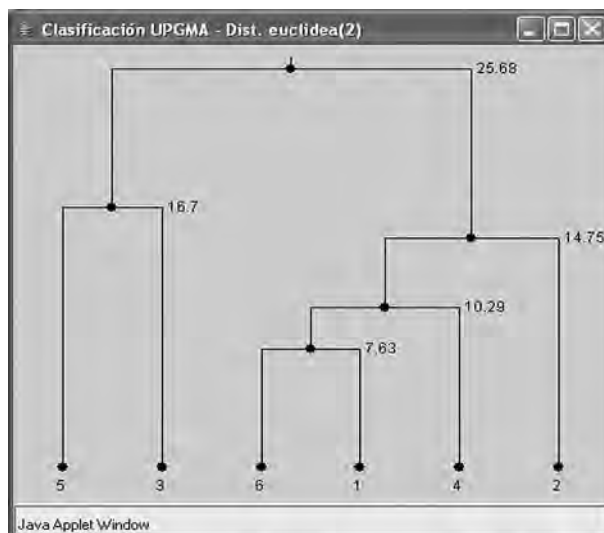
Especie	N_{total}	$N_{varilla}$	$N_{geom.}$	$\chi^2_{varilla}$	$\chi^2_{geom.}$
<i>Cettia cetti</i>	139	182	139	10,20	0,00
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	137	115	103	4,17	11,26
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	102	82	76	5,10	8,69
<i>Acrocephalus melanopogon</i>	69	59	56	1,60	2,78
<i>Locustella luscinioides</i>	63	43	42	9,87	10,71
<i>Cisticola juncidis</i>	14	29	31	7,85	9,31
<i>Panurus biarmicus</i>	6	18	23	7,95	12,52
<i>Emberiza cia</i>	6	8	17	0,67	7,12
TOTAL	536	536	487	47,41	62,38

Observamos que ambas distribuciones parecen ajustar los datos razonablemente. Sin embargo, si utilizamos un test estadístico para valorar si los ajustes son realmente significativos observamos que, en ambos casos, el valor de χ^2 es muy superior al valor crítico para 6 grados de libertad ($= n - 2$) y un nivel de significación del 5% ($\chi^2_{0,05} = 12,59$). Por tanto, ninguna de las dos distribuciones describe adecuadamente la distribución de abundancias de las especies de esta comunidad.

Problema 9.12. El segundo Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña (Gracia *et al.* 2000-2004) muestreó 6 parcelas en el municipio de Vilaplana, en Tarragona. El área basal (m²/ha) de las distintas especies encontradas en cada parcela se encuentra en la siguiente tabla. ¿Podemos establecer alguna agrupación de los 6 inventarios?

	<i>I</i> ₁	<i>I</i> ₂	<i>I</i> ₃	<i>I</i> ₄	<i>I</i> ₅	<i>I</i> ₆
Altitud (m)	630	630	1000	660	1005	670
<i>Quercus ilex</i>	12,0	3,0		9,3		19,2
<i>Q. canariensis</i>		9,0				
<i>Q. cerrioides</i>						2,5
<i>Pinus halepensis</i>		1,0		7,4		
<i>P. sylvestris</i>			13,0		29,7	
<i>A. unedo</i>				1,0		0,3

Solución. Utilizaremos el *applet* 9.2 con 6 inventarios y 6 especies. Puesto que disponemos de datos cuantitativos utilizaremos la distancia euclídea como medida del grado de separación entre los inventarios. En primer lugar debemos entrar los datos (no los de la fila correspondiente a la altitud de las parcelas, que se proporciona únicamente para facilitar la interpretación de los resultados) y calcular la matriz de distancias euclídeas entre todos los pares de inventarios. A continuación podemos proceder a la realización del dendrograma correspondiente. Los resultados indican que hay 2 grandes tipos de comunidades: (1) los inventarios 3 y 5, correspondientes a pinares de *P. sylvestris*; (2) el resto, en los que siempre hay encinas, aparte de otras especies, pero no *P. sylvestris*. El primer grupo de inventarios corresponde a bosques situados por encima de los 1000 m, mientras que los segundos se encuentran entre 600 y 700 m de altitud.



Problema 9.13. Los datos siguientes pertenecen a algunos inventarios de plantas en los Monegos (Zaragoza) y se han tomado de un estudio de J. Braun-Blanquet y de O. de Bolós (1957). En base a estos datos ¿qué inventarios son más parecidos? Utilizar las técnicas de ordenación y de clasificación del *applet* 9.2.

	<i>I</i> ₁	<i>I</i> ₂	<i>I</i> ₃	<i>I</i> ₄	<i>I</i> ₅	<i>I</i> ₆	<i>I</i> ₇	<i>I</i> ₈
<i>Linum narbonense</i>	+				+			
<i>Scorzonera hispanica</i>	+							
<i>Sideritis hirsuta</i>	+		+					
<i>Koeleria vallesiana</i>	+		+		+			+
<i>Helianthemum myrtifolium</i>	+	+			+			
<i>Helianthemum pilosum</i>	+							
<i>Brachypodium ramosum</i>	+		+		+		+	+
<i>Thymus vulgaris</i>	+	+	+	+	+		+	+
<i>Phlomis lichnitis</i>					+			
<i>Gypsophila hispanica</i>		+	+	+		+		
<i>Helianthemum squamatum</i>		+		+		+		+
<i>Rosmarinus officinalis</i>				+				+
<i>Artemisia herba-alba</i>		+				+		
<i>Ononis tridentata</i>			+				+	+
<i>Herniaria fruticosa</i>			+	+		+	+	+

Solución. Puesto que únicamente disponemos de datos de presencia-ausencia deberemos utilizar el índice de Jaccard. La matriz de similitudes es simétrica y contiene unos en la diagonal, como corresponde a la comparación de un inventario consigo mismo

$$S = \begin{bmatrix} 1 & 0,182 & 0,364 & 0,083 & 0,556 & 0,000 & 0,200 & 0,250 \\ 0,182 & 1 & 0,200 & 0,429 & 0,222 & 0,500 & 0,125 & 0,200 \\ 0,364 & 0,200 & 1 & 0,333 & 0,300 & 0,222 & 0,571 & 0,556 \\ 0,083 & 0,429 & 0,333 & 1 & 0,100 & 0,500 & 0,286 & 0,500 \\ 0,556 & 0,222 & 0,300 & 0,100 & 1 & 0,000 & 0,250 & 0,300 \\ 0,000 & 0,500 & 0,222 & 0,500 & 0,000 & 1 & 0,143 & 0,222 \\ 0,200 & 0,125 & 0,571 & 0,286 & 0,250 & 0,143 & 1 & 0,571 \\ 0,250 & 0,200 & 0,556 & 0,500 & 0,300 & 0,222 & 0,571 & 1 \end{bmatrix}$$

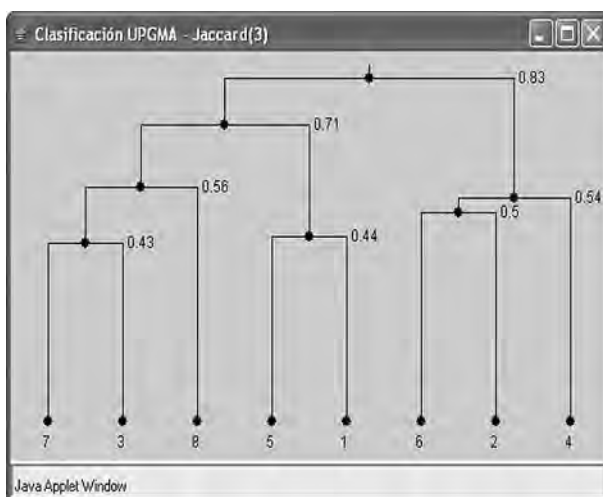
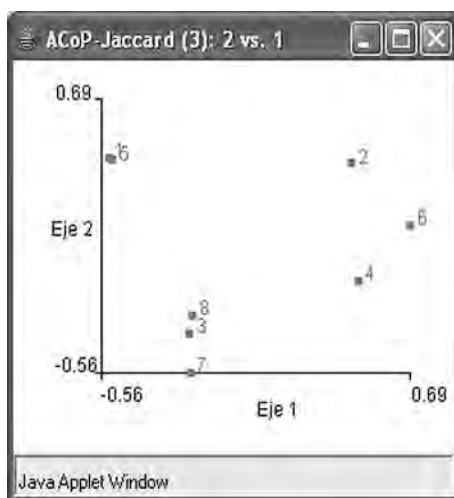
Una vez obtenida la matriz de similitudes podemos proceder a realizar los demás análisis. La ordenación (ACoP) proporciona la siguiente matriz de coordenadas principales

$$W = \begin{bmatrix} 0,549 & -0,433 & -0,026 & 0,371 & 0,094 & 0,287 & -0,060 & 0 \\ -0,445 & -0,446 & -0,137 & -0,308 & 0,385 & -0,013 & -0,080 & 0 \\ 0,216 & 0,345 & -0,305 & 0,242 & 0,172 & -0,367 & 0,109 & 0 \\ -0,474 & 0,131 & 0,449 & 0,146 & 0,072 & 0,059 & 0,314 & 0 \\ 0,527 & -0,419 & 0,179 & -0,279 & -0,27 & -0,226 & 0,107 & 0 \\ -0,673 & -0,144 & -0,239 & 0,163 & -0,045 & -0,002 & -0,111 & 0 \\ 0,212 & 0,525 & -0,245 & -0,303 & -0,075 & 0,313 & 0,132 & 0 \\ 0,089 & 0,440 & 0,324 & -0,031 & 0,027 & -0,050 & -0,411 & 0 \end{bmatrix}$$

La primera columna de la matriz es la primera coordenada principal (CP), la segunda columna, la segunda CP, etc. La última columna es un vector constante correspondiente a la última CP de valor propio 0. El *applet* proporciona también los valores propios, fundamentales para la correcta interpretación del análisis

$$D_{\lambda} = [1,554 \ 1,189 \ 0,568 \ 0,509 \ 0,435 \ 0,372 \ 0,331 \ 0]$$

En la segunda fila de la salida del *applet* se ha calculado la proporción de variancia total explicada por cada coordenada principal, que no es más que el valor propio correspondiente dividido por la suma de todos los valores propios. En nuestro caso la primera CP contiene el 31,3% de la información original, la segunda CP el 24%, etc. En conjunto, las dos primeras CP explican el 55,3% de la variancia total. Si representamos los 8 inventarios en el plano formado por las dos primeras CP observamos que se forman 3 grupos de inventarios: (1) 1 y 5; (2) 2, 4 y 6; (3) 3, 7 y 8.



A partir de la matriz de similaridades también se puede obtener una representación de los datos en forma de dendrograma, con lo que obtenemos los mismos tres grupos de inventarios que ya habíamos identificado con el análisis de coordenadas principales.

9.10. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 9.14. ☉ Se ha estudiado el efecto de la presencia de hormigas sobre los heterópteros de las copas de una plantación de cítricos de la provincia de Tarragona (Ribes *et al.* 2004). Concretamente, se han comparado árboles en los que se ha impedido el acceso a las copas de insectos caminadores, hormigas básicamente, poniendo cola en el tronco (árboles P), con árboles control (árboles C). Los resultados, para el año 2003, se muestran en la tabla siguiente. ¿Hay alguna evidencia de que la presencia de hormigas afecte la riqueza de heterópteros en estos árboles?

Especie	C	P
<i>Orius laevigatus</i>	10	59
<i>Orius laticollis</i>	1	18
<i>Orius horvathi</i>	14	10
<i>Cardiastethus fasciventris</i>	0	3
<i>Cardiastethus nazareus</i>	0	3
<i>Deraeocoris lutescens</i>	1	3
<i>Pilophorus perplexus</i>	1	0
<i>Taylorilygus apicalis</i>	1	0
<i>Pinalitus conspurcatus</i>	0	2
<i>Closterotomus trivialis</i>	1	0
<i>Atractotomus parvulus</i>	0	1
<i>Nezara viridula</i>	5	7
<i>Graphosoma lineatum</i>	1	0
<i>Nysius graminicola</i>	0	2
<i>Nysius thymi</i>	7	12
<i>Nysius immunis</i>	1	2
<i>Graptostethus servus</i>	6	2
<i>Oxycarenus lavaterae</i>	78	59
<i>Heterogaster urticae</i>	8	13
<i>Geocoris megacephalus</i>	0	1
<i>Spilostethus pandurus</i>	0	1
<i>Campotopus lateralis</i>	1	1

Problema 9.15. ¿Cuántas especies distintas hay en la Tierra? Desgraciadamente no lo sabemos, ni siquiera aproximadamente. El número de especies descritas actualmente es del orden de 1,8 millones, pero este número crece continuamente a medida que se describen nuevas especies, particularmente en los trópicos. Hasta la década de 1980 se creía que el número total debería hallarse entre 2 y 3 millones de especies. Sin embargo, estimas basadas en estudios de la riqueza de artrópodos en las copas de árboles tropicales arrojaron cifras mucho más altas (Erwin 1982, 1983). En estos estudios Erwin encontró unas 1100 especies de escarabajos viviendo en las copas de una única especie de árbol tropical, *Luehea seemanii*, en Panamá. Simplificando un poco, el argumento que Erwin utilizó para pasar de esta cifra a una estima del número de especies en la Tierra es el siguiente: (1) globalmente, el 15% de los escarabajos son huéspedes específicos de *Luehea seemanii*, (2) los escarabajos representan, en promedio, el 40% del total de especies de insectos, (3) por cada dos huéspedes específicos en la copa hay otro insecto específico que vive en el resto del árbol o en sus inmediaciones, (4) hay unas 50.000 especies de árboles tropicales. (a) ¿Cuántas especies de insectos estimó Erwin que habitaban en bosques tropicales? (b) Comentar críticamente las suposiciones en que se basa la estima anterior.

Problema 9.16. ☉ La siguiente tabla corresponde a la distribución de árboles por especies en el Parque Nacional de Aigüestortes, en el Pirineo de Lérida (Gracia *et al.* 2000-2004). (a) Calcular la diversidad de Shannon. (b) ¿Si alguien nos dijera que ha ido allí y que ha muestreado 100 árboles al azar, de cuántas especies se esperaría que fueran?

Especie	N
<i>Abies alba</i>	14.705
<i>Alnus glutinosa</i>	212
<i>Betula pendula</i>	7499
<i>Crataegus monogyna</i>	35
<i>Fagus sylvatica</i>	646
<i>Fraxinus excelsior</i>	398
<i>Pinus sylvestris</i>	11.601
<i>Pinus uncinata</i>	31.418
<i>Populus tremula</i>	28
<i>Quercus petraea</i>	1453
<i>Salix caprea</i>	391
<i>Sorbus aria</i>	74
<i>Sorbus aucuparia</i>	753

Problema 9.17. A continuación se presentan los resultados de los censos de anátidas (patos) hibernantes en el Parque Natural del Delta del Ebro para los años 1975, 1985 y 1995 (Albert Martínez-Vilalta com. pers.). ¿Qué ocurre con el número total de individuos? ¿y con la diversidad? ¿cómo se explicarían los resultados?

Especie	N_{1975}	N_{1985}	N_{1995}
<i>Anser anser</i>	0	15	574
<i>Tadorna tadorna</i>	28	308	398
<i>Anas platyrhynchos</i>	4840	17.175	42.017
<i>Anas crecca</i>	1320	12.875	5860
<i>Anas acuta</i>	3300	236	3065
<i>Anas strepera</i>	740	4119	530
<i>Anas penelope</i>	6560	8124	5290
<i>Anas clypeata</i>	4780	5015	10.282
<i>Aythya ferina</i>	2620	5015	3928
<i>Aythya fuligula</i>	400	31	354
<i>Netta rufina</i>	36	1832	3763

Problema 9.18. Margalef & Gutiérrez (1983) compararon la diversidad de comunidades ecológicas con la de sistemas contruidos por el hombre, como circuitos electrónicos o modelos de Mecano. Comentar las similitudes y las principales diferencias esperadas entre la estructura y la diversidad de éstos últimos y la de los sistemas ecológicos.

Problema 9.19. Desde 1994 existe en Cataluña un programa de seguimiento a largo plazo de las poblaciones de mariposas diurnas (CBMS, <http://www.museugranollers.org/~cbms/index.php>). En la tabla siguiente se presentan los resultados de los censos de Licénidos correspondientes a la estación de Cal Punta-rrí (Montmell) para la primera mitad del 2003 (Elliott & Stefanescu, resultados no publicados). Calcular la diversidad y la equitatividad de Shannon correspondientes a cada censo. ¿Cuándo se produce el máximo de diversidad? ¿corresponde éste con el máximo número de individuos? ¿y con el de especies?

Especie	4 marzo	20 marzo	4 abril	24 abril	4 mayo	20 mayo	4 junio
<i>Satyrrium esculi</i>							33
<i>Callophrys rubi</i>		2	1	4	1		
<i>Lycaena phlaeas</i>							
<i>Tomares ballus</i>				2			
<i>Cupido minimus</i>					2		
<i>Cupido osiris</i>						13	6
<i>Celastrina argiolus</i>	2	4	4	1			1
<i>Glaucopsyche melanops</i>			2	7	5		
<i>Glaucopsyche alexis</i>					4	15	1
<i>Pseudophilotes panoptes</i>			7	2	5		
<i>Agrodiaetus escheri</i>							9
<i>Agrodiaetus thersites</i>					10	4	16
<i>Lysandra hispana</i>						1	1
<i>Lysandra bellargus</i>							1
<i>Polyommatus icarus</i>				2	6	12	19

Problema 9.20. ✎ En el problema 9.15 hemos visto que, aunque no sabemos la cifra exacta, el número de especies que habitan la Tierra es muy elevado. ¿Cuál es el motivo de esta enorme diversidad? Se trata de un problema clásico en ecología, cuya resolución ha sido abordada por algunos de los ecólogos más brillantes del siglo XX. El artículo *Homage to Santa Rosalia; or, why are there so many kinds of animals?* (Hutchinson 1959), por ejemplo, versión escrita del primer discurso que G. E. Hutchinson pronunció como presidente de la American Society of Naturalists, es uno de los artículos más famosos de la historia de la ecología. ¿Cuáles son los motivos que podrían explicar la enorme diversidad de formas vivas?

Problema 9.21. El concepto de diversidad en ecología no se limita a la diversidad de especies de una comunidad. Una de las medidas estándar para caracterizar la dieta de una población, por ejemplo, consiste en calcular la diversidad de organismos que la componen. Pedrocchi *et al.* (2002) compararon la dieta de la gaviota de Audouin (*Larus audouinii*) en las dos mayores colonias de la especie, ambas en el Mediterráneo occidental (Delta del Ebro e islas Chafarinas). Sus resultados (% de cada grupo taxonómico en la dieta) se muestran en la tabla siguiente.

Táxon	Crías Ebro	Crías Chaf.	Adultos Ebro	Adultos Chaf.
O. Clupeiformes	50,0	27,8	55,2	45,5
O. Perciformes	33,3	20,0	31,0	26,6
O. Anguilliformes	16,7	0,0	0,0	7,7
O. Gadiformes	0,0	2,2	1,7	4,9
O. Pleuronectiformes	0,0	0,0	6,9	0,0
O. Zeiformes	0,0	0,0	1,7	0,0
O. Atheriniformes	0,0	8,9	0,0	2,1
Otros peces indeterminados	0,0	8,9	0,0	7,0
Cl. Aves	0,0	0,0	1,7	0,0
O. Sepioida	0,0	0,0	1,7	2,8
O. Isopoda	0,0	16,7	0,0	0,0
O. Orthoptera	0,0	14,4	0,0	1,4
O. Hymenoptera	0,0	0,0	0,0	0,7
Basura orgánica	0,0	0,0	0,0	1,4
Frutos y semillas	0,0	1,1	0,0	0,0

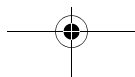
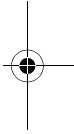
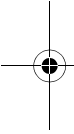
Aunque la gaviota de Audouin se considera un especialista en la captura de Clupeiformes, es bien sabido que se alimenta también de los descartes de los barcos de pesca de arrastre. Se sabe también que la flota de pesca que opera en las cercanías del Delta del Ebro es mucho mayor que la que faena en las Chafarinas. Calcular la diversidad taxonómica de la dieta de crías y adultos en ambas localidades. ¿A qué se pueden deber las diferencias en la diversidad de la dieta entre localidades? ¿y entre edades?

Problema 9.22. ☉ Ordenar y clasificar con el *applet* 9.2 los distintos estados sucesionales de las comunidades de aves nidificantes estudiadas por Johnson & Odum (1956) en Georgia, EE.UU. (tabla de datos en el problema 10.24). ¿Se corresponden los resultados obtenidos con la clasificación que hacen ellos de los 4 estadios sucesionales basados en la vegetación? Utilizar primero el índice de Jaccard y luego el logaritmo de la distancia euclídea.

Problema 9.23. ☉ Bosch *et al.* (1997) estudiaron los insectos polinizadores que visitaban distintas especies de plantas en una comunidad herbácea de Canet de Mar (Barcelona). La tabla siguiente muestra el número de visitas

que un insecto de un grupo determinado realizó a flores de las 17 especies estudiadas. (a) Efectuar una clasificación jerárquica de los 10 grupos de insectos basada en las visitas que efectuaron a las 17 especies de plantas. (b) A menudo es totalmente legítimo plantear la pregunta al revés, es decir intercambiar especies por inventarios, en la jerga del capítulo. Efectuar una clasificación jerárquica de las 17 plantas estudiadas basándose en los 10 grupos de insectos polinizadores considerados. En ambos casos utilizar el *applet* 9.2 con el índice de correlación y con transformación logarítmica de los datos e interpretar los resultados. [Nota: para interpretar mejor el apartado (b) buscar en una flora la familia a que pertenece cada una de las plantas de la tabla.]

Planta	Polinizador									
	1. Apis	2. Abejorros	3. Abejas grandes	4. Abejas pequeñas	5. Hormigas	6. Coleópteros	7. Dípteros	8. Sifidos (Dípteros)	9. Mariposas	10. Heterópteros
1 <i>Andryala integrifolia</i>	5	0	0	34	42	1	0	5	1	28
2 <i>Brassica fruticulosa</i>	10	0	0	40	16	8	5	26	1	0
3 <i>Centaurea aspera</i>	28	0	2	18	19	32	0	0	0	9
4 <i>Daucus carota</i>	0	0	0	6	392	162	7	0	0	0
5 <i>Euphorbia segetalis</i>	0	0	0	11	13	71	8	5	0	0
6 <i>Foeniculum vulgare</i>	0	0	0	136	97	1129	62	30	0	0
7 <i>Galactites tomentosa</i>	20	0	0	10	37	77	0	1	0	0
8 <i>Lathyrus climenum</i>	40	0	4	0	0	0	0	0	0	0
9 <i>Lathyrus latifolius</i>	98	0	8	0	0	8	0	0	0	0
10 <i>Lobularia maritima</i>	1	0	0	12	66	10	35	5	4	0
11 <i>Ononis natrix</i>	0	2	14	13	7	16	0	0	0	0
12 <i>Papaver rhoeas</i>	2	0	1	3	34	0	0	0	0	0
13 <i>Psoralea bituminosa</i>	12	15	16	5	5	46	0	0	1	0
14 <i>Reichardia picroides</i>	0	0	0	18	29	1	1	1	0	0
15 <i>Scabiosa atropurpurea</i>	100	2	21	23	43	19	9	2	14	0
16 <i>Sedum sediforme</i>	21	6	35	26	11	5	2	0	0	0
17 <i>Sonchus tenerrimus</i>	4	0	0	17	18	7	6	2	0	6





10. SUCESIÓN Y PERTURBACIÓN

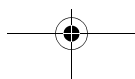
En el capítulo anterior hemos tratado las comunidades ecológicas como si fueran entidades estáticas. La realidad está muy lejos de ser así: las comunidades cambian con el tiempo y el estudio de su dinámica temporal es tan antiguo como la propia ecología. Los cambios que experimentan las comunidades vienen determinados por dos procesos muy distintos. Por una parte existe un proceso por el que unas especies son sustituidas por otras de una manera más o menos predecible y en el que, generalmente, la comunidad va adquiriendo mayor complejidad y biomasa. Este cambio continuo se denomina sucesión ecológica. Por otra parte, de vez en cuando la estructura de la comunidad cambia completamente, simplificándose, como consecuencia de una perturbación (huracán, incendio, ...). Sucesión y perturbación, a pesar de ser dos procesos antagónicos, van siempre unidos, y uno y otro se suceden en el tiempo de forma inexorable.

Después de una perturbación muy intensa (una erupción volcánica que deja una colada de roca nueva y estéril en la superficie terrestre, por ejemplo) se produce lo que se denomina una **sucesión primaria**, en la cual primero algunos organismos colonizan el nuevo espacio y, con el tiempo, se forma suelo y se desarrolla una comunidad más compleja dominada, típicamente, por plantas superiores. A menudo las perturbaciones no son tan intensas (un incendio de moderada intensidad, una sequía severa) y no implican la destrucción total de la vegetación original. En esos casos hablamos de **sucesión secundaria**: la perturbación resulta también en cambios en la composición y estructura de la comunidad pero en general éstos están más determinados por el tipo de comunidad preexistente. Dos consideraciones son relevantes. La primera es que el tamaño y la intensidad de las perturbaciones se han de considerar en relación a la comunidad considerada: una lluvia torrencial puede tener efectos devastadores en un prado pero, en cambio, pasar prácticamente inadvertida en un bosque cercano. La segunda es que actualmente las perturbaciones más extendidas tienen un origen antrópico.

Existe una forma muy elegante de modelar los cambios por sucesión y perturbación en una comunidad biológica basada en una técnica procedente de la teoría de la probabilidad denominada **cadena de Markov**. Esta técnica permite predecir los cambios en un sistema basándose en las **probabilidades de transición** de unos estados a otros. En el caso que nos ocupa, estos estados son las distintas fases por las que va pasando una comunidad a lo largo del tiempo. El estudio de este modelo es el principal objeto de este capítulo. Como veremos en seguida el método de las cadenas de Markov presenta muchos paralelismos con las matrices de proyección de la población que hemos utilizado en el capítulo 6.

10.1. MODELO DE SUCESIÓN ECOLÓGICA BASADO EN CADENAS DE MARKOV

Consideremos que una comunidad se puede clasificar en un número finito de estadios excluyentes, de forma que en un momento determinado ésta se encuentre en solamente uno de ellos y que siempre sea posible decidir en cual. Para ello a menudo es necesario recurrir a las técnicas de ordenación y



David Tilman



Nacido en el estado de Illinois (EE.UU.) en 1949, David Tilman es uno de los ecólogos vivos más influyentes. Desde sus estudios sobre competencia entre especies de algas en el lago Michigan (EE.UU.), base de su tesis doctoral, Tilman ha sabido combinar teoría y experimentos de un modo particularmente fértil. En estos primeros estudios Tilman se dio cuenta de que era posible predecir la abundancia de especies competidoras fijándose simplemente en algunas características básicas de las especies, como sus tasas de absorción de nutrientes y sus eficiencias en el uso de éstos. A partir de estas observaciones ideó una nueva teoría de la competencia basada en el uso de los recursos. Después de completar su tesis en 1976, Tilman consiguió una plaza de profesor en la Universidad de Minnesota, donde todavía trabaja. A principios de la década de 1980 estableció una serie de experimentos a largo plazo para evaluar sus teorías acerca de la competencia en ecosistemas terrestres. Estos experimentos siguen en activo actualmente y han dado lugar a algunos de los estudios más influyentes de las últimas décadas en ecología. En particular, sus resultados han mostrado que, en contra de lo que se creía, la biodiversidad es generalmente una fuerza estabilizadora de las comunidades: si bien es cierto que la dinámica de las especies individuales a menudo se vuelve más inestable cuando aumenta la diversidad, el sistema en su conjunto (la comunidad) se hace más estable. Con estos trabajos Tilman contribuyó a fundar uno de los campos más prominentes de la ecología actual, tanto teórica como aplicada: el estudio del papel de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas.

clasificación de comunidades vistas en el capítulo 9. Un ejemplo podría ser la vegetación natural en un lugar de clima mediterráneo, en el que se podrían considerar los siguientes estadios: (1) terreno recién quemado, con poca o muy poca vegetación; (2) vegetación arbustiva densa con ningún o pocos árboles; y (3) vegetación dominada por el estrato arbóreo. En cualquier caso deberíamos ser siempre capaces de asignar una comunidad dada a alguno de los estadios considerados. Denominemos $e_{i,t}$ a la proporción de espacio ocupado por el estadio i -ésimo de la comunidad en el instante t . Denominemos \mathbf{E}_t al vector columna que agrupa a todos los $e_{i,t}$ en el momento t : $\mathbf{E}_t = (e_{1,t} \ e_{2,t} \ \dots \ e_{n,t})$. Puesto que la comunidad debe encontrarse obligatoriamente en alguno (y sólo en uno) de los estadios, la suma de todos los $e_{i,t}$ es la unidad. Por ello, y dado que sus elementos cumplen $0 \leq e_{i,t} \leq 1$ y $\sum e_{i,t} = 1$, este vector puede considerarse un vector de probabilidades. En la terminología de las cadenas de Markov el vector \mathbf{E}_t se denomina **vector de estado**, puesto que describe el estado del sistema en un momento determinado.

Consideremos ahora las transiciones entre los diferentes estadios durante un periodo de tiempo t . Definamos p_{ij} como la probabilidad de que una mancha que se encuentra en el estadio i pase a encontrarse en el estadio j al cabo de un periodo de tiempo t

$$p_{ij} = P(i \rightarrow j)$$

En el ejemplo anterior p_{12} sería la probabilidad de que un territorio recién quemado se convierta en una comunidad arbustiva al cabo de un tiempo t ; p_{11} sería la probabilidad de que este mismo terreno quemado siga encontrándose con muy poca vegetación leñosa al cabo del periodo t ; p_{31} sería la probabilidad de que se produzca un incendio que destruya una mancha de vegetación arbórea en un lapso t de tiempo; y así sucesivamente con las demás transiciones posibles.

Las distintas p_{ij} se suelen resumir en un **diagrama de transiciones** entre los distintos estadios posibles. Algunas de las transiciones posibles del ejemplo anterior se esquematizan en el diagrama de la figura 10.1.

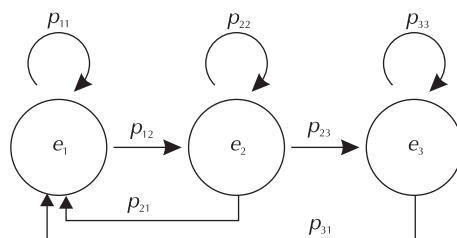


Figura 10.1. Ejemplo de diagrama de transición.

No todas las p_{ij} deben ser necesariamente mayores que cero. En el ejemplo anterior no hemos representado ni p_{32} ni p_{13} , dando a entender con ello que son nulas.

Si conocemos la situación en un cierto momento t (E_t) y todas las posibles transiciones p_{ij} podemos calcular cual será la proporción de territorio en cada uno de los estadios al cabo de un paso de tiempo (E_{t+1}). Por ejemplo, siguiendo con el ejemplo de los tres tipos de vegetación tendremos

$$\begin{aligned}
 e_{1,t+1} &= (e_{1,t} \cdot p_{11}) + (e_{2,t} \cdot p_{21}) + (e_{3,t} \cdot p_{31}) \\
 e_{2,t+1} &= (e_{1,t} \cdot p_{12}) + (e_{2,t} \cdot p_{22}) + (e_{3,t} \cdot p_{32}) \\
 e_{3,t+1} &= (e_{1,t} \cdot p_{13}) + (e_{2,t} \cdot p_{23}) + (e_{3,t} \cdot p_{33})
 \end{aligned}
 \tag{10.1}$$

La primera de las tres ecuaciones anteriores nos dice que la proporción del terreno en el estadio 1 (poca vegetación) en el momento $t + 1$ será el resultado de la suma de los siguientes tres valores:

- la proporción de territorio que se encontraba en esta situación en el momento anterior multiplicada por la probabilidad de permanecer igual ($e_{1,t} \cdot p_{11}$);
- la proporción del territorio que se encontraba en el estadio 2 y que ha ardidido en el tiempo transcurrido entre t y $t + 1$ ($e_{2,t} \cdot p_{21}$); y
- la proporción del territorio que se encontraba en el estadio 3 y que ha ardidido en el tiempo transcurrido entre t y $t + 1$ ($e_{3,t} \cdot p_{31}$).

Las otras dos ecuaciones tienen un significado análogo para los estadios 2 y 3.

Los cálculos se simplifican de forma notable si se utiliza una notación matricial. En primer lugar se define la matriz de transición T como aquella que contiene todas las posibles probabilidades de transición p_{ij} . Obviamente se trata de una matriz cuadrada de orden n , donde n es el número de estadios. Las distintas p_{ij} se ordenan de forma que la columna i -ésima contiene las probabilidades de transición desde el estadio i -ésimo al resto de estadios y la fila j -ésima contiene las probabilidades de transición desde todos los estadios hasta el estadio j -ésimo. Es fundamental recordar esto y también que el orden empleado en la construcción del vector de estado sea el mismo empleado en la matriz T

$$\mathbf{T} = \begin{bmatrix} P(e_1 \rightarrow e_1) & P(e_2 \rightarrow e_1) & \dots & P(e_n \rightarrow e_1) \\ P(e_1 \rightarrow e_2) & P(e_2 \rightarrow e_2) & \dots & P(e_n \rightarrow e_2) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ P(e_1 \rightarrow e_n) & P(e_2 \rightarrow e_n) & \dots & P(e_n \rightarrow e_n) \end{bmatrix}$$

En el caso de los tres tipos de vegetación tenemos

$$\mathbf{T} = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{21} & p_{31} \\ p_{12} & p_{22} & p_{32} \\ p_{13} & p_{23} & p_{33} \end{bmatrix}$$

Utilizando el producto matricial, se pueden expresar las ecuaciones 10.1 simplemente como

$$\mathbf{E}_{t+1} = \mathbf{T} \cdot \mathbf{E}_t \tag{10.2}$$

O, lo que es lo mismo

$$\begin{bmatrix} e_{1,t+1} \\ e_{2,t+1} \\ e_{3,t+1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{21} & p_{31} \\ p_{12} & p_{22} & p_{32} \\ p_{13} & p_{23} & p_{33} \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} e_{1,t} \\ e_{2,t} \\ e_{3,t} \end{bmatrix}$$

El lector puede comprobar fácilmente que el producto matricial anterior corresponde exactamente a las ecuaciones 10.1 (véase apéndice matemático).

Si se desea conocer cuál es la proporción esperada de cada uno de los estadios al cabo de otra unidad de tiempo se debe multiplicar el resultado anterior nuevamente por la matriz \mathbf{T}

$$\mathbf{E}_{t+2} = \mathbf{T} \cdot \mathbf{E}_{t+1} = \mathbf{T} \cdot (\mathbf{T} \cdot \mathbf{E}_t) = (\mathbf{T} \cdot \mathbf{T}) \cdot \mathbf{E}_t = \mathbf{T}^2 \cdot \mathbf{E}_t$$

En general, al cabo de k periodos de tiempo la situación será

$$\mathbf{E}_{t+k} = \mathbf{T}^k \cdot \mathbf{E}_t \tag{10.3}$$

Problema 10.1. Consideremos que la vegetación de un territorio de clima mediterráneo se puede clasificar, a grandes rasgos, en los siguientes tres estadios: (1) terreno recién quemado, con poca o muy poca vegetación; (2) vegetación arbustiva densa con ningún o pocos árboles (< 10 % de recubrimiento arbóreo); y (3) vegetación dominada por el estrato arbóreo. A partir de muestreos repetidos a intervalos de 10 años se pudieron determinar las probabilidades de transición entre los 3 estadios que se muestran en el siguiente esquema. Supongamos que en el año 2000 se inventarió un territorio y se observó que el 10% del mismo se podía considerar del tipo (1), el 60% del tipo (2) y el restante 30% del tipo (3). Si se mantienen constantes las probabilidades de transición calculadas, ¿cuál será la proporción esperada de territorio en cada uno de los tres estadios en el año 2020?

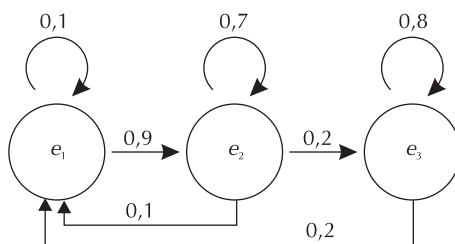


Figura 10.2. Diagrama de transición de la comunidad del problema 10.1.

Solución. En este ejemplo la sucesión natural de la vegetación consiste en el paso de e_1 a e_2 y de e_2 a e_3 con el paso del tiempo. La perturbación, incendios en este caso, corresponde a las transiciones de e_2 y e_3 a e_1 .

Construyamos en primer lugar la matriz de transición y el vector de estado del año 2000:

$$\mathbf{E}_{2000} = \begin{bmatrix} 0,1 \\ 0,6 \\ 0,3 \end{bmatrix}; \quad \mathbf{T} = \begin{bmatrix} 0,1 & 0,1 & 0,2 \\ 0,9 & 0,7 & 0,0 \\ 0,0 & 0,2 & 0,8 \end{bmatrix}$$

Obsérvese que todas las columnas de la matriz de transición suman la unidad. Esto refleja el hecho que la vegetación que se encuentra, por ejemplo, en e_2 en el año 2000, al cabo de 10 años estará obligatoriamente en uno (y solamente uno) de los tres estadios posibles.

De acuerdo con el modelo de Markov de sucesión, la distribución de estadios en el territorio en el año 2010 será

$$E_{2010} = T \cdot E_{2000} = \begin{bmatrix} 0,1 & 0,1 & 0,2 \\ 0,9 & 0,7 & 0,0 \\ 0,0 & 0,2 & 0,8 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0,1 \\ 0,6 \\ 0,3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,13 \\ 0,51 \\ 0,36 \end{bmatrix}$$

Y al cabo de 10 años más, en el año 2020

$$E_{2020} = T \cdot E_{2010} = \begin{bmatrix} 0,1 & 0,1 & 0,2 \\ 0,9 & 0,7 & 0,0 \\ 0,0 & 0,2 & 0,8 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0,13 \\ 0,51 \\ 0,36 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,136 \\ 0,474 \\ 0,390 \end{bmatrix}$$

En el año 2020 esperamos pues que el 13,6% del territorio esté en el primer estadio, el 47,4% en el segundo y el 39,0% en el tercero. Obsérvese que, aparte de posibles errores de redondeo en las operaciones, la suma de las tres proporciones es la unidad (o 100, si se consideran porcentajes).

10.2. SOLUCIÓN DEL MODELO EN EL EQUILIBRIO

En el apartado anterior hemos aprendido a predecir la dinámica temporal de la comunidad en un periodo relativamente corto de tiempo. Podríamos preguntarnos ahora que ocurriría a largo plazo; es decir, si el proceso anterior, con la misma matriz de transición T , se repitiera indefinidamente. ¿Llegaríamos a una situación de equilibrio en la que las proporciones de los distintos estadios permanecerían constantes? La respuesta es afirmativa para la mayoría de matrices de transición con sentido ecológico (no lo es en algunos casos en los que se alcanza una solución cíclica y no estacionaria, o en otros en los que la solución final depende de la situación de partida, pero no vamos a considerar aquí estos casos particulares).

Una forma evidente de calcular la situación de equilibrio es iterando la ecuación matricial 10.2. En general, con el paso del tiempo observaremos que nos acercamos a unos valores e_i que tienden a **estabilizarse**. Nótese que esto no significa que deje de haber cambios en la comunidad (sigue aplicándose la misma regla de cambio contenida en la matriz T), sino que la desaparición de un determinado tipo de comunidad se compensa exactamente con su aparición a partir de otros tipos. Este tipo de cálculo es muy tedioso de realizar a mano, pero resulta sencillo si se dispone de un *software* adecuado (por ejemplo, el *applet* 10.1).

Alternativamente, el cálculo de la solución en el equilibrio se puede realizar de forma directa. Definamos $X = (x_1 \ x_2 \ \dots \ x_n)$ como el vector de estado en el equilibrio. Puesto que se trata de una situación de equilibrio, X no variará con el tiempo; es decir, al cabo de un paso de tiempo X seguirá siendo igual a X

$$X = T \cdot X \quad 10.4$$

Al efectuar el anterior producto matricial obtendremos n ecuaciones con n incógnitas ($x_1 \ x_2 \ \dots \ x_n$) correspondientes a la situación de equilibrio que estamos buscando. Si el sistema fuera determinado, bastaría con resolverlo para encontrar las distintas x_i . Sin embargo este sistema nunca es determinado, puesto que una de las ecuaciones es siempre combinación lineal de las otras. Nos falta, pues, una ecuación. Afortunadamente, sabemos que

$$x_1 + x_2 + \dots + x_n = 1 \quad 10.5$$

puesto que el vector \mathbf{X} es un vector de probabilidad.

Ahora sí que disponemos de las n ecuaciones requeridas para resolver el sistema: la ecuación 10.5 más las $n - 1$ procedentes del producto matricial 10.4. El siguiente problema ilustra el cálculo de la situación estacionaria en una comunidad regida por una dinámica que siga un modelo de Markov.

Problema 10.2. Consideremos la situación descrita en el problema 10.1. ¿Cuál es la proporción de los tres tipos de vegetación en el equilibrio?

Solución. De acuerdo con el apartado anterior, basta con solucionar la ecuación

$$\mathbf{X} = \mathbf{T} \cdot \mathbf{X} = \begin{bmatrix} 0,1 & 0,1 & 0,2 \\ 0,9 & 0,7 & 0,0 \\ 0,0 & 0,2 & 0,8 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \\ x_3 \end{bmatrix}$$

donde x_1 , x_2 y x_3 son las proporciones de los tres tipos de vegetación en el equilibrio. Si efectuamos las operaciones correspondientes obtenemos

$$0,1 \cdot x_1 + 0,1 \cdot x_2 + 0,2 \cdot x_3 = x_1 \Rightarrow -0,9 \cdot x_1 + 0,1 \cdot x_2 + 0,2 \cdot x_3 = 0$$

$$0,9 \cdot x_1 + 0,7 \cdot x_2 + 0,0 \cdot x_3 = x_2 \Rightarrow 0,9 \cdot x_1 - 0,3 \cdot x_2 = 0$$

$$0,0 \cdot x_1 + 0,2 \cdot x_2 + 0,8 \cdot x_3 = x_3 \Rightarrow 0,2 \cdot x_2 - 0,2 \cdot x_3 = 0$$

Obsérvese que la suma de las dos primeras ecuaciones es igual a la tercera ecuación cambiada de signo; por lo tanto, el sistema es indeterminado y tiene más de una solución. Para poder realizar el cálculo debemos prescindir de una de las ecuaciones anteriores y añadir luego la ecuación 10.5. Aunque podríamos prescindir de cualquiera de las ecuaciones, como regla general prescindiremos de la que contenga más coeficientes distintos de cero, puesto que así el cálculo resultará más fácil. En nuestro caso, si eliminamos la primera ecuación obtenemos

$$0,9 \cdot x_1 - 0,3 \cdot x_2 = 0$$

$$0,2 \cdot x_2 - 0,2 \cdot x_3 = 0$$

$$x_1 + x_2 + x_3 = 1$$

Por la primera ecuación sabemos que $x_2 = 3 \cdot x_1$ y por la segunda que $x_2 = x_3$. Por lo tanto, sustituyendo estos resultados en la tercera ecuación tenemos

$$x_1 + 3 \cdot x_1 + 3 \cdot x_1 = 1 \Rightarrow x_1 = 1/7$$

Y el resto de incógnitas son $x_2 = x_3 = 3/7$.

En caso de que el sistema de ecuaciones sea mayor es conveniente resolverlo utilizando el método que se expone en el apéndice matemático. Alternativamente se puede resolver el problema de forma numérica utilizando el *applet* 10.1. Para este problema, el *applet* proporciona igualmente los resultados: $x_1 = 14,29\%$, y $x_2 = x_3 = 42,86\%$.

10.3. MODELOS VERBALES DE SUCESIÓN

Es importante considerar que la sucesión no siempre progresa del modo como hemos visto en los problemas 10.1 y 10.2, correspondientes a la visión clásica de la sucesión en las comunidades terrestres (**modelo de facilitación**). Según este modelo, después de una perturbación importante aparecen en primer lugar especies pioneras, que son buenas colonizadoras y poco exigentes con las características del medio. Con el paso del tiempo, estas especies pioneras modifican el medio de forma que permiten la entrada de nuevas especies más exigentes; en cierto modo, y de aquí el nombre de facilitación, las especies pioneras facilitan la entrada de las especies tardías. Estas nuevas especies suelen ser mejores competidoras que las pioneras, por lo que las acaban excluyendo. Al cabo de un período más o menos largo de tiempo la comunidad llega, o por lo menos tiende, a lo que se ha denominado **clímax** o comunidad climácica (por ejemplo, la comunidad arbórea de los problemas 10.1 y 10.2). En el clímax la comunidad se autoperpetúa y es resistente a la colonización de nuevas especies. Como hemos visto, superpuesto a esta sucesión direccional, está el cambio rápido y en sentido opuesto causado por las perturbaciones, las cuales simplifican la comunidad y la llevan de nuevo a sus etapas iniciales. Recordemos, no obstante, que no todas las perturbaciones tienen efectos observables sobre las comunidades, sino que algunas de ellas han sido ya “internalizadas” por los propios organismos a lo largo de su historia evolutiva. La intensidad de la mínima perturbación que provoca efectos en la comunidad depende del tipo de comunidad.

Sin embargo, se sabe que no todas las comunidades se ajustan al patrón clásico de sucesión por facilitación, sino que existen otros patrones (Connell & Slatyer 1977). En algunas comunidades de costas rocosas, por ejemplo, se ha observado que el territorio lo acaba ocupando el que primero lo coloniza. En este modelo, denominado de **inhibición**, los colonizadores iniciales inhiben la llegada de nuevas especies, mientras que en el de facilitación hacían lo contrario. Finalmente, cabe pensar en una especie de **modelo nulo** de sucesión, en el que la presencia de los primeros colonizadores ni favorece ni perjudica la llegada de nuevas especies. A este modelo se le ha denominado de **tolerancia**. Llevado al extremo implica que es igualmente probable llegar a cualquiera de los estadios partiendo de cualquiera de ellos.

Problema 10.3. Representar las matrices de transición correspondientes a los modelos sucesionales de inhibición y de tolerancia con cuatro estadios (roca desnuda y tres estadios distintos correspondientes a las tres agrupaciones de especies consideradas).

Solución. El modelo de inhibición implica que una vez el territorio es colonizado por una especie (o grupo de ellas) éstas no son sustituidas por otras y, por tanto, todas las probabilidades de transición entre etapas son cero excepto las que corresponden al mantenimiento de un estadio determinado, las que corresponden a la transición del primer estadio a cualquiera de los otros, y las que conducen nuevamente al estadio inicial (roca desnuda). En el caso extremo del modelo de tolerancia todas las probabilidades son iguales ($p_{ij} = p = 1/4$). Las matrices correspondientes a ambos modelos son las siguientes:

$$T_{\text{inh.}} = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{21} & p_{31} & p_{41} \\ p_{12} & p_{22} & 0 & 0 \\ p_{13} & 0 & p_{33} & 0 \\ p_{14} & 0 & 0 & p_{44} \end{bmatrix}; \quad T_{\text{inh.}} = \begin{bmatrix} p & p & p & p \\ p & p & p & p \\ p & p & p & p \\ p & p & p & p \end{bmatrix}$$

10.4. LA HIPÓTESIS DE LA PERTURBACIÓN INTERMEDIA

Hasta ahora hemos visto como la composición de las comunidades ecológicas varía con el tiempo de forma a menudo predecible, pero ¿se traducen estas variaciones en cambios también predecibles en la es-



estructura y el funcionamiento de las comunidades? Éste ha sido uno de los campos de estudio más importantes de la ecología, primero con un enfoque muy descriptivo (primera mitad del siglo XX), después desde un punto de vista teórico (décadas de 1960 y 1970) y, más recientemente, también desde un punto de vista aplicado. Tradicionalmente se ha visto la sucesión como un proceso constructivo y la perturbación como uno de destructivo. Se suele pensar en la sucesión como en un proceso que hace que las comunidades se vayan tornando más complejas y ricas en especies (Odum 1969), mientras que la perturbación sólo destruye (biomasa y especies). Sin embargo, ¿es esto siempre cierto?

Desde hace tiempo se sabe que la realidad no es tan simple y que, por ejemplo, a menudo se observa una diversidad de especies máxima en comunidades sometidas a una frecuencia intermedia de perturbaciones (Connell 1978). Efectivamente, en comunidades en que las perturbaciones son muy frecuentes o muy intensas, únicamente se encuentran especies que sean buenas colonizadoras, mientras que están ausentes las especies muy sensibles a las perturbaciones. Por el contrario, cuando las perturbaciones son muy poco frecuentes o de pequeña intensidad, las **especies pioneras** están ausentes por haber sido excluidas por competencia a lo largo de la sucesión; en este caso la comunidad madura está dominada por unas pocas especies dominantes, con lo que la diversidad es también baja. La **hipótesis de la perturbación intermedia** ha recogido soporte empírico en bosques tropicales, arrecifes de coral y en comunidades rocosas intermareales. Esta hipótesis carece de una formulación matemática, y aquí solamente la ilustraremos mediante el *applet* 10.2 (véase, por ejemplo, el problema 10.11).

10.5. SÍNTESIS

Las comunidades ecológicas cambian con el tiempo. Su estado en un momento determinado depende del balance entre dos procesos antagónicos: por una parte la sucesión, un proceso relativamente predecible por el que unas especies son sustituidas por otras y que conlleva, en general, un aumento en la estructura y la complejidad de la comunidad; y, por otra, las perturbaciones, las cuales mueven la comunidad hacia estadios anteriores de la secuencia sucesional. En este capítulo hemos utilizado un modelo basado en una herramienta probabilística, las cadenas de Markov, para simular ambos procesos. Las principales suposiciones implícitas de este modelo son que: (1) Podemos representar las comunidades como estadios discretos. Esto es en general una buena aproximación, pero no hemos de olvidar que las comunidades están formadas por poblaciones de especies distintas y que, si las condiciones ambientales cambian, éstas se pueden agrupar de forma diferente dando lugar a nuevas comunidades. (2) La probabilidad de cambiar la comunidad hacia un estado u otro depende únicamente del estado actual, ignorando como se ha llegado a éste. Este tipo especial de cadenas de Markov se denomina de primer orden. Existen cadenas de Markov de orden superior, pero su aplicación a la ecología no parece haber proporcionado resultados mucho mejores que los de las cadenas de primer orden. (3) Al multiplicar el vector de estado una y otra vez por la matriz de transición T estamos suponiendo que las reglas de cambio permanecen constantes a lo largo del tiempo. El error que introducimos con esta suposición es desde luego mucho menor a corto plazo, pero puede ser muy considerable cuando estudiamos la solución de equilibrio del modelo. En realidad la mayor parte de comunidades ecológicas se encuentran probablemente lejos de una situación de equilibrio. (4) Finalmente, suponemos que no existe estructura espacial en la comunidad, con lo que el destino de un determinado individuo no está ligado al de sus vecinos inmediatos. Como veremos a continuación, el *applet* 10.2 sí que considera explícitamente la estructura espacial de la comunidad. Aunque es indudable que los cambios sucesionales se traducen en cambios en las propiedades funcionales de las comunidades y que, en general, la sucesión avanza hacia una mayor complejidad estructural, estos cambios son a menudo complejos y estamos aún lejos de entenderlos completamente.

10.6. APPLETS DE LOS MODELOS

Applet 10.1. Modelo de Markov de sucesión ecológica

Este *applet* simula la sucesión ecológica de una comunidad según un modelo basado en una cadena de Markov. El *applet* multiplica la matriz de transición (T) por un vector de estado (E_t) para obtener el nuevo vector de estado al cabo de un paso de tiempo (E_{t+1}). Para poder iniciar la simulación es necesario proporcionar un vector de estado inicial (E_0). A partir de aquí se utiliza como entrada en cada paso de tiempo el resultado de la etapa anterior. Este *applet* es en realidad el mismo que el 6.1 sobre proyección en el tiempo de poblaciones estructuradas.

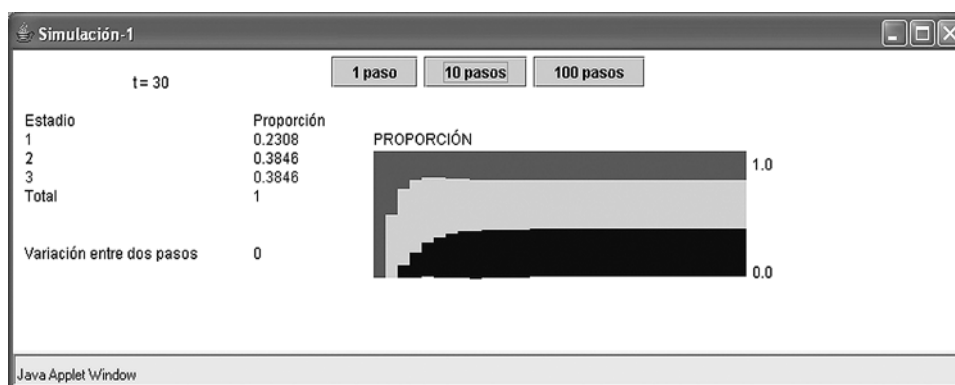


Figura 10.3. Ejemplo de simulación de 30 iteraciones con el *applet* 10.1.

Applet 10.2. Colonización, competencia y perturbación

Este *applet* simula los procesos de colonización, competencia y perturbación en una comunidad ideal. Con él se puede estudiar la variación de la diversidad a lo largo de la sucesión ecológica y también la relación entre la diversidad y el régimen de perturbaciones. En concreto, permite reproducir las predicciones de la hipótesis de la perturbación intermedia. La superficie de simulación se inicializa aleatoriamente: cada píxel es asignado a una especie con una probabilidad proporcional a su capacidad de colonización. Así, las especies que sean mejores colonizadoras serán más abundantes al inicio de la simulación. A continuación, a cada paso de tiempo se repite la siguiente secuencia:

- (1) **Perturbación.** Se produce un cierto número aleatorio de perturbaciones de tamaño también aleatorio que eliminan todos los individuos en el área afectada. Se puede elegir el número y tamaño medio de las perturbaciones.
- (2) **Colonización.** Las superficies expuestas por las perturbaciones son inmediatamente colonizadas en su totalidad. Cada píxel es colonizado por una especie, con probabilidad proporcional a su capacidad de colonización.
- (3) **Competencia.** En una cierta proporción de la superficie se simula un proceso de exclusión competitiva entre especies de píxeles adyacentes. La probabilidad de ganar en el juego competitivo de cada una de las dos especies implicadas es proporcional a su capacidad competitiva.

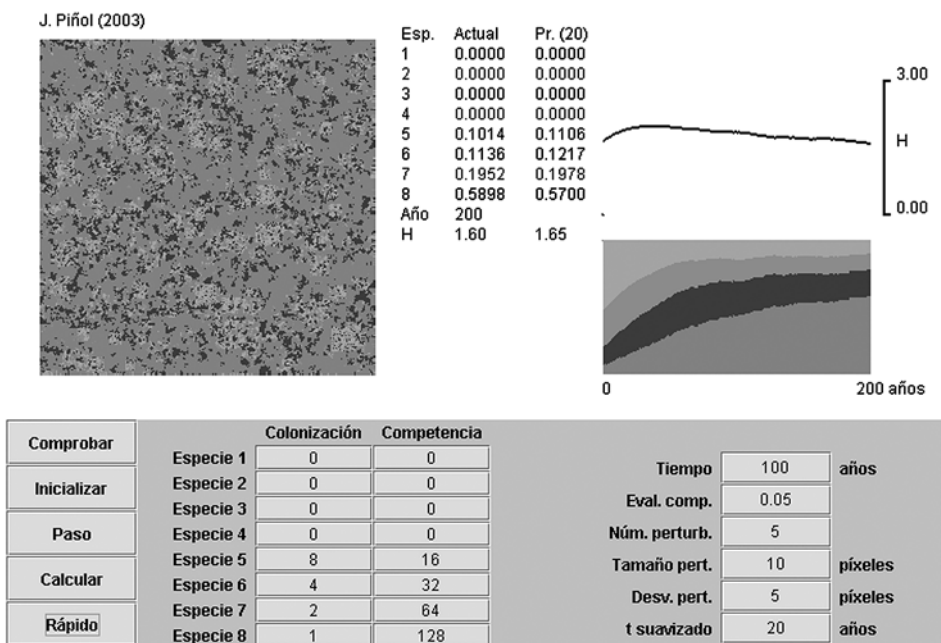


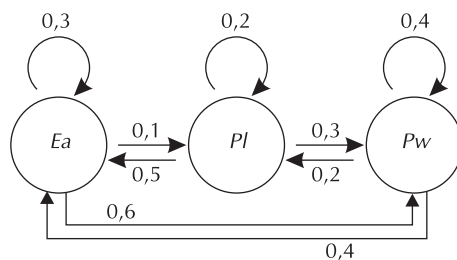
Figura 10.4. Ejemplo de simulación de 200 años de duración utilizando el *applet* 10.2. En la parte superior derecha se muestra la evolución de la diversidad de Shannon (H) a lo largo de los 200 años. Obsérvese que la diversidad presenta un máximo en los primeros años de la sucesión. Debajo del diagrama de la diversidad se muestra la evolución de la proporción de cada una de las especies.

10.7. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 10.4. Tres especies de peces herbívoros pomacéntridos (*Eupomacentrus apicalis*, *Plectroglyphidodon lacrymatus* y *Pomacentrus wardi*) conviven en una zona de la Gran Barrera de Arrecife australiana. El espacio disponible está dividido en una serie de territorios no superpuestos de aproximadamente 2 m² de superficie. Cada uno de estos territorios está ocupado y defendido por individuos de alguna de las tres especies mencionadas. Cuando alguno de los peces se muere o migra, el territorio donde residía pasa a estar ocupado por un individuo de la misma u otra especie. Se ha hecho un estudio detallado de un fragmento de este arrecife y se ha visto que los territorios que estaban ocupados por individuos de *E. apicalis* al cabo de un año lo estaban en un 30% por individuos de la misma especie, en un 10% por individuos de *P. lacrymatus* y en un 60% por individuos de *P. wardi*. Los territorios que estaban ocupados por individuos de *P. lacrymatus* al cabo de un año lo estaban en un 50% por individuos de *E. apicalis*, en un 20% por individuos de *P. lacrymatus* y en un 30% por individuos de *P. wardi*. Finalmente, los territorios que estaban ocupados por individuos de *P. wardi* al cabo de un año lo estaban en un 40% por individuos de *E. apicalis*, en un 20% por individuos de *P. lacrymatus* y en un 40% por individuos de *P. wardi*. (a) Construir el diagrama y la matriz de transición correspondiente. (b) Si en un momento determinado el 25% de los posibles territorios está ocupado por *E. apicalis*, el 50% por *P. lacrymatus* y el 25% por *P. wardi*, ¿cuáles serán las proporciones de ocupación esperadas al cabo de un año? (c) Supongamos que el esquema de sustituciones descrito se mantiene idéntico durante mucho tiempo; ¿cuáles serían las proporciones de ocupación del territorio esperadas a largo plazo? (Modificado de Sale & Douglas in Begon *et. al.* 1999.)

Solución

(a) El diagrama de transición correspondiente al enunciado es



Para asegurarse que se ha interpretado bien el enunciado es conveniente comprobar que todas flechas que salen de una caja suman la unidad: (*Ea*) $0,3 + 0,6 + 0,1 = 1$; (*Pl*) $0,2 + 0,5 + 0,3 = 1$; (*Pw*) $0,4 + 0,4 + 0,2 = 1$. Esto debe ser así porque en cada momento un territorio estará ocupado por una, y sólo por una, de las tres especies de peces.

Para construir la matriz de transición debemos elegir un orden para las tres especies. Este orden debemos respetarlo en las filas y columnas de la matriz de transición y en los vectores de estado. Hagamos, por ejemplo, que el orden sea *Ea-Pl-Pw*. Entonces, la matriz de transición es

$$T = \begin{bmatrix} P(Ea \rightarrow Ea) & P(Pl \rightarrow Ea) & P(Pw \rightarrow Ea) \\ P(Ea \rightarrow Pl) & P(Pl \rightarrow Pl) & P(Pw \rightarrow Pl) \\ P(Ea \rightarrow Pw) & P(Pl \rightarrow Pw) & P(Pw \rightarrow Pw) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,3 & 0,5 & 0,4 \\ 0,1 & 0,2 & 0,2 \\ 0,6 & 0,3 & 0,4 \end{bmatrix}$$

Observemos también que cada una de las columnas de la matriz *T* suma la unidad.

(b) Para obtener la distribución del territorio al cabo de un año multiplicamos la matriz de transición por el vector de estado inicial

$$E_1 = T \cdot E_0 = \begin{bmatrix} 0,3 & 0,5 & 0,4 \\ 0,1 & 0,2 & 0,2 \\ 0,6 & 0,3 & 0,4 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0,25 \\ 0,50 \\ 0,25 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,425 \\ 0,175 \\ 0,400 \end{bmatrix}$$

Al cabo de un año un 42,5% del territorio estará ocupado por *E. apicalis*, un 17,5% por *P. lacrymalis* y un 40% por *P. wardi*.

(c) Este apartado se puede resolver iterativamente, tanto manualmente como utilizando el *applet* 10.1, o de manera analítica. Aquí utilizaremos este último método. El único vector que al ser multiplicado por la matriz de transición da el mismo vector es aquél que corresponde a la distribución estacionaria. Si denominamos *Ea*, *Pl* y *Pw* a las proporciones de las tres especies en el equilibrio, tenemos

$$\begin{bmatrix} 0,3 & 0,5 & 0,4 \\ 0,1 & 0,2 & 0,2 \\ 0,6 & 0,3 & 0,4 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} Ea \\ Pl \\ Pw \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Ea \\ Pl \\ Pw \end{bmatrix}$$

De forma que obtenemos el siguiente sistema de ecuaciones

$$0,3 \cdot Ea + 0,5 \cdot Pl + 0,4 \cdot Pw = Ea \Rightarrow -0,7 \cdot Ea + 0,5 \cdot Pl + 0,4 \cdot Pw = 0$$

$$0,1 \cdot Ea + 0,2 \cdot Pl + 0,2 \cdot Pw = Pl \Rightarrow 0,1 \cdot Ea - 0,8 \cdot Pl + 0,2 \cdot Pw = 0$$

$$0,6 \cdot Ea + 0,3 \cdot Pl + 0,4 \cdot Pw = Pw \Rightarrow 0,6 \cdot Ea + 0,3 \cdot Pl - 0,6 \cdot Pw = 0$$

Como siempre, el sistema es indeterminado porque una de las ecuaciones es combinación lineal de las otras dos. Sin embargo, disponemos de la siguiente ecuación adicional

$$Ea + Pl + Pw = 1$$

La resolución del sistema proporciona: $Ea = 0,378$, $Pl = 0,162$, $Pw = 0,460$, de forma que a largo plazo esperaríamos encontrar un 37,8% de los territorios ocupados por *E. apicalis*, un 16,2% por *P. lacrymalis* y un 46,0% por *P. wardi*.

Problema 10.5. Consideremos nuevamente el problema anterior. Supongamos ahora que *E. apicalis* se extingue de estas costas y que ninguna nueva especie ocupa su lugar. Supongamos también que el esquema de sustituciones entre las dos especies restantes se mantiene como era antes de la extinción de *E. apicalis*. ¿Cuál será la proporción del territorio ocupada por *P. lacrymatus* y por *P. wardi* a largo plazo?

Solución. La extinción de *E. apicalis* simplifica la matriz de transición

$$T' = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,2 & 0,2 \\ 0 & 0,3 & 0,4 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,2 & 0,2 \\ 0,3 & 0,4 \end{bmatrix}$$

Sin embargo, esta matriz no cumple la regla de que cada columna debe sumar la unidad. Para convertirla en una verdadera matriz de transición hemos de multiplicar la primera columna por $1/0,5$ y la segunda por $1/0,6$. Con esta transformación lo que estamos haciendo es conseguir que la suma de los elementos de cada columna sea la unidad conservando al mismo tiempo las proporciones entre los distintos elementos de una columna (es decir, que no cambie el esquema de transiciones entre las dos especies que han quedado después de la extinción de *E. apicalis*)

$$T' = \begin{bmatrix} 0,400 & 0,333 \\ 0,600 & 0,667 \end{bmatrix}$$

La distribución estacionaria la obtenemos como en el problema anterior resolviendo el siguiente sistema

$$\begin{bmatrix} 0,400 & 0,333 \\ 0,600 & 0,667 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} Pl' \\ Pw' \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Pl' \\ Pw' \end{bmatrix}$$

Con la restricción de que Pl' y Pw' sumen la unidad, la solución del sistema es: $Pl' = 0,357$ y $Pw' = 0,643$, con lo que a largo plazo esperaríamos encontrar un 35,7% del territorio ocupado por *P. lacrymalis* y un 64,3% ocupado por *P. wardi*.

Problema 10.6. En una isla remota se han hecho observaciones meteorológicas durante mucho tiempo. Se ha visto que cuando un día era lluvioso el día siguiente también lo era con una probabilidad 0,7 y era seco con una probabilidad 0,3. Se ha visto también que si un día era seco el día siguiente lo era también con una probabilidad 0,6 y era lluvioso con una probabilidad 0,4. (a) Construir la matriz de transición correspondiente. (b) Si llueve un miércoles, ¿cuál es la probabilidad de que llueva el siguiente viernes? (c) ¿Cuál será la proporción de días lluviosos a largo plazo?

Solución

(a) Este problema es un ejemplo de la aplicación de modelos markovianos a cuestiones no estrictamente ecológicas. De hecho, los modelos probabilísticos de Markov se aplican en muchísimas áreas de las ciencias naturales y sociales. Si denominamos p a la probabilidad de que un día sea lluvioso y s a la de que sea seco, la matriz de transición T será

$$T = \begin{bmatrix} P(p \rightarrow p) & P(s \rightarrow p) \\ P(p \rightarrow s) & P(s \rightarrow s) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,7 & 0,4 \\ 0,3 & 0,6 \end{bmatrix}$$

(b) Si el miércoles ha llovido, la probabilidad que llueva el día siguiente (jueves) será

$$\begin{bmatrix} 0,7 & 0,4 \\ 0,3 & 0,6 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,7 \\ 0,3 \end{bmatrix}$$

El jueves lloverá con una probabilidad 0,7 y no lo hará con una probabilidad 0,3. A partir de estas probabilidades podemos calcular lo que ocurrirá el viernes

$$\begin{bmatrix} 0,7 & 0,4 \\ 0,3 & 0,6 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 0,7 \\ 0,3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0,61 \\ 0,39 \end{bmatrix}$$

Por lo tanto, la probabilidad de que llueva el viernes es de 0,61.

(c) A largo plazo, la proporción de días lluviosos y secos se mantendrá constante. Podemos calcular las proporciones en el equilibrio resolviendo el sistema siguiente

$$\begin{bmatrix} 0,7 & 0,4 \\ 0,3 & 0,6 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} p \\ s \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} p \\ s \end{bmatrix}$$

De las dos ecuaciones que resultan al efectuar la anterior multiplicación matricial, sólo una sirve para obtener la solución (es independiente). Si tomamos la primera

$$0,7 \cdot p + 0,4 \cdot s = p \Rightarrow -0,3 \cdot p + 0,4 \cdot s = 0$$

y añadimos la ecuación $p + s = 1$, al resolver el sistema obtenemos: $p = 0,571$ y $s = 0,429$. En promedio, un 57,1% de los días serán lluviosos y un 42,9% serán secos.

Problema 10.7. Ⓞ Rodrigo *et al.* (2004) estudiaron la regeneración de bosques mediterráneos después de grandes incendios en el noreste de España. Para una de las zonas estudiadas (Bigues-Riells), correspondiente a un incendio de 23.400 ha, obtuvieron la siguiente matriz de transición entre los diferentes estadios que se encontraban presentes antes del incendio y la situación predicha para 30 años después del fuego.

		Después del incendio					
		A Prado	A <i>Pinus halepensis</i>	A <i>Pinus nigra</i>	A <i>Pinus sylvestris</i>	A <i>Quercus ilex</i>	A <i>Quercus cerrioides</i>
Antes del incendio	De Prado	0,60	0,20	0,04	0,00	0,08	0,08
	De <i>P. halepensis</i>	0,03	0,82	0,00	0,00	0,11	0,04
	De <i>P. nigra</i>	0,24	0,03	0,00	0,00	0,53	0,20
	De <i>P. sylvestris</i>	0,09	0,00	0,00	0,64	0,18	0,09
	De <i>Q. ilex</i>	0,12	0,05	0,00	0,15	0,23	0,45
	De <i>Q. cerrioides</i>	0,04	0,00	0,00	0,87	0,06	0,03

(a) Utilizar el *applet* 10.1 para determinar la composición de esta comunidad en el equilibrio. (b) Se sabe que antes del incendio la composición de la zona quemada era: 11% prados, 23% bosques de pino carrasco (*P. halepensis*), 38% bosques de pino laricio (*P. nigra*), 14% bosques de pino albar (*P. sylvestris*), 6% encinares (*Q. ilex*) y 8% robledales (*Q. cerrioides*). Comparar esta composición con la obtenida en el apartado anterior. ¿Cómo se interpretaría la discrepancia?

Solución

(a) Si introducimos los valores correspondientes a la matriz de transición del enunciado en el *applet* 10.1 (¡cuidado, hay que transponer la matriz!) obtenemos la siguiente composición en el equilibrio: 15,6% prados, 21,4% bosques de pino carrasco, 0,6% bosques de pino laricio, 35,7% bosques de pino albar, 14,4%

encinares y 12,3% robledales. Observamos que esta composición en el equilibrio es independiente de la composición de la comunidad inicial.

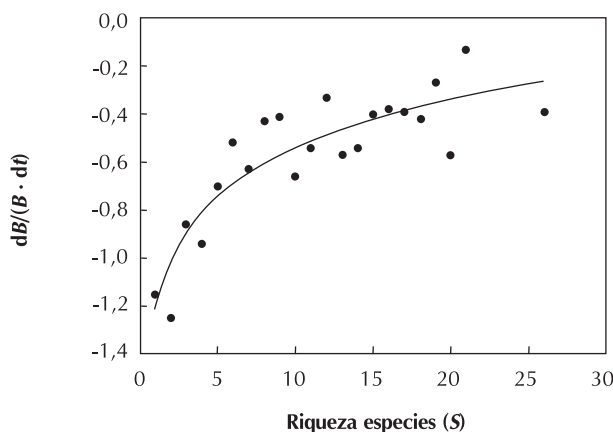
(b) La composición en el equilibrio obtenida en el apartado anterior es sensiblemente distinta de la composición antes de que se produjera el incendio. En particular, los bosques de pino laricio prácticamente desaparecen y son sustituidos por bosques de pino albar o especies del género *Quercus*. Esto indica que en algunos casos los incendios (aunque no sean especialmente frecuentes) pueden provocar cambios permanentes en la vegetación, en contra del paradigma que sostiene que, en ecosistemas mediterráneos, la comunidad siempre se (auto)regenera después del fuego.

Por otra parte, es también posible que la comunidad no estuviera en equilibrio antes del incendio sino recuperándose de una perturbación previa. Esta perturbación podría consistir simplemente en la abundancia artificialmente elevada de *P. nigra* en la zona. Esta especie fue muy cultivada en esta zona para la obtención de madera (postes de teléfono y electricidad).

Problema 10.8. La posible relación entre la diversidad de una comunidad (o su riqueza) y su estabilidad, entendida por ejemplo como la resistencia a las perturbaciones, ha sido un tema muy controvertido en ecología durante las últimas décadas. En un estudio clásico Tilman & Downing (1994) determinaron los efectos de una sequía severa en parcelas de comunidades herbáceas con distinto número de especies (riqueza, S) en unos campos abandonados en Minesota, EE.UU.. Los autores estimaron la resistencia a la sequía como el cociente entre el cambio en la biomasa total de la comunidad por unidad de tiempo entre antes y después de la sequía [$dB/(B \cdot dt)$]. Interpretar los resultados que se presentan en la tabla siguiente.

S presequía	$dB/(B \cdot dt)$	S presequía	$dB/(B \cdot dt)$	S presequía	$dB/(B \cdot dt)$
1	-1,15	9	-0,41	17	-0,39
2	-1,25	10	-0,66	18	-0,42
3	-0,86	11	-0,54	19	-0,27
4	-0,94	12	-0,33	20	-0,57
5	-0,70	13	-0,57	21	-0,13
6	-0,52	14	-0,54	26	-0,39
7	-0,63	15	-0,40		
8	-0,43	16	-0,38		

Solución. Representemos la relación entre la riqueza de especies de cada parcela antes de la sequía y la tasa de cambio en la biomasa entre antes y después de la perturbación.



Observamos, en primer lugar, que las tasas de cambio en la biomasa son siempre negativas, como corresponde al hecho que la sequía resultó en una pérdida de biomasa en todos los casos, a causa de la elevada mortalidad que sufrieron muchas de las poblaciones de la comunidad. En segundo lugar observamos que existe una clara relación positiva entre la riqueza de la parcela y el efecto que tuvo la sequía: a mayor número de especies menor fue el impacto, lo cual ofrece evidencia en favor de un efecto estabilizador de la riqueza. Es más, la relación no es lineal sino logarítmica, lo cual sugiere que el impacto de perder una especie es mayor cuanto menor sea la riqueza de la comunidad.

Problema 10.9. (a) Siguiendo con el tema y la zona de estudio del problema anterior, Tilman (1996) también estudió la variabilidad en la biomasa de la comunidad a lo largo del tiempo (entre 1982 y 1994) en parcelas con distinto número de especies. El año 1988 corresponde a la sequía estudiada en el problema anterior. En la tabla siguiente se presentan algunos de sus resultados (las biomásas están expresadas en $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$). ¿Qué indican? (b) En el mismo estudio también se evaluó el efecto de la riqueza de la parcela en la variabilidad temporal de la abundancia de las especies individuales. Tilman concluyó que esta variabilidad era mayor en las parcelas con mayor riqueza. ¿Cómo se pueden interpretar estos resultados?

Año	S = 1-4	S = 7-8	S = 13-14	S = 17-26
1982	310	340	230	185
1983	445	300	260	200
1984	330	305	255	230
1985	275	295	225	225
1986	280	305	275	265
1987	310	325	225	270
1988	60	120	95	145
1989	305	260	245	250
1990	250	235	205	200
1991	325	330	310	260
1992	320	405	250	235
1993	295	515	410	375
1994	205	325	265	345

Solución

(a) Si calculamos la media y el coeficiente de variación ($\text{CV} = \text{desviación estándar}/\text{media}$) para cada grupo de parcelas obtenemos los siguientes resultados:

	S = 1-4	S = 7-8	S = 13-14	S = 17-26
Media	285,4	312,3	250,0	245,0
CV (%)	30,4	28,8	27,8	25,4

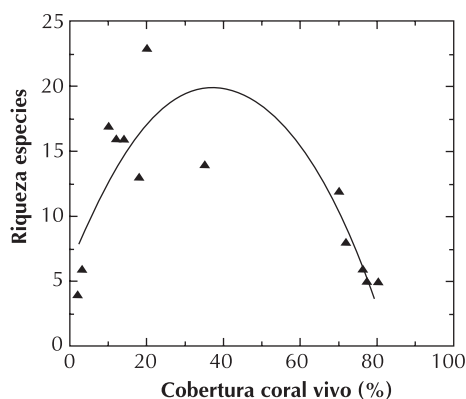
Estos resultados indican, primero, que las parcelas con menos especies ($S < 10$) tienden a tener una mayor biomasa. Más importante dentro de la temática del problema: existe una clara disminución en el coeficiente de variación entre las comunidades más pobres y las más ricas, lo cual concuerda con el resultado del problema anterior y sugiere que las comunidades más ricas son más estables.

(b) Estos resultados parecen estar en desacuerdo con nuestra conclusión del problema anterior. Sin embargo, no son más que un ejemplo de la importancia del nivel de organización en ecología. Es importante considerar, en primer lugar, cuál es la fuente de la variabilidad que observamos en las abundancias de las especies o en la biomasa total de la comunidad. Claramente esta variabilidad responde fundamentalmente a cambios en las condiciones ambientales, de las cuales la sequía de 1988 no sería más que un ejemplo extremo. En este contexto, las abundancias de las especies individuales son sensibles a estas variaciones en el ambiente y, en general, lo serán más cuanto mayor sea el número de especies, a causa de la competencia interespecífica. Sin embargo, a nivel de toda la comunidad, y por motivos similares, cuantas más especies haya será más probable que en cada momento exista una especie capaz de sustituir a una especie particularmente sensible a las condiciones ambientales imperantes, de manera que el funcionamiento de la comunidad (y su biomasa) variarán relativamente poco.

Problema 10.10. En un trabajo clásico, Connell (1978) estudió la recuperación de un archipiélago de coral después de un huracán en la costa australiana. En la tabla siguiente se muestran los resultados correspondientes a transectos lineales realizados 3-4 meses después del huracán. El porcentaje de cobertura por coral vivo se puede interpretar como un índice de la severidad con que el huracán afectó a cada zona. ¿Están de acuerdo los datos con la hipótesis de la perturbación intermedia?

Riqueza especies	4	6	17	16	16	13	23	14	12	8	6	5	5
Cobertura coral vivo (%)	2	3	10	12	14	18	20	35	70	72	76	77	80

Solución. Representamos la relación entre el porcentaje de cobertura de corales vivos y el número de especies en la comunidad.



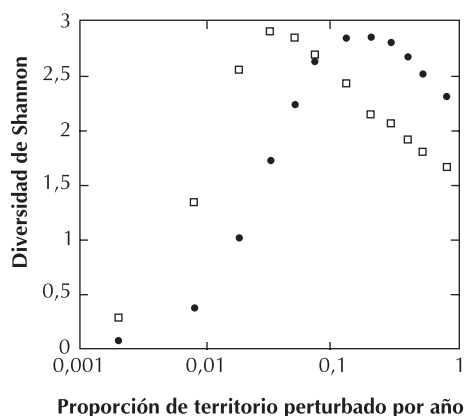
Se observa que las riquezas más elevadas se producen para recubrimientos intermedios, correspondientes a intensidades de perturbación también intermedias. Si ajustamos una función a los datos, observamos que un polinomio de segundo grado (con un máximo para recubrimientos intermedios) proporciona un ajuste muy bueno ($R^2 = 0,68$), mucho mejor que el de cualquier función monótona creciente o decreciente. Por lo tanto, los resultados están de acuerdo con la hipótesis de la perturbación intermedia.

Problema 10.11. Supongamos que en un territorio se encuentran únicamente 8 especies, cuyas capacidades de colonización y competitivas se dan en la tabla siguiente. Supongamos también que cada año se producen en promedio 5 perturbaciones, todas ellas del mismo tamaño. Analizar el efecto a largo plazo del tamaño de la perturbación sobre la diversidad del territorio. Considerar dos velocidades de sucesión: una de rápida en la que la competencia se evalúa cada año en el 50% de los píxeles y otra más lenta en la que la evaluación se realiza únicamente en el 10% de los píxeles. [Nota: representar la diversidad en el equilibrio en función de la proporción de territorio perturbado por año; la superficie total del territorio estudiado es de 250×250 píxeles.]

	Esp. 1	Esp. 2	Esp. 3	Esp. 4	Esp. 5	Esp. 6	Esp. 7	Esp. 8
Colonización	100	10	10	10	2	2	2	1
Competencia	1	10	10	10	100	100	100	200

Solución. Observemos que la especie 1 es muy buena colonizadora y mala competidora, mientras que la especie 8 tiene unas características opuestas. Las especies 2, 3 y 4, por su parte, son relativamente buenas colonizadoras y malas competidoras, mientras que las especies 5, 6 y 7 son pobres colonizadoras pero buenas competidoras. Para analizar el efecto del tamaño de la perturbación basta con: (1) Fijar en el *applet* 10.2 los parámetros de colonización y competencia de las especies. (2) Fijar a 5 la media de perturbaciones por año. (3) Elegir un periodo de cálculo de los valores medios para atenuar las fluctuaciones interanuales (50 años por ejemplo). (4) Fijar el parámetro de evaluación de la competencia primero a 0,1 y luego a 0,5, para simular una sucesión lenta y rápida, respectivamente. (5) Fijar sucesivamente el tamaño medio de la perturbación a , por ejemplo: 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50, 60, 70, 80, y 100. (6) Fijar la desviación estándar del tamaño de las perturbaciones a 0. Para cada uno de los valores inicializar el modelo y luego realizar las simulaciones necesarias para que se establezcan las proporciones de las distintas especies. Una vez estabilizadas realizar una nueva simulación de 100 años y anotar la diversidad media en los últimos 50 años. Los cálculos se pueden realizar con rapidez con el botón “Rápido”.

Una vez realizadas las simulaciones podemos representar la diversidad obtenida respecto a la proporción promedio de territorio perturbado cada año. Ésta se puede calcular fácilmente si sabemos que el territorio tiene una superficie total de 250×250 píxeles. Así, por ejemplo, cuando las perturbaciones son cuadrados de lado 20 y cada año se producen 5 perturbaciones, obtenemos $20 \times 20 \times 5 = 2000$ píxeles perturbados por año, lo que representa una proporción de 0,032 del territorio total. El gráfico siguiente muestra en cuadrados vacíos los resultados para la velocidad de sucesión lenta y en círculos sólidos para la velocidad de sucesión rápida. Se puede observar que en ambos casos se obtiene un máximo de diversidad para un tamaño de perturbación intermedio, de alrededor del 3% y del 20% del territorio perturbado por año para la velocidad de sucesión lenta y rápida, respectivamente. Este ejercicio ilustra la hipótesis de la perturbación intermedia.



10.8. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 10.12. ☼ Horn (1975) analizó con detalle la sustitución de las principales especies de árboles a lo largo del tiempo en un bosque del este de los Estados Unidos. Concretamente, pudo calcular la probabilidad que tenían las cuatro especies dominantes de ser sustituidas por la misma o otras especies de árboles. La matriz de transición que obtuvo para un período de 50 años fue la siguiente:

	A <i>B. populifolia</i>	A <i>N. sylvatica</i>	A <i>A. rubrum</i>	A <i>F. grandifolia</i>
De <i>Betula populifolia</i>	0,05 + 0	0,36	0,50	0,09
De <i>Nyssa sylvatica</i>	0,01	0,37 + 0,20	0,25	0,17
De <i>Acer rubrum</i>	0	0,14	0,37 + 0,18	0,31
De <i>Fagus grandifolia</i>	0	0,01	0,03	0,61 + 0,35

Esta tabla corresponde a una matriz de transición como las que hemos visto hasta ahora con la salvedad de que en la diagonal se indica la probabilidad de que un mismo árbol esté todavía en su sitio al cabo de 50 años (primer sumando) o de que haya sido sustituido por otro árbol de la misma especie (segundo sumando). Así, una haya tiene una probabilidad de 0,61 de sobrevivir en 50 años y una probabilidad de 0,35 de ser sustituida por otra haya. Supongamos que en un momento determinado el bosque está constituido en su totalidad por abedules. (a) ¿Qué composición esperaríamos que tuviera al cabo de 100 años? (b) ¿Cuál sería la composición esperada de un bosque de este tipo a muy largo plazo?

Problema 10.13. La sucesión en un campo abandonado puede esquematizarse en cuatro estadios. A partir del estadio inicial (A), se pasa a una vegetación arbustiva de bajo recubrimiento (B), después a una vegetación arbustiva más alta y densa (C) y, finalmente, a un bosque con un estrato arbustivo pobre (D). La probabilidad de que se produzca un incendio importante crece paralelamente con el grado de desarrollo de la comunidad: vale 0,1, 0,3 y 0,5 para la vegetación de tipo B, C y D, respectivamente. Una vez quemada, supondremos que la vegetación vuelve al estadio A, estadio en el que no quema. Se ha observado que al cabo de 10 años todas las zonas que eran de tipo A habían pasado a B; las zonas que eran de tipo B y que no habían ardido pasaban a C o permanecían como B en la misma proporción; las zonas de tipo C que no habían ardido pasaban a D o permanecían como C también en la misma proporción; mientras que la vegetación en el estadio D, de no quemarse, se mantenía en este mismo estado indefinidamente. (a) Construir un diagrama que esquematice las transiciones entre los cuatro estadios. (b) Construir la matriz de transición correspondiente. (c) Calcular la distribución estacionaria de la vegetación. (d) ¿Qué proporción de la superficie total arde cada 10 años una vez alcanzada la distribución estacionaria y qué proporción de los incendios se produce en cada tipo de vegetación?

Problema 10.14. Consideremos la situación presentada en el problema anterior. Añadamos el efecto de la extinción y supongamos que ésta es más efectiva cuanto menor sea la intensidad del incendio. Consideremos tres niveles de capacidad de extinción: (1) capacidad baja, que permite apagar un 50% de los incendios sobre B, un 25% sobre C y ninguno de los producidos sobre D; (2) capacidad moderada, que permite apagar un 90% de los incendios sobre B, un 50% sobre C y un 10% sobre D; (3) capacidad elevada: 100% de los incendios sobre B, 90% sobre C y 50% sobre D. (a) ¿Qué efecto tienen las distintas capacidades de extinción sobre la distribución estacionaria de la vegetación? (b) ¿y sobre la superficie total quemada cada 10 años y la proporción de la superficie quemada de cada tipo de vegetación una vez alcanzada la distribución estacionaria?

Problema 10.15. Callaway & Davis (1993) utilizaron fotografías aéreas para medir los cambios experimentados por la vegetación en el Gaviota State Park, en la costa central californiana, entre 1947 y 1989. Consideraron cuatro tipos de vegetación: prados (P), matorral costero (M), chaparral (C) y dehesa (D). Consultar el artículo original en la biblioteca y considerar solamente el caso en el que la vegetación no ha sido pastoreada ni ha ardido en el periodo considerado. (a) Construir la matriz de transición de un año al siguiente. (b) Calcular la distribución estacionaria.

Problema 10.16. Continuemos con el trabajo de Callaway & Davis (1993) utilizado en el problema anterior. Además de las zonas consideradas en el problema anterior, estos autores también determinaron el diagrama de transiciones en zonas que habían sufrido incendios pero no pastoreo, y en zonas con pastoreo pero sin incendios. Calcular la distribución estacionaria de la vegetación en cada caso y discutir los resultados obtenidos.

Problema 10.17. Consideremos el bosque del problema 10.12. Supongamos que una enfermedad ocasionada por un hongo impide que la haya (*Fagus*) se regenere en lugares donde hay o ha habido recientemente otra haya, pero que no afecta a hayas que crezcan en sitios ocupados por el resto de especies. (a) ¿Cuál es la nueva matriz de transición? (b) ¿Cuál será la distribución estacionaria bajo las nuevas condiciones?

Problema 10.18. Consideremos la comunidad de organismos que viven adheridos a las rocas en una zona costera. Clasifiquemos la comunidad en tres tipos: roca desnuda (R), algas (A) y mejillones (M). Las zonas de roca desnuda al cabo de un año se encuentran en la misma situación en un 5% de los casos, están ocupadas por algas en un 80% de los casos, y están ocupadas por mejillones en el 15% restante. Las zonas ocupadas por algas, al cabo de un año todavía están ocupadas por algas en un 50% de los casos, están ocupadas por mejillones en un 40% de los casos, y han pasado a roca desnuda en el 10% de los casos. Las zonas ocupadas por mejillones siguen en este estado al cabo de un año en el 70% de los casos, mientras que en el 30% restante han pasado a roca desnuda. Se calcula que la desaparición de la comunidad de mejillones es consecuencia, a partes iguales, de la acción de las olas y de la acción de depredadores como las estrellas de mar. (a) Construir el esquema de las transiciones entre los distintos tipos de comunidades. (b) Si en un momento determinado hay una zona rocosa totalmente cubierta por algas, ¿cuál será la ocupación de la misma al cabo de dos años? (c) ¿Qué proporciones de roca desnuda, algas y mejillones esperaríamos encontrar al cabo de mucho tiempo? (d) Si se realiza un experimento de exclusión de los depredadores de mejillones a largo plazo, ¿cuáles serán las nuevas proporciones en el equilibrio?

Problema 10.19. Los modelos de Markov guardan una estrecha relación con las matrices de Leslie que hemos visto en el capítulo de poblaciones estructuradas, y se pueden aplicar a un buen número de proble-

mas ecológicos. Dividamos, por ejemplo, los individuos de una población determinada en sanos, enfermos y muertos. La probabilidad de que un individuo sano enferme es 0,3 y de que muera 0,1. La probabilidad de que un individuo enfermo se cure es 0,3 y de que muera también 0,3. Obviamente, un individuo muerto no resucita. Las probabilidades anteriores se refieren a un periodo de un mes. (a) Construir la matriz de transición correspondiente. (b) Si en un momento determinado todos los individuos están sanos, ¿cuál será la distribución al cabo de un mes? (c) ¿Y a largo plazo? (d) ¿Cuántos meses deben transcurrir para que el tamaño de la población se haya reducido hasta menos del 5% del tamaño inicial?

Problema 10.20. ☞ Chust *et al.* (1999) estudiaron los cambios en el paisaje en la isla de Menorca entre 1984 y 1992 utilizando imágenes de satélite. En la tabla siguiente se presentan las proporciones de cada uso del suelo en 1984 y la matriz de transición correspondiente (para un intervalo temporal de 8 años). (a) Calcular la distribución de usos del suelo para el año 2016. (b) ¿Corresponde la distribución de usos en 1984 a un estado estacionario? Comentar los resultados.

1984/1992	Arbustos	Agrícola	Bosque	Sin vegetación	Regadío	% en 1984
Arbustos	0,791	0,108	0,096	0,003	0,002	23,46
Agrícola	0,044	0,941	0,001	0,011	0,003	64,61
Bosque	0,157	0,005	0,838	0,000	0,000	10,02
Sin veg.	0,006	0,196	0,000	0,797	0,001	1,68
Regadío	0,086	0,789	0,003	0,004	0,118	0,23

Problema 10.21. ☞ Díaz-Delgado *et al.* (2002) estudiaron la recuperación de la vegetación después del fuego en Cataluña utilizando imágenes de satélite. Los autores utilizaron el índice NDVI como medida del estado de la vegetación. En particular, compararon el NDVI de la vegetación 38 meses después del último incendio con el de la vegetación anterior al fuego. Sus resultados indicaron que en zonas que se habían quemado dos veces la recuperación del NDVI de la vegetación era más lenta (la resiliencia era menor) que en las que se habían quemado sólo una vez. Igualmente, los bosques de encinas presentaban una mayor resiliencia que los pinares. Interpreta estos resultados. [Nota: el NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) mide el grado de verdor de la vegetación; es elevado en vegetación abundante y en buen estado vegetativo y bajo cuando la vegetación es escasa o seca.]

Problema 10.22. En un estudio clásico Eggeing (1947) estudió el bosque tropical en la región de Budongo, Uganda. Cuando Eggeing realizó su estudio el bosque se estaba expandiendo en la zona de prados circundante. El autor describió tres grandes tipos de bosque: (1) un bosque joven característico de zonas colonizadas recientemente, (2) un bosque mixto, más maduro, en el que convivían especies colonizadoras con otras que pasarían a ser dominantes en las etapas más avanzadas de la sucesión, y (3) un bosque maduro dominado por *Cynometra alexandrii*, característico de las zonas menos perturbadas. Eggeing midió la riqueza de especies de árboles de más de 10 cm de diámetro, y obtuvo los resultados siguientes:

Superficie muestreada (ha)	Joven	Mixto	Maduro
0,35	22	33	10
0,75	28	44	13
1,15	33	52	17

Eggeing también muestreó otras comunidades de los bosques, entre ellas la comunidad de plantas epifitas, y encontró que la riqueza de ésta era de 9 especies en el bosque joven, de 25 en el mixto y de 35 en el maduro. (a) Comentar estos resultados en el marco de la hipótesis de la perturbación intermedia. (b) ¿Qué implicaciones tienen desde el punto de vista de la gestión?

Problema 10.23. ☞ En un famoso artículo publicado en 1969 en la revista *Science* E.P. Odum describió la sucesión como un patrón ordenado que resulta en un conjunto de tendencias temporales en las propieda-

des de las comunidades y los ecosistemas. En este trabajo Odum predice que tanto la riqueza como la diversidad de las comunidades tenderá a aumentar con el tiempo. Ahora sabemos que esto a menudo no es así, y disponemos de un argumento teórico (la hipótesis de la perturbación intermedia) que nos explica el porqué. Sin embargo, sí que es posible concebir situaciones en las que la diversidad aumenta a medida que avanza la sucesión. ¿Es esto posible en el *applet* 10.2? ¿Cómo se puede modificar el *applet* para que sea posible?

Problema 10.24. En un artículo clásico, Johnston & Odum (1956) midieron la densidad de distintas especies de aves nidificantes en diferentes estadios sucesionales en Georgia (EE.UU.). ¿Cómo varía la densidad absoluta de aves, el número de especies y la diversidad de Shannon con la edad de la comunidad?

Número de parejas en 100 acres según el estadio sucesional y la edad

Tipología de la vegetación	Prados		Prados-arbustos		Bosque de pinos			Robles	
	1	3	15	20	25	35	60	100	150+
<i>Ammodramus savannarum</i>	10	30	25						
<i>Sturnella magna</i>	5	10	15	2					
<i>Spizella pusilla</i>			35	48	25	8	3		
<i>Geothlypis trichas</i>			15	18					
<i>Icteria virens</i>			5	16					
<i>Cardinalis cardinalis</i>			4	4	9	10	14	20	23
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>			5	8	13	10	15	15	
<i>Aimophila aestivalis</i>				8	6	4			
<i>Dendroica discolor</i>				8	6				
<i>Vireo griseus</i>				8		4	5		
<i>Dendroica pinus</i>					16	34	43	55	
<i>Piranga rubra</i>					6	13	13	15	10
<i>Thryothorus ludovicianus</i>						4	5	20	10
<i>Poecile carolinensis</i>						2	5	5	5
<i>Polioptila caerulea</i>						2	13		13
<i>Sitta pusilla</i>							2	5	
<i>Cyanocitta cristata</i>							3	10	5
<i>Contopus virens</i>							10	1	3
<i>Archilochus colubris</i>							9	10	10
<i>Baeolophus bicolor</i>							6	10	15
<i>Vireo flavifrons</i>							3	5	7
<i>Wilsonia citrina</i>							3	30	11

Número de parejas en 100 acres según el estadio sucesional y la edad									
Tipología de la vegetación	Prados		Prados-arbustos		Bosque de pinos			Robles	
Edad de la vegetación (años)	1	3	15	20	25	35	60	100	150+
<i>Vireo olivaceus</i>							3	10	43
<i>Picoides villosus</i>							1	3	5
<i>Picoides pubescens</i>							1	2	5
<i>Myiarchus crinitus</i>							1	10	6
<i>Hylocichla mustelina</i>							1	5	23
<i>Coccyzus americanus</i>								1	9
<i>Mniotilta varia</i>									8
<i>Oporornis formosus</i>									5
<i>Empidonax virescens</i>									5

Problema 10.25. Mediante el análisis de fotografías aéreas, Lloret *et al.* (2002) analizaron la dinámica del paisaje de la zona de Tivissa (Tarragona). Consideraron las siguientes 5 categorías: bosque denso (A), bosque abierto (B), matorral (C), zonas agrícolas (D) y otros usos (E). La tabla siguiente muestra las transiciones que se produjeron entre estas categorías entre 1956 y 1978. La tabla se interpreta de la forma siguiente: la primera columna indica que de las 5589 ha que eran de bosque denso en el año 1956, 3439 continuaban siéndolo en 1978, 843 habían pasado a B, 1025 a C, 568 a D y 14 a E. El resto de columnas se interpretan análogamente. (a) Construir la matriz de transición y el vector de estado para el año 1978. (b) ¿Cuál es la proporción esperada de cada categoría de territorio para el año 2000? (c) ¿Y en el equilibrio? (d) En realidad, en el año 2000 había 3572 ha de A, 374 de B, 11.609 de C, 4993 de D y 436 de E. Comparar estos resultados con los obtenidos en (b). ¿Cómo se explican las diferencias entre los valores predichos y los observados?

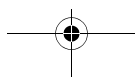
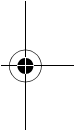
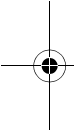
		De (categoría en 1956)				
		A	B	C	D	E
A (categoría en 1978)	A	3439	1172	850	1046	9
	B	843	605	1301	377	1
	C	1025	1234	2921	620	2
	D	568	249	220	4397	6
	E	14	4	3	53	10

Problema 10.26. El desierto de Mojave (California, EE.UU.) está dominado por grandes extensiones de terreno desnudo (S) y por dos arbustos de los géneros *Larrea* (L) y *Ambrosia* (A). Se ha estimado que un terreno sin vegetación tiene una probabilidad de 0,984 de seguir igual y que la probabilidad de ser colonizado por *Ambrosia* es 7 veces mayor que la de ser colonizado por *Larrea*. Los sitios ocupados por *Larrea* siguen así con probabilidad 0,984 y nunca son sustituidos por *Ambrosia*. Finalmente, los lugares ocupados por *Ambrosia* siguen igual con probabilidad 0,725 y pierden la vegetación con probabilidad 0,270. Todas las probabilidades de transición se refieren a un periodo de 10 años. (a) Construir el diagrama de transicio-



nes correspondiente. (b) Considerar una parte del territorio totalmente ocupada por *Larrea*. ¿Cuáles serían las proporciones esperadas al cabo de veinte años? (c) ¿Cuáles serían las proporciones en el equilibrio? (Modificado de McAuliffe 1988.)

Problema 10.27. Un señor mayor va desde hace muchos años de vacaciones al mismo sitio de la costa. En un determinado lugar ha podido comprobar que si un año había mejillones, el año siguiente también los había en 8 de cada 10 ocasiones. Por el contrario, si un año no había mejillones el año siguiente sólo los encontraba en 3 de cada 10 ocasiones. (a) A lo largo de su vida, ¿qué proporción de veranos habrá encontrado mejillones? (b) El verano de 2004 encontró mejillones. ¿Cuál es la probabilidad de que encuentre mejillones de nuevo en el verano de 2006?





11. BIOGEOGRAFÍA INSULAR

La biogeografía estudia la distribución espacial de las especies. La distribución actual de una determinada especie es producto de factores históricos (p. ej., lugar de origen de las especies, procesos de dispersión, barreras a la dispersión), de las condiciones ambientales y los recursos (capítulo 2), y de la distribución de otras especies (capítulo 8). Es evidente que no sólo la identidad sino también el **número de especies** varía enormemente dependiendo del lugar donde nos encontremos. En este capítulo estudiaremos algunos de los factores que explican esta variabilidad. Es bien sabido, por ejemplo, que existe una relación entre el área de un territorio y el número de especies que lo habitan, de forma que áreas mayores tienden a contener más especies. Esto es así tanto en islas de distinto tamaño como en zonas cada vez mayores de continentes y océanos. Igualmente, se sabe desde antiguo que islas oceánicas muy alejadas de los continentes tienden a ser más pobres en especies que islas de similares características pero más cercanas al continente. La biogeografía insular se desarrolló con el objeto de explicar estas y otras regularidades estadísticas observadas en la estructura de las comunidades insulares. Es importante señalar que aquí el término “insular” no se utiliza necesariamente en un sentido literal (es decir, referido a pedazos de tierra rodeados de mar), sino también para referirse a fragmentos de territorio claramente diferenciados de su entorno inmediato por alguna característica ambiental relevante (por ejemplo, cumbres, retazos de bosque en un “mar” de cultivos).

Uno de los avances más significativos para entender los procesos que afectan la riqueza de especies en las islas fue el desarrollo, por MacArthur y Wilson, de la teoría de equilibrio de la biogeografía insular (1963, 1967)⁷. A pesar de que el modelo de MacArthur y Wilson nació en el entorno de la ecología y biogeografía académicas, pronto se vio que tenía también una gran utilidad en ecología aplicada, dado que las reservas naturales pueden considerarse islas en una matriz de territorio no protegido. En las décadas de 1970 y 1980 la teoría de la biogeografía insular constituyó la base ecológica para el diseño de reservas naturales. Posteriormente, la teoría de metapoblaciones (capítulo 7) y el estudio de las especies exóticas se han añadido como pilares de la biología de la conservación. Es importante darse cuenta de que la teoría de metapoblaciones y la de la biogeografía insular son conceptualmente muy parecidas, y sólo difieren fundamentalmente en el nivel de estudio: conjuntos de poblaciones de una sola especie en la primera y comunidades multispecíficas en la segunda.

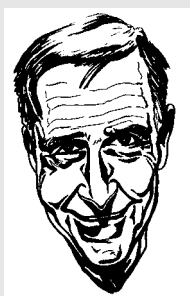
11.1. RELACIÓN ESPECIES-ÁREA

La relación entre el tamaño de una isla y el número de especies que la habitan o, en general, entre el tamaño de un territorio cualquiera y su riqueza, se conoce con el nombre de relación especies-área, y se suele aproximar a una función de tipo **potencial**

$$S = c \cdot A^z \quad 11.1$$

7. Aunque los aspectos fundamentales de esta teoría ya habían sido enunciados 15 años antes por Eugene Munroe (Brown & Lomolino 1989), sus trabajos habían pasado inadvertidos, y no fue hasta que MacArthur y Wilson publicaron su teoría (sin conocer la obra de Munroe) que ésta se convirtió en uno de los pilares básicos de la biogeografía. Este caso muestra, una vez más, que en ciencia no es suficiente con tener una buena idea, sino que además hay que desarrollarla y darle la publicidad adecuada.

Edward O. Wilson



Edward Wilson nació en Birmingham (Alabama, EE.UU.) en 1929. Después de graduarse en la Universidad de Alabama, Wilson realizó el doctorado en Harvard, universidad en la que posteriormente ha sido profesor durante más de 40 años. Aunque Wilson ha dedicado la mayor parte de su carrera científica a la zoología y, en particular, al estudio de las hormigas, sus ideas han tenido un gran impacto en casi todos los ámbitos de la biología y, actualmente, está considerado como uno de los científicos más influyentes del siglo XX. En 1967 Wilson publicó, junto con Robert MacArthur, el libro *The theory of island biogeography*, en el que se describía un modelo sencillo para explicar la dinámica de las comunidades en islas (en sentido amplio) y que pronto se convirtió en un clásico. Posteriormente, Wilson y su estudiante de doctorado Daniel Simberloff realizaron unos espectaculares experimentos de colonización de islas desiertas que confirmaron muchas de las predicciones del modelo. Las ideas de MacArthur y Wilson se convirtieron rápidamente en uno de los pilares básicos

sobre los que se sustentó la entonces incipiente biología de la conservación. Más tarde, sus estudios de sociedades de hormigas le llevaron a fundar una nueva disciplina, la sociobiología, con la publicación, en 1975, del libro *Sociobiology: the new synthesis*. En esta obra inmensamente influyente (y controvertida) Wilson defiende la necesidad de incorporar consideraciones evolutivas al estudio del comportamiento de las especies animales, incluidos los humanos. Wilson ha mostrado siempre un elevado compromiso con la causa ecologista, y ha dedicado buena parte de sus esfuerzos en las últimas décadas al estudio y a la divulgación de la problemática derivada de la pérdida de biodiversidad del planeta.

donde S es el número de especies, A es el área, y c y z son parámetros que se suelen obtener por ajuste estadístico de datos empíricos. Esta relación se hace lineal si tomamos logaritmos a ambos lados de la ecuación

$$\log S = \log c + z \cdot \log A \quad 11.2$$

El parámetro z es pues la pendiente de la recta que relaciona el logaritmo del número de especies con el logaritmo de la superficie del territorio. A mayor z mayor será la diferencia entre territorios de distintos tamaños. Si $z = 0$ el número de especies es constante y vale c . En promedio, en islas verdaderas la riqueza se duplica cada vez que el área aumenta 10 veces (regla de Darlington; el lector puede comprobar fácilmente con la ecuación 11.1 que esto equivale a $z = 0,3$). No obstante, cabe señalar que existe una considerable variación entre grupos taxonómicos y entre archipiélagos (por ejemplo, $0,24 < z < 0,49$ para los 9 grupos de organismos y archipiélagos recogidos en MacArthur & Wilson, 1967). En general, la relación especies-área en los continentes presenta una pendiente (z) menor que en las islas.

La forma de la relación especies-área no lleva implícito ningún mecanismo que explique por qué hay más especies en territorios de área mayor. Básicamente, las explicaciones de este aumento en la riqueza se agrupan en dos categorías: (1) las islas grandes tienen una mayor **diversidad de hábitats** (y nichos ecológicos) que las islas pequeñas, por lo que son capaces de soportar un mayor número de especies distintas; (2) las islas grandes soportan también **poblaciones de mayor tamaño** que las islas pequeñas, por lo que la probabilidad de extinción de una determinada especie (por estocasticidad ambiental o demográfica, por ejemplo) es menor en las primeras que en las segundas. En la práctica es difícil separar los dos factores y, probablemente, ambos contribuyen al patrón observado (véase problema 11.29). Dentro de un mismo archipiélago, por ejemplo, las islas de mayor tamaño suelen tener también una mayor altitud máxima, lo que evidentemente se traduce en un mayor número de hábitats potenciales para las especies de la mayor parte de grupos taxonómicos. El efecto del área de la isla sobre su número de especies se contempla de forma explícita en el modelo de equilibrio de MacArthur y Wilson.

Problema 11.1. Un entomólogo ha estudiado con detalle la fauna de psocópteros de dos islas de un archipiélago. En la primera isla, de 1 km² de superficie, ha encontrado 12 especies de psocópteros y en la segunda, de 50 km², ha encontrado 33 especies. Supondremos que la fauna de psocópteros del conjunto del archipiélago se ajusta a una relación especies-área única y de tipo potencial. (a) ¿Cuál es el valor de la pendiente z de esta relación? (b) ¿Cuántas especies de psocópteros esperarías encontrar en una isla de 7,2 km² de superficie todavía inexplorada?

Solución

(a) Apliquemos la ecuación 11.1 a las dos islas, utilizando el subíndice P para la isla pequeña y G para la grande

$$S_P = c \cdot A_P^z; \quad S_G = c \cdot A_G^z$$

Si dividimos la segunda ecuación por la primera ya podemos calcular directamente el valor de z

$$\frac{S_G}{S_P} = \frac{33}{12} = \left(\frac{A_G}{A_P}\right)^z = \left(\frac{50}{1}\right)^z \Rightarrow z = 0,259$$

(b) Para poder calcular S para la tercera isla (llamémosla M) debemos conocer el valor de c . Para ello basta con aplicar la ecuación 11.1 para cualquiera de las dos islas conocidas utilizando el valor de z recién calculado

$$S_P = c \cdot A_P^z \Rightarrow 12 = c \cdot 1^{0,259} \Rightarrow c = 12 \text{ especies}$$

Finalmente

$$S_M = c \cdot A_M^z = 12 \cdot 7,2^{0,259} \approx 20 \text{ especies}$$

11.2. LA TEORÍA DE LA BIOGEOGRAFÍA INSULAR DE MACARTHUR Y WILSON

La premisa básica del modelo de MacArthur y Wilson es que el número de especies de una isla es el resultado del balance entre dos procesos antagónicos: la **colonización** recurrente por nuevas especies y la **extinción** de las especies residentes. El modelo presupone la existencia de una fuente inagotable (continental) de especies que potencialmente pueden colonizar la isla (P especies). En el equilibrio, las tasas de colonización y de extinción se igualan, de modo que el número de especies en la isla permanece constante, pese a que la identidad de éstas varía con el tiempo. El modelo predice: (1) un número mayor de especies en islas grandes que en islas pequeñas como consecuencia de una menor tasa de extinción en las primeras respecto a las segundas; (2) una mayor riqueza en islas cercanas al continente que en islas alejadas como consecuencia de una menor tasa de colonización en las últimas.

Veamos a continuación una formulación matemática del modelo de MacArthur y Wilson. Podemos considerar que el cambio en el número de especies de una isla con el tiempo (dS/dt) es la diferencia entre la tasa a la que llegan nuevas especies (colonización, λ_S) y la tasa de extinción de especies en la propia isla (μ_S)

$$\frac{dS}{dt} = \lambda_S - \mu_S \quad 11.3$$

Definamos a continuación las funciones de colonización y extinción. Parece lógico suponer que la tasa de colonización de nuevas especies será máxima ($\lambda_S = C$) cuando en la isla no se encuentre ninguna

de las especies existentes en el continente ($S = 0$), y que la tasa de colonización se hará cero cuando todas las especies del continente se encuentren ya representadas en la isla ($S = P$). Si suponemos que la tasa de colonización disminuye **linealmente** entre estos dos extremos (Figura 11.1A), tenemos

$$\lambda_S = C - \frac{C}{P} \cdot S \quad 11.4$$

Ésta es la ecuación de la recta que pasa por los puntos (0 especies, C colonizaciones) y (P especies, 0 colonizaciones) (véase apéndice matemático).

Se puede derivar una función de extinción de forma parecida: cuando una isla se encuentra desierta ($S = 0$) la tasa de extinción será necesariamente 0, mientras que la tasa será máxima ($\mu_S = E$) cuando todas las especies del continente se encuentren en la isla ($S = P$). Si suponemos nuevamente que la relación es lineal (Figura 11.1B), tenemos

$$\mu_S = \frac{E}{P} \cdot S \quad 11.5$$

Podemos sustituir ahora las funciones de colonización (11.4) y de extinción (11.5) en la ecuación básica del modelo (11.3), con lo que obtenemos

$$\frac{dS}{dt} = C - \frac{C}{P} \cdot S - \frac{E}{P} \cdot S \quad 11.6$$

En el equilibrio el número de especies no varía (Figura 11.1C) y, por lo tanto, tenemos

$$\frac{dS}{dt} = 0 = C - \frac{C}{P} \cdot S^* - \frac{E}{P} \cdot S^* \Rightarrow C = \left(\frac{C+E}{P}\right) \cdot S^* \Rightarrow S^* = \frac{C \cdot P}{C+E} \quad 11.7$$

donde S^* es el **número de especies en el equilibrio**. El número de especies que ocuparán una isla en el equilibrio es función de las tasas máximas de colonización y de extinción (C y E), y de la riqueza del *pool* continental (P). Si sustituimos el valor de S^* en las ecuaciones de colonización y de extinción (ecuaciones 11.4 y 11.5) observamos que en el equilibrio se produce una continua renovación de las especies presentes en la isla: el número de especies es constante no porque no hayan extinciones ni colonizaciones sino porque las que se producen se compensan exactamente

$$\lambda_{S^*} = C - \frac{C}{P} \cdot S^* = C - \frac{C}{P} \cdot \left(\frac{C \cdot P}{C+E}\right) = C \cdot \left(1 - \frac{C}{C+E}\right) = \frac{E \cdot C}{C+E} \quad 11.8$$

$$\mu_{S^*} = \frac{E}{P} \cdot S^* = \frac{E}{P} \cdot \left(\frac{C \cdot P}{C+E}\right) = \frac{E \cdot C}{C+E} \quad 11.9$$

A esta cantidad, $\lambda_{S^*} = \mu_{S^*} = (E \cdot C)/(C + E)$, la denominamos la **tasa de renovación** de las especies en la isla, T . Si estamos en el equilibrio, en cada período de tiempo considerado se producirán T extinciones y T colonizaciones, con lo que S permanecerá constante. Esta predicción del modelo fue comprobada brillantemente por Simberloff, un estudiante de doctorado de Wilson, mediante la defaunación experimental de pequeñas islas de manglar en la costa de Florida, en Estados Unidos (Simberloff & Wilson 1969; problema 11.24). La similitud entre el modelo que acabamos de ver y el modelo islas-continente de metapoblaciones visto en el capítulo 7 es evidente.

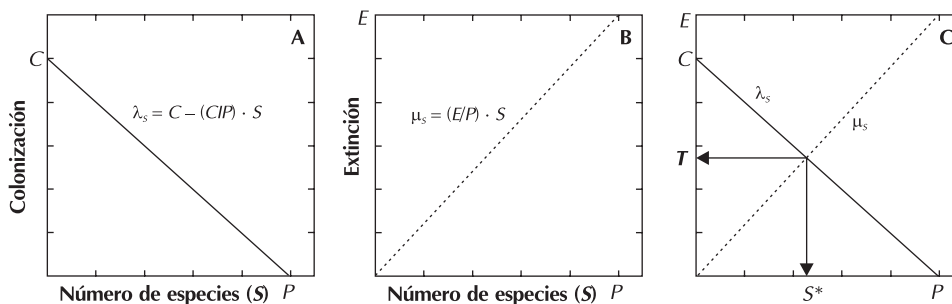


Figura 11.1. Tasa de colonización (A) y de extinción (B) en el modelo de MacArthur y Wilson. Las funciones de colonización y de extinción se cruzan en un punto que define el número de especies en el equilibrio (S^*), las cuales se renuevan con una tasa de renovación T (C).

¿Cómo se introducen en el modelo de MacArthur y Wilson los efectos de la superficie de las islas y de su distancia al continente? Comencemos con el efecto del área. Supongamos que, en general, en una isla grande hay más individuos de las distintas especies (las poblaciones son mayores) que en una isla pequeña. Supongamos también que las poblaciones más pequeñas tienen una probabilidad de extinción mayor que las poblaciones con más individuos, lo cual es plausible si consideramos el efecto de la estocasticidad sobre la supervivencia de las poblaciones (véase capítulo 4). Comparemos ahora dos islas imaginarias, una grande (con área A_G) y otra más pequeña (con área A_P), pero idénticas en sus demás características. En la isla grande la tasa máxima de extinción (E_G) será, según el razonamiento anterior, menor que en la isla más pequeña (E_P). Por lo tanto (ecuación 11.7), el número de especies en el equilibrio en la isla más grande (S_G^*) será también mayor que el número de especies en el equilibrio en la isla más pequeña (S_P^*) (Figura 11.2A).

Por lo que respecta a la distancia, es verosímil considerar que es más fácil llegar a una isla cercana que a una isla alejada del continente. Comparemos nuevamente dos islas imaginarias, una alejada del continente (isla L) y otra cercana a éste (isla C), pero idénticas en sus demás características. Lógicamente, en la isla cercana la tasa máxima de colonización (C_C) será mayor que en la isla más alejada (C_L). A partir de aquí se deduce (ecuación 11.7) que el número de especies en el equilibrio será mayor en la isla más cercana al continente (S_C^*) que en la isla más alejada (S_L^*) (Figura 11.2B).

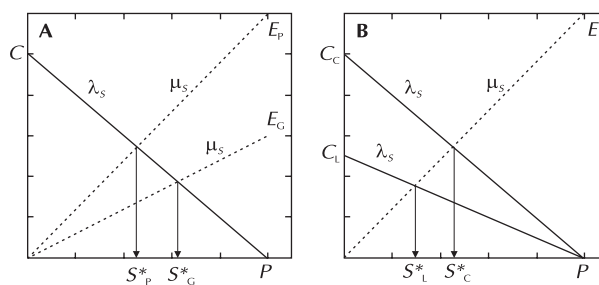


Figura 11.2. Efecto del área de la isla sobre la extinción (A): la isla grande tiene una extinción máxima (E_G) menor que la pequeña (E_P); por tanto, en el equilibrio, la isla grande acaba teniendo más especies (S_G^*) que la isla pequeña (S_P^*). **Efecto de la distancia de la isla al continente sobre la colonización (B):** la isla cercana al continente tiene una mayor colonización máxima (C_C) que la isla lejana (C_L); por tanto, en el equilibrio, la isla cercana tiene más especies (S_C^*) que la isla lejana (S_L^*).

Problema 11.2. Supongamos que el número de especies de una isla sigue el modelo de equilibrio de MacArthur y Wilson con ecuaciones de colonización y de extinción lineales. La tasa máxima de colonización es de 100 especies·año⁻¹ y la tasa máxima de extinción de 50 especies·año⁻¹. En el continente hay 150 especies. (a) ¿Cuál es el número esperado de especies en el equilibrio? (b) Una vez en el equilibrio, ¿cuál es el número de extinciones y de colonizaciones anuales? (c) Supongamos que la colonización es inversamente proporcional al cuadrado de la distancia entre la isla y el continente; ¿cuántas especies esperaríamos encontrar en otra isla que estuviera a doble distancia del continente que la primera y que tuviera, por lo demás, las mismas características?

Solución

(a) Sabemos, por la ecuación 11.7, que el número de especies en el equilibrio vale

$$S^* = \frac{C \cdot P}{C + E} = \frac{100 \cdot 150}{100 + 50} = 100 \text{ especies}$$

(b) En el equilibrio el número de colonizaciones anuales es igual al de extinciones (ecuaciones 11.8 y 11.9). A esta cantidad la conocemos con el nombre de tasa de renovación

$$T = \frac{E \cdot C}{C + E} = \frac{50 \cdot 100}{100 + 50} \approx 33 \frac{\text{especies}}{\text{año}}$$

(c) Calculemos primero la tasa máxima de colonización de la segunda isla (C_2) en relación a la de la primera (C_1). Según el enunciado, C es inversamente proporcional al cuadrado de la distancia d de la isla al continente, luego

$$C_1 = \frac{\alpha}{d_1^2} \qquad C_2 = \frac{\alpha}{d_2^2}$$

donde α es una constante común para ambas islas. Como $d_2 = 2 \cdot d_1$,

$$C_2 = \frac{\alpha}{4 \cdot d_1^2} = \frac{C_1}{4} = \frac{100}{4} = 25 \frac{\text{especies}}{\text{año}}$$

Con la ecuación 11.7 podemos calcular ahora el número de especies en el equilibrio en la segunda isla, puesto que sabemos que tanto P como E son iguales que en la primera

$$S_2^* = \frac{C_2 \cdot P}{C_2 + E} = \frac{25 \cdot 150}{25 + 50} = 50 \text{ especies}$$

11.3. EFECTOS DIANA Y RESCATE

El modelo de equilibrio que hemos visto en el apartado anterior no incorpora muchos efectos potencialmente relevantes. En particular, no incluye ningún efecto del área de la isla sobre la tasa de colonización ni de la distancia al continente sobre la probabilidad de extinción. ¿Son estos efectos importantes? La respuesta es afirmativa, y los efectos se han denominado, respectivamente, efecto diana y efecto rescate. El **efecto diana** establece que, siendo las demás características idénticas, una isla grande recibirá más inmigrantes que una de menor tamaño, dado que representa un objetivo (una “diana”) más grande para los potenciales inmigrantes. Este efecto se puede introducir en el modelo de biogeografía insular de MacArthur y Wilson haciendo que la colonización máxima en una isla grande sea mayor que en una isla pequeña ($C_G > C_p$), lo cual resulta nuevamente en una mayor riqueza de especies en el equilibrio en la isla de mayor tamaño. El **efecto rescate**, por su parte, es análogo al que ya definimos en el capítulo 7 aplicado a las metapoblaciones, y consiste en una menor tasa de extinción en islas cercanas al continente que en islas lejanas, simplemente porque el mayor número de inmigrantes en las islas próximas al continente hace que poblaciones cercanas a la extinción puedan ser “rescatadas” de la extinción por individuos acabados de llegar. El efecto rescate se puede introducir en el modelo de MacArthur y Wilson haciendo que la extinción máxima de una isla cercana al continente sea menor que la de una isla lejana ($E_C < E_L$).

Problema 11.3. ☞ Utilizar el *applet* 11.1 para comparar la riqueza de especies al cabo de 100 años de tres islas inicialmente deshabitadas con y sin efecto diana. Considerar tres islas situadas a 200 unidades de distancia del continente y de áreas 1000, 4000 y 8000 (unidades arbitrarias). La riqueza del continente es de 100 especies, las cuales emiten 1 propágulo por especie y año. Estos propágulos alcanzan una distancia media de 100 unidades. El valor del parámetro de extinción vale también 100.

Solución. Si ejecutamos el *applet* 11.1 con los parámetros del enunciado y sin efectos diana y rescate obtenemos las riquezas siguientes según el tamaño de la isla (promedio entre los años 80 y 100 desde el inicio):

- 1000 unidades: 20 especies
- 4000 unidades: 52 especies
- 8000 unidades: 69 especies.

Estos resultados están sujetos a una cierta variabilidad puesto que las simulaciones incorporan un componente estocástico (véase apartado 11.5). Si ahora introducimos el efecto diana y repetimos el experimento, obtenemos:

- 1000 unidades: 4 especies
- 4000 unidades: 30 especies
- 8000 unidades: 60 especies.

El valor absoluto de la riqueza al cabo de 100 años (situación próxima al equilibrio) es siempre menor cuando introducimos el efecto diana que sin él. Esto, en realidad, carece de importancia, ya que depende de la forma particular en que se ha implementado el efecto diana en el *applet* (véase apartado 11.5). Lo que es realmente importante es que esta reducción es mucho mayor en islas pequeñas que en islas grandes: el efecto diana exagera las diferencias entre islas de distintos tamaños, ya que las islas grandes no sólo presentan menores tasas de extinción sino que también tienen tasas de colonización más elevadas.

11.4. SÍNTESIS

En este capítulo hemos estudiado algunos aspectos relacionados con la distribución espacial de las propiedades de las comunidades y, en particular, de su riqueza en especies. Aunque la distribución de las comunidades ecológicas y de las especies que las integran responde, en parte, a factores ecológicos como los estudiados en capítulos anteriores, no hemos analizado estas distribuciones en detalle, puesto que su estudio es más propio de un curso de biogeografía que de una introducción general a la ecología como la que pretende proporcionar este libro. Hemos visto que el número de especies de un territorio aumenta con la superficie del mismo, tanto en regiones continentales como en islas propiamente dichas, y que lo hace siguiendo una ley de tipo potencial. A continuación hemos introducido el modelo de biogeografía insular de MacArthur y Wilson. Este modelo supone que el número de especies en una isla determinada varía según el balance entre la tasa de colonización desde el continente y la tasa de extinción de especies en la isla. En el equilibrio el número de especies es constante, aunque éstas se van renovando continuamente a una tasa determinada por las tasas de colonización y extinción. El modelo permite incorporar fácilmente efectos como la disminución de la tasa de extinción con el tamaño de las islas o la disminución de la tasa de colonización con la distancia al continente, así como procesos algo más sutiles como el efecto diana (del área de la isla sobre la probabilidad de colonización) y el efecto rescate (de la cercanía al continente sobre la probabilidad de extinción). Pese a su simplicidad, algunas de las predicciones fundamentales del modelo han sido corroboradas experimentalmente y, dado que las reservas se pueden considerar “islas” de terreno protegido, su aplicación ha resultado extraordinariamente útil en biología de la conservación. Otras consideraciones importantes relacionadas con la capacidad de colonización de las especies, especialmente en relación a especies exóticas, no han sido discutidas en el texto pero sí que se introducen en los problemas que siguen.

11.5. APPLET DEL MODELO

Applet 11.1. Modelo de biogeografía insular

Este *applet* simula los procesos de colonización y de extinción de especies en islas, las cuales se caracterizan únicamente por su superficie y por su distancia al continente. El continente es una fuente inagotable

de propágulos de 100 especies. A cada paso de tiempo, estas especies emiten un cierto número de propágulos, los cuales viajan hasta una distancia determinada según una ley exponencial negativa. Tanto el número de propágulos emitidos cada año por cada especie como la distancia media a la que llegan son parámetros seleccionables por el usuario. Si un propágulo cae en la región comprendida entre la distancia del continente a una isla determinada y un cierto rango correspondiente a su entorno, se considera que la isla ha sido colonizada. A cada paso de tiempo se pueden producir también extinciones, con una probabilidad inversamente proporcional a la superficie de la isla (A). El usuario controla la tasa de extinción con un parámetro k proporcional a la probabilidad de extinción de las especies (la cual se considera igual para todas ellas, p_e)

$$p_e = \frac{k}{A}$$

El *applet* incorpora además los efectos diana y rescate. Este último se introduce impidiendo la extinción de especies que hayan recibido inmigrantes desde el continente durante el último año. El efecto diana se incorpora simplemente teniendo en cuenta el número de propágulos que han caído en cada isla, número que lógicamente aumenta con el tamaño de éstas.

El *applet* proporciona las siguientes salidas: (1) barra de progreso de la ocupación de cada una de las 100 especies en cada isla; (2) número de especies, colonizaciones y extinciones en el último año simulado; (3) número de especies, colonizaciones y extinciones promediadas sobre un cierto número de años seleccionable por el usuario; (4) evolución temporal de la riqueza en cada una de las islas (Figura 11.3).

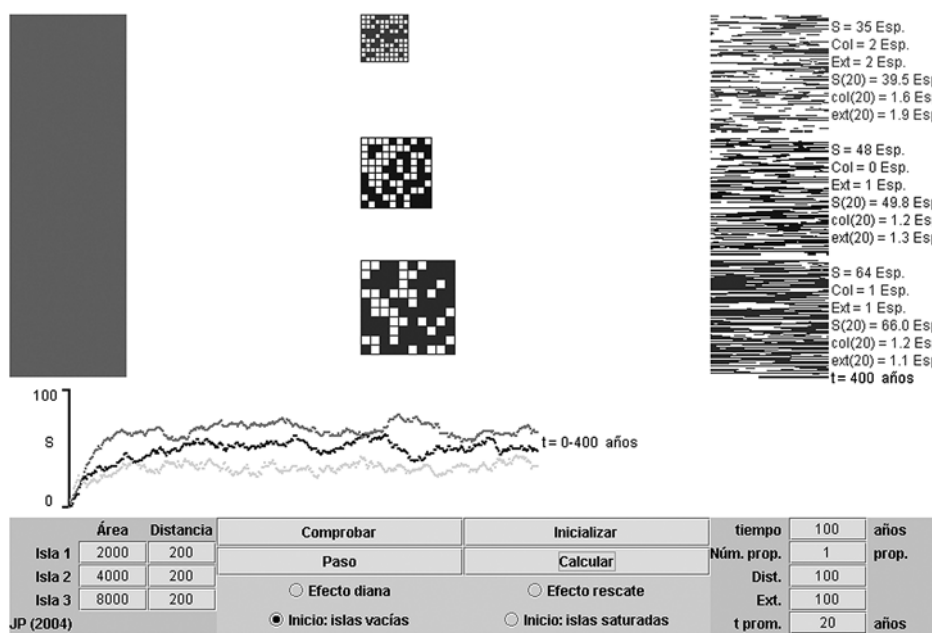


Figura 11.3. Ejemplo de ejecución del *applet* 11.1 de biogeografía insular. En él se analiza el efecto de la superficie de tres islas sobre el número de especies en el equilibrio. Obsérvese que como mayor es la isla más especies contiene en el equilibrio.

11.6. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 11.4. Una isla tiene el doble de especies que otra. ¿Qué relación hay entre las áreas de las dos islas cuando la pendiente de la relación especies-área vale 0,15? ¿y cuando vale 0,30?

Solución. Denominemos Q_S al cociente entre el número de especies de las dos islas y Q_A al cociente de sus superficies. Si aplicamos la ecuación 11.1 a las dos islas obtenemos

$$S_1 = c \cdot A_1^z \qquad S_2 = c \cdot A_2^z$$

Si ahora dividimos la primera ecuación por la segunda

$$Q_S = Q_A^z \Rightarrow \log Q_S = \frac{\log Q_A}{z}$$

Por el enunciado del problema sabemos que Q_S vale 2. Si aplicamos la ecuación anterior y calculamos el antilogaritmo obtenemos $Q_A = 102$ cuando $z = 0,15$ y $Q_A = 10,1$ cuando $z = 0,3$.

Problema 11.5. La región catalana del Vallés (donde se encuentra la Universidad Autónoma de Barcelona) tiene una superficie de 1432 km² y en ella se han encontrado 81 especies de hormigas. En Cataluña, con una superficie de 31.930 km² el número de especies de hormigas conocidas es de 161 (datos de Gómez & Espadaler 2000 y de Espadaler com. per. 2004). (a) Si suponemos que el número de especies de hormigas crece con el área según una ley potencial y que ésta viene definida por los valores del Vallés y de Cataluña, ¿cuál sería el número de especies que esperaríamos que hubiera en la Península Ibérica, en Europa y en el mundo entero? $A_{\text{Iberia}} = 584.000$ km²; $A_{\text{Europa}} = 4.128.000$ km² (sin Rusia); $A_{\text{Continentes}} = 148.328.000$ km². (b) En realidad, el número de especies de hormigas que se conocen en la Península Ibérica es de 247, en Europa de 576, y en el mundo de alrededor de 20.000. ¿A qué se pueden atribuir las diferencias entre la estimación realizada y los datos reales?

Solución

(a) Calculemos en primer lugar los parámetros z y c de la ecuación potencial. Indiquemos con los subíndices V y C el Vallés y Cataluña, respectivamente. Podemos calcular la pendiente z dividiendo la relación potencial para ambas regiones

$$\frac{S_C}{S_V} = \frac{161}{81} = 1,99 = \frac{c \cdot A_C^z}{c \cdot A_V^z} = \left(\frac{31.930}{1432} \right)^z = 22,3^z \Rightarrow z = 0,221$$

Conocido z podemos calcular c con los datos del Vallés, por ejemplo

$$S_V = c \cdot A_V^z \Rightarrow c = \frac{S_V}{A_V^z} = \frac{81}{1432^{0,221}} = 16,2 \text{ especies}$$

Ahora ya podemos aplicar la relación $S = 16,2 \cdot A^{0,221}$ para la Península Ibérica, Europa y el Mundo, con lo que obtenemos:

- P. Ibérica: $S_I = 306$ especies
- Europa: $S_E = 472$ especies
- Mundo: $S_M = 1043$ especies

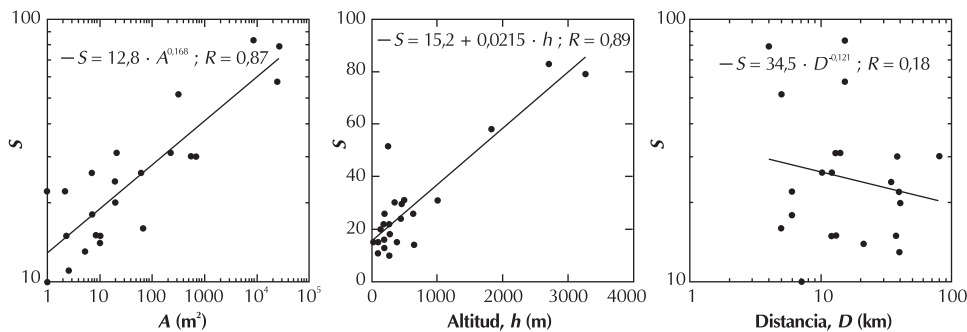
(b) El valor estimado es parecido a la cifra real en los casos de la Península Ibérica y de Europa, pero dista mucho del número de especies de hormigas conocidas en el mundo. Esto no debe sorprendernos, puesto que hemos extrapolado los datos de un territorio muy pequeño a territorios cada vez mayores, lo que es una práctica nada aconsejable. En el caso de la Península Ibérica, el resultado es cercano al real porque tanto la superficie como los tipos de hábitat y las especies de hormigas presentes en el Vallés y Cataluña son una parte representativa de los contenidos en el conjunto de la Península. El principal motivo por el cual hemos infravalorado en gran medida la riqueza de hormigas en el mundo es la gran diversidad de hormigas que se da en las zonas tropicales, las cuales no están representadas en Cataluña. Este ejercicio ilustra las limitaciones de extrapolar una relación especies-área determinada a regiones muy alejadas.

Problema 11.6. ■ En la siguiente tabla se da la superficie, la altitud máxima, la distancia al continente y el número de especies de hormigas de distintas islas del Mediterráneo (datos de Espadaler & Rodà 1984; actualizados por Espadaler com. per. 2005). (a) ¿Cuál de los tres factores está más relacionado con el número de especies de hormigas de las islas? (b) Las islas de Mallorca, Formentera y Cabrera no aparecían en el estudio mencionado. Estimar el número de especies de hormigas de estas tres islas a partir de la relación obtenida con la superficie y a partir de la relación con la altitud. Superficies: Mallorca = 3640 km², Formentera = 77 km², Cabrera = 15,7 km². Altitudes máximas: Mallorca = 1445 m, Formentera = 202 m, Cabrera = 172 m.

Isla	Área (km ²)	Altitud (m)	Distancia (km)	Núm. especies
Sicilia	25.708	3269	4	79
Cerdeña	24.090	1834	15	58
Córcega	8682	2707	15	83
Menorca	668	357	38	30
Ibiza	572	475	80	30
Malta	316	258	5	52
Elba	223	1019	13	31
Gozo	67	194	5	16
Argentario	61	635	12	26
Giglio	21,2	498	14	31
Lampedusa	20,2	133	40	20
Capraia	19,3	447	34	24
Montecristo	10,4	645	21	14
Pianosa	10,3	30	13	15
La Galita	8,7	391	37	15
Port-Cros	7,1	196	10	26
Ponza	7,0	283	6	18
Linosa	5,2	195	40	13
Comino	2,6	93		11
Giannutri	2,3	93	12	15
Gorgona	2,2	255	39	22
Palmarola	1,0	262	7	10
Zannone	1,0	184	6	22

Solución

(a) Representemos gráficamente el número de especies en cada isla respecto a la superficie, la altitud máxima y la distancia al continente de la misma y, a continuación, ajustemos una recta de regresión a los datos. En las representaciones gráficas se ha utilizado una escala lineal en el caso de la altitud de la isla y una escala doble logarítmica (función potencial) en los otros dos casos.



Puede observarse que los mejores ajustes se obtienen con la superficie de la isla ($R = 0,87$) y con la altitud ($R = 0,89$). La relación respecto a la distancia al continente tiene pendiente negativa (hay menos especies en las islas más lejanas), pero es mucho menos clara que las anteriores ($R = -0,18$). Estos resultados están de acuerdo con el modelo de MacArthur y Wilson, aunque muestran que la diversidad de hábitats, representada aquí por la altitud máxima de la isla, parece ser también importante. Es difícil decidir si es más importante el efecto del tamaño o el de la altitud de las islas, puesto que ambas variables están muy relacionadas entre sí; es decir, las islas mayores tienden a ser también las que presentan altitudes mayores ($R = 0,75$ para una relación potencial).

(b) A partir de la relación potencial entre S y la superficie de la isla obtenemos:

- Mallorca: $S_M = 12,8 \cdot S_M^{0,168} = 12,8 \cdot 3640^{0,168} = 51$ especies
- Formentera: $S_F = 12,8 \cdot S_F^{0,168} = 12,8 \cdot 770^{0,168} = 27$ especies
- Cabrera: $S_C = 12,8 \cdot S_C^{0,168} = 12,8 \cdot 15,7^{0,168} = 20$ especies.

Y a partir de la relación lineal entre S y la altitud máxima de la isla (h):

- Mallorca: $S_M = 15,2 + 0,0215 \cdot h_M = 15,2 + 0,0215 \cdot 1445 = 46$ especies
- Formentera: $S_F = 15,2 + 0,0215 \cdot h_F = 15,2 + 0,0215 \cdot 202 = 20$ especies
- Cabrera: $S_C = 15,2 + 0,0215 \cdot h_C = 15,2 + 0,0215 \cdot 172 = 19$ especies.

En realidad, se conocen 45 especies de hormigas en la isla de Mallorca, 16 en la de Formentera y 9 en la de Cabrera. Parece, pues, que los cálculos basados en la altitud máxima producen estimas más cercanas a los valores reales.

Problema 11.7. Díaz *et al.* (1998) y Santos *et al.* (2002) muestrearon las aves presentes en centenares de fragmentos forestales de distintos tamaños en la meseta castellana. En el primer trabajo se estudiaron plantaciones de pinos, mientras que el segundo se ocupó de los encinares. En la tabla siguiente se presentan los porcentajes de la riqueza regional de especies de aves forestales mantenidas en fragmentos de distintos tamaños en ambos casos. ¿Qué implicaciones pueden tener estos datos para la conservación de las aves forestales en la zona estudiada? ¿Qué tipo de bosques parece ser más sensible a la fragmentación? [Nota: se considera que una especie es mantenida si al menos el 20% de los fragmentos en la clase de tamaño contienen la especie; los datos corresponden sólo a la meseta norte.]

Pinares		Encinares	
Área (ha)	% especies	Área (ha)	% especies
0,1-2,0	14,3	0,1-2,0	11,1
2,1-25,0	52,4	2,1-10,0	33,3
25,1-100	85,7	10,1-100	55,5
> 100	95,2	> 100	85,2

Solución. En primer lugar los resultados muestran que en ambos casos la riqueza de los fragmentos se reduce drásticamente al disminuir el tamaño de éstos. Por tanto, cualquier gestión del territorio que implique subdividir los fragmentos existentes (aumentar la fragmentación) conducirá probablemente a una reducción en la abundancia regional (y eventualmente a la desaparición) de las especies más sensibles. Por el contrario, una gestión orientada al aumento de la conectividad entre los fragmentos (por ejemplo, corredores biológicos) se traducirá probablemente en un aumento de la biodiversidad a escala local. En cuanto a la comparación entre los dos tipos de bosques, los datos sugieren que la avifauna de los encinares es más sensible a los efectos de la fragmentación, ya que en éstos la disminución en el número de especies a medida que se reduce el tamaño de los fragmentos es más rápida. Sin embargo, para una comparación más precisa sería necesario conocer en detalle la relación especies-área en ambos casos.

Problema 11.8 ✎. Se eliminaron todos los animales de una pequeña isla cercana a otra mucho mayor que contiene 400 especies de artrópodos de forma permanente. Al cabo de 10 días la isla pequeña contenía 10 especies de artrópodos. Al cabo de otros 10 días una de las 10 especies que se encontraba en la isla se había extinguido, mientras que habían llegado algunos nuevos inmigrantes de otras especies. Calcular el número de especies en el equilibrio en el supuesto que sea aplicable el modelo de MacArthur y Wilson.

Solución. Para solucionar este problema consideraremos que 10 días es un periodo corto de tiempo, por lo que ajustaremos los datos que proporciona el enunciado al modelo continuo (incremento de tiempo infinitesimal) derivado en este capítulo. La colonización que se produce en un cierto momento vale (ecuación 11.4) $\lambda_S = C - (C/P) \cdot S$. Puesto que en el momento de la defaunación $S = 0$ y en los primeros días S sigue siendo muy cercano a 0, podemos calcular $C = 10$ especies/10 días = 1 esp·día⁻¹.

Se nos dice también que cuando hay 10 especies en la isla se extingue 1 en 10 días. Dado que $\mu_S = (E/P) \cdot S$, tenemos: $0,1 = (E/400) \cdot 10$, por lo que $E = 4$ esp·día⁻¹.

Ahora podemos estimar ya el número de especies esperado en el equilibrio como (ecuación 11.7)

$$S^* = \frac{C \cdot P}{C + E} \approx \frac{1 \cdot 400}{1 + 4} = 80 \text{ especies}$$

Problema 11.9. Un proyecto de irrigación pretende transformar una zona esteparia muy extensa en zona agrícola. No obstante, para conservar los valores naturales de la misma se ha decidido que un 10% del territorio se dedique a la creación de una reserva natural. Se sabe que la relación especies-área de las plantas vasculares de esta región sigue una ley potencial con pendiente $z = 0,15$. (a) ¿Qué proporción de especies de la flora vascular desaparecerá como consecuencia del proyecto? (b) ¿Qué tamaño debería tener la reserva para permitir la conservación del 90% de las especies vegetales? (c) ¿Qué sería mejor, crear dos reservas con el 5% del territorio o una que ocupara el 10% del mismo?

Solución

(a) A partir de la relación especies-área de la reserva (R) y de la región entera (T) podemos calcular el cociente entre las riquezas de ambas zonas

$$\frac{S_R}{S_T} = \frac{c \cdot A_R^z}{c \cdot A_T^z} = \left(\frac{A_R}{A_T}\right)^z = 0,1^{0,15} = 0,71$$

Desaparecerán, por tanto, el 29% de las plantas vasculares ($1 - 0,71 = 0,29$).

(b) Con un razonamiento análogo podemos calcular

$$0,9 = \frac{S_R}{S_T} = \frac{c \cdot A_R^z}{c \cdot A_T^z} = \left(\frac{A_R}{A_T}\right)^{0,15} \Rightarrow \frac{A_R}{A_T} = 0,495$$

Si queremos preservar el 90% de las especies, la reserva debería ocupar, aproximadamente, la mitad del territorio.

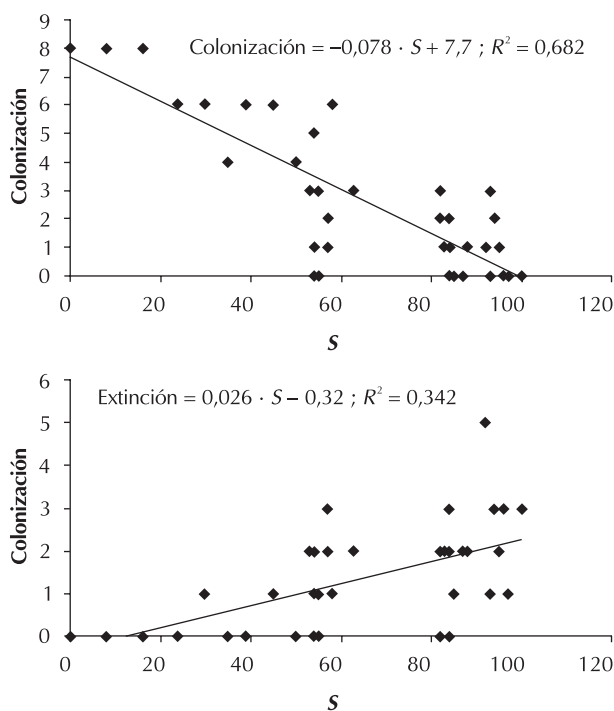
(c) Podemos aplicar el mismo razonamiento del apartado (a) para el caso de una reserva que ocupe el 5% del territorio. Con ello obtenemos que una reserva de este tamaño permitiría conservar el 64% de las especies de plantas vasculares. Pero, ¿y dos reservas del mismo tamaño? La respuesta no es fácil y no existe ninguna ecuación que nos pueda dar la solución. En un extremo, podría darse el caso que el 64% de las especies de una y otra reserva fueran exactamente las mismas; con lo que no ganaríamos nada al hacer dos reservas más pequeñas en lugar de una mayor. En el otro extremo, podría ocurrir que las especies de una y otra reserva fueran muy distintas. En este caso podríamos, teóricamente, llegar a conservar todas las especies originales (puesto que $2 \cdot 0,64 =$

$1,28 > 1$). La realidad se encuentra en algún lugar intermedio, y serán factores como la distancia entre las reservas y la disparidad entre los hábitats que incluyen los que determinarán la situación exacta en que nos hallamos.

Problema 11.10. (a) Construir las curvas de colonización y de extinción de una isla que se encuentra a una distancia de 100 unidades del continente y tiene una superficie de 5000 unidades. En el continente hay 100 especies que emiten, cada una, 2 propágulos por año, los cuales alcanzan una distancia media de 50 unidades. El valor del parámetro de extinción vale 100. (b) Calcular el número de especies en el equilibrio y la tasa de renovación.

Solución

(a) Partamos de una situación inicial con las islas vacías. Realicemos las simulaciones paso a paso y anotemos los valores de S y el número de colonizaciones y de extinciones ocurridas cada año. Al principio $S = 0$; a cada paso de tiempo posterior la nueva riqueza será la riqueza anterior más las colonizaciones menos las extinciones. Repitamos este proceso un mínimo de 25 años. Con esto hemos explorado lo que ocurre cuando la isla está relativamente vacía. Repitamos ahora el proceso comenzando con la isla saturada de especies (S inicial = 100). Anotemos nuevamente la riqueza y el número de colonizaciones y extinciones por año durante un mínimo de 25 años. De este modo hemos cubierto aproximadamente todo el rango de S (entre 0 y 100). Los resultados muestran que cuando hay pocas especies en la isla (S cercano a 0), se producen bastantes colonizaciones y relativamente pocas extinciones, mientras que cuando la riqueza es elevada (S cercano a 100) ocurre lo contrario. Representemos gráficamente la relación entre S para un año determinado y las colonizaciones y las extinciones ocurridas al año siguiente.



A pesar de que los datos presentan mucha variabilidad, producto del componente estocástico del modelo, existe una clara relación negativa entre el número de colonizaciones anuales y S ; y una relación positiva, también significativa, entre el número de extinciones anuales y S . Podemos calcular los parámetros del modelo de MacArthur y Wilson a partir de las rectas de regresión correspondientes. Para la curva de colonización tenemos (ecuación 11.4)

$$\lambda_S = C - \frac{C}{P} \cdot S = 7,7 - 0,078 \cdot S$$

Y en el caso de la curva de extinción (ecuación 11.5)

$$\mu_S = \frac{E}{P} \cdot S = -0,32 + 0,026 \cdot S$$

Luego, la tasa de colonización máxima (cuando S es cercano a 0) vale $C = 7,7$ colonizaciones-año⁻¹ y la tasa de extinción máxima (cuando S es cercano a 100) vale $E = 2,3$ extinciones-año⁻¹. Según el modelo de MacArthur y Wilson la curva de extinción debería pasar por el punto (0, 0) (0 extinciones cuando hay 0 especies); en nuestro caso pasa por (0, -0,32), que es un punto razonablemente cercano a aquél.

(b) El equilibrio corresponde al punto en que las tasas de colonización y de extinción se igualan. Por tanto, para estimar el número de especies en el equilibrio basta con calcular la intersección entre las dos rectas anteriores:

$$\lambda_S^* = \mu_S^* \Leftrightarrow 7,7 - 0,078 \cdot S^* = -0,32 + 0,026 \cdot S^* \Rightarrow S^* = 77 \text{ especies}$$

Sustituyendo el valor de S en la ecuación de colonización o en la de extinción obtenemos una tasa de renovación T de 1,7 especies anuales. El lector puede comparar estos resultados con los que proporciona el *applet* para periodos de simulación largos (p. ej., 1000 años) utilizando promedios a largo plazo (cada 100 años, p. ej.).

En este ejercicio hemos aproximado las tasas instantáneas de colonización y de extinción a partir de las tasas anuales que proporciona el modelo de simulación. Esto es razonable siempre que el número de colonizaciones o extinciones anuales sea pequeño con respecto al valor de S en el equilibrio, como ocurre en este caso.

Problema 11.11. ☉ Comparar las curvas de colonización y de extinción de dos islas de superficies 1000 y 4000 unidades y de características por lo demás idénticas (distancia al continente de 100 unidades; 100 especies en el continente que emiten, cada una, 2 propágulos por año que alcanzan una distancia media de 100 unidades; parámetro de extinción = 200).

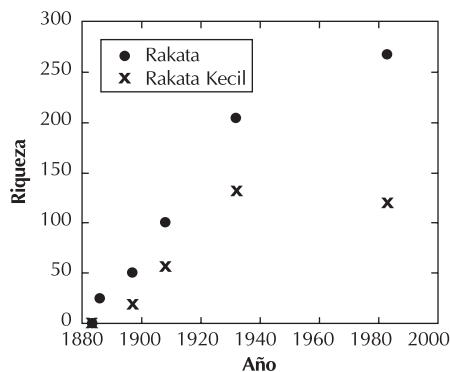
Solución. El procedimiento es exactamente el mismo que en problema anterior. Para la isla pequeña hemos obtenido $\lambda_S = 5,3 - 0,056 \cdot S$ y $\mu_S = 1,5 + 0,159 \cdot S$. Y para la isla grande: $\lambda_S = 5,0 - 0,051 \cdot S$ y $\mu_S = 0,7 + 0,041 \cdot S$. Las curvas de colonización son parecidas, como corresponde a islas situadas a la misma distancia del continente (puesto que no hemos introducido el efecto diana). Las curvas de extinción, en cambio, son muy distintas: la extinción máxima en la isla pequeña ($E = 14,4$) es aproximadamente 4 veces mayor que la de la isla grande ($E = 3,4$), como corresponde a un tamaño 4 veces menor (véase apartado 11.5). Nótese que los valores exactos de los parámetros son ligeramente distintos para cada ejecución, puesto que el *applet* incorpora un componente estocástico.

Problema 11.12. 🗺 Entre mayo y agosto de 1883 una erupción volcánica esterilizó completamente las islas del archipiélago de Krakatoa, en Indonesia. En la tabla siguiente se presenta la evolución del número de especies de plantas superiores detectado en dos de las islas del archipiélago y del total acumulado (es decir, número total de especies detectadas desde el comienzo de los muestreos) (Whittaker *et al.* 1989). Las dos islas estaban prácticamente unidas antes de la erupción. Rakata es unas cinco veces mayor que Rakata Kecil. Suponiendo que cada especie coloniza sólo una vez, determinar si los resultados son compatibles con el modelo de MacArthur y Wilson.

Año	Rakata		Rakata Kecil	
	N especies	N acumulado	N especies	N acumulado
1886	25	25	-	-
1897	51	56	19	19
1908	100	109	57	71
1932	205	264	132	145
1983	268	416	121	203

Solución. Si representamos el número de especies en función del tiempo vemos que en Rakata se produce un aumento continuo de la riqueza, aunque a un ritmo decreciente; mientras que en Rakata Kecil el número de

especies parece estabilizarse alrededor de 125. El hecho que la riqueza se estabilice antes y a un valor más bajo en la isla más pequeña es perfectamente compatible con el modelo de MacArthur y Wilson.



Sin embargo, para determinar si el mecanismo responsable del patrón observado es compatible con el modelo, hemos de calcular las tasas de colonización y extinción y explorar su relación con la riqueza. Una manera de estimar las tasas de colonización, suponiendo que las especies pueden colonizar una única vez, es calcular la diferencia entre el número de especies acumulado entre dos muestreos sucesivos y dividirla por el tiempo transcurrido entre ambos. Esto será siempre una subestima, puesto que algunas especies habrán aparecido y desaparecido entre muestreos sin haber sido detectadas. Sin embargo, nos conformaremos de momento con esta aproximación. Una vez estimado el número de especies que han colonizado en cada periodo podemos calcular fácilmente las extinciones ocurridas entre dos muestreos como la suma del número de especies detectado en el primer muestreo más el número de colonizaciones ocurridas en el periodo menos el número de especies detectado en el segundo muestreo. Si realizamos estos cálculos obtenemos:

Inicio periodo	Rakata		Rakata Kecil	
	λ_s (esp.·año ⁻¹)	μ_s (esp.·año ⁻¹)	λ_s (esp.·año ⁻¹)	μ_s (esp.·año ⁻¹)
1883	8,33	0,00	1,73	0,00
1886	2,82	0,45		
1897	4,82	0,36	4,73	1,27
1908	6,46	2,08	3,08	-0,04
1932	2,98	1,75	1,14	1,35

El valor negativo para la tasa de extinción en Rakata Kecil en 1908 indica que nuestra suposición de que las especies sólo pueden colonizar una vez no es exacta. Sin embargo, a falta de mejor información nos conformaremos con las estimas obtenidas. Si estudiamos la relación de las variables de la tabla anterior con la riqueza correspondiente al promedio de cada periodo (mejor que el valor inicial en este caso, dada la distancia temporal entre muestreos), observamos que las relaciones son siempre en el sentido previsto por el modelo (las tasas de extinción aumentan con la riqueza, mientras que las de colonización disminuyen) pero sólo alcanzan a ser significativas en el caso de la tasa de extinción en Rakata ($R^2 = 0,77$). Estos resultados sugieren que factores no considerados en el modelo de MacArthur y Wilson han contribuido de manera relevante en el proceso de colonización de las islas de Krakatoa.

11.7. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 11.13. En dos islas de 12 km² y 100 km² de superficie se han encontrado, respectivamente, 12 y 24 especies de reptiles. (a) Si suponemos que la relación especies-área se ajusta a una función potencial,

¿cuáles son los parámetros de esta función? (b) ¿Cuántas especies de reptiles se deberían encontrar en una isla del mismo archipiélago de 41,6 km² de superficie?

Problema 11.14. En una región remota no alterada hay 100 especies de anfibios. Por estudios llevados a cabo en regiones similares se sabe que la relación especies-área para este grupo se ajusta aproximadamente a la función $S = 10 \cdot A^{0,20}$, donde S es el número de especies y A el área en km². Se desea urbanizar una parte de la región anterior, pero construyendo una o más reservas que permitan conservar la mayoría de las especies. (a) Si sólo se hiciera una reserva, ¿qué superficie debería tener para que se preservara el 90% de las especies de anfibios originales? ¿Qué proporción de la región entera representa esta superficie? (b) Si se pudieran hacer dos reservas cuyo tamaño total no excediera el obtenido en el apartado anterior, ¿sería posible, teóricamente, preservar la totalidad de especies de anfibios? Razonar la respuesta.

Problema 11.15. En un archipiélago conviven dos grupos taxonómicos distintos, A y B, cuya pendiente en las curvas especies-área (z) es de 0,2 y 0,4, respectivamente. En una de las islas, de 10 km² de superficie, hay el mismo número de especies de ambos grupos. ¿Qué cociente entre las riquezas específicas de los grupos A y B esperaríamos encontrar en una isla de 1 km²? ¿Y en una de 100 km²?

Problema 11.16. Calcular la pendiente z de la relación entre el número de especies de hormigas y la superficie de las 5 islas Baleares (Mallorca, Menorca, Ibiza, Formentera y Cabrera). [Nota: los datos se encuentran en el enunciado y en los resultados del problema 11.6.]

Problema 11.17. ■ Baz & García Boyero (1995) estudiaron el número de especies de mariposas en 13 manchas aisladas de bosque de distintos tamaños de la provincia de Guadalajara. Los resultados se encuentran en la siguiente tabla. ¿Se ajustan estos datos a una función potencial? ¿A qué puede ser debido?

Área (ha)	Núm. especies	Área (ha)	Núm. especies
3,6	38	153,0	43
3,8	26	181,8	37
7,2	34	189,0	33
26,1	43	439,2	41
39,1	38	670,5	41
71,1	39	2115	34
90,0	33		

Problema 11.18. En la tabla siguiente se presenta el número de especies de aves nidificantes en el Vallés Oriental (Ribas 2000), Cataluña (Estrada *et al.* 2004), España (Martí & del Moral 2003) y Europa (Hagemeyer & Blair 1997). Utilizar estos datos para estimar el total de especies mundial y compararlo con el valor real de 9775 (Clements 2000). Comentar los resultados. [Nota: la superficie total de la Tierra es de 511.185.933 km².]

Región	Superficie (km ²)	Aves reproductoras
Vallés Oriental	851	128
Cataluña	31.930	232
España	504.718	288
Europa (con Rusia)	10.150.000	557

Problema 11.19. Brotons & Herrando (2001) estudiaron las comunidades de aves en pinares de distintos tamaños en el Penedés (Cataluña). En la tabla siguiente se presentan los porcentajes de la riqueza regional de especies mantenidas en fragmentos de distintos tamaños (véase problema 11.7), separando las especies generalistas de las

especies eminentemente forestales. ¿Cómo se podrían interpretar los resultados? [Nota: se considera que una especie se conserva si al menos el 20% de los fragmentos en la clase de tamaño contienen la especie.]

	0,1-2,0 ha	2,1-25,0 ha	25,1-100 ha	> 100 ha
Todas las especies	33	55	64	86
Especies forestales	27	58	65	92
Especies generalistas	58	58	58	75

Problema 11.20. Supongamos que una isla que se encuentra en el equilibrio según el modelo de MacArthur y Wilson contiene 50 especies de un *pool* continental de 100 especies. La tasa de colonización máxima (C) es de 20 inmigraciones por año. (a) ¿Cuál es la tasa máxima de extinción (E)? (b) ¿Cuál es la tasa de renovación de las especies en la isla?

Problema 11.21. Dos islas (A y B) de igual superficie equidistan del continente, del que reciben una lluvia constante de inmigrantes. No obstante, su situación relativa respecto al continente y la dirección de los vientos dominantes en la zona hacen que la tasa de colonización máxima (C) sea 10 veces superior en la isla A que en la B. ¿Se puede afirmar que la riqueza de especies será también 10 veces mayor en la isla A que en la B?

Problema 11.22. Supongamos que el número de especies en un grupo de islas sigue el modelo de equilibrio de MacArthur y Wilson. La riqueza continental es de 150 especies. En una de las islas, de 10 km², en el equilibrio hay 50 especies. La tasa máxima de colonización es de 10 especies·año⁻¹. En este archipiélago se sabe que la pendiente de la relación especies-área (z) vale 0,2. (a) ¿Cuál es la tasa máxima de extinción y cuál es la tasa de extinción en el equilibrio? (b) Si una erupción volcánica redujese el tamaño de la isla a una cuarta parte, ¿cuántas especies se esperaría encontrar en el equilibrio en la nueva isla?

Problema 11.23. La pendiente de la relación especies-área de un cierto grupo taxonómico en un archipiélago es de 0,25. En una de las islas, de 100 km² de superficie, hay 100 especies de este grupo. Las tasas de colonización y de extinción máximas son de 10 y 20 especies·año⁻¹, respectivamente. (a) ¿Cuántas especies se esperaría encontrar en otra isla, de 1 km² de superficie, que se halla a la misma distancia del continente que la primera? (b) Si suponemos que se cumple el modelo de MacArthur y Wilson, ¿cuántas especies de este grupo debería haber en el continente?

Problema 11.24. Simberloff & Wilson (1969) realizaron el primer estudio controlado del proceso de colonización de islas. Para ello fumigaron con bromuro de metilo seis islas de manglar en Florida y siguieron la dinámica de las nuevas comunidades de artrópodos a partir de la defaunación. En la tabla siguiente se presentan los resultados para dos de las islas estudiadas: E 1, la isla más distante al continente y que inicialmente contaba con 25 especies; y ST 2 (29 especies antes de la fumigación). ¿Se ajustan los resultados al modelo de MacArthur y Wilson? Razonar la respuesta. [Nota: el número de colonizaciones y de extinciones en la tabla se refieren al periodo previo al censo correspondiente.]

Isla E 1				Isla ST 2			
Días post-fumigación	S	Col.	Ext.	Días post-fumigación	S	Col.	Ext.
44	2	2	0	21	7	7	0
58	2	1	1	40	17	10	0
77	8	6	0	59	23	7	1
95	7	2	3	77	19	5	9
113	12	6	1	94	20	4	3
131	14	4	2	113	24	7	3
148	15	2	1	134	26	6	4

Isla E 1				Isla ST 2			
Días post-fumigación	S	Col.	Ext.	Días post-fumigación	S	Col.	Ext.
167	16	3	2	149	29	10	7
186	15	3	4	171	30	6	5
204	14	1	2	191	32	7	5
227	15	2	1	211	28	5	9
247	17	3	1	231	30	7	5
267	18	2	1	250	30	6	6
284	22	5	1				

Problema 11.25. ☉ ■ (a) Estimar los parámetros de las curvas de colonización y de extinción de una isla que se encuentra a una distancia de 100 unidades del continente y que tiene una superficie de 1000 unidades. En el continente hay 100 especies que emiten, cada una, un propágulo por año que alcanza una distancia media de 50 unidades. El valor del parámetro de extinción vale 100. (b) Calcular el número de especies en el equilibrio y la tasa de renovación. Comentar los resultados.

Problema 11.26. ☉ ■ Utilizar el *applet* 11.1 para determinar la relación entre la distancia al continente y el valor del parámetro C del modelo de MacArthur y Wilson y la riqueza de especies en el equilibrio. Considerar cuatro islas que se encuentran a 100, 200, 300 y 400 unidades del continente y por lo demás idénticas (área = 3000 unidades; *pool* continental de 100 especies que emiten, cada una, dos propágulos por año que alcanzan una distancia media de 100 unidades; parámetro de extinción = 100).

Problema 11.27. ☉ Los grandes incendios forestales, como el ocurrido en el Bages-Berguedá en 1994 (con más de 30.000 ha quemadas), suponen un problema ambiental de primera magnitud, no sólo por sus efectos devastadores a corto plazo sino también por las dificultades adicionales que entraña la regeneración de las zonas afectadas. Utilizar el *applet* 11.1 para simular la colonización de la zona central de un incendio (1000 unidades de superficie) para un fuego de pequeña magnitud (la zona central se halla a 40 unidades de distancia del borde de la zona quemada) y un gran incendio (la zona central se halla a una distancia de 400 unidades del borde) en dos zonas inicialmente idénticas. Comparar dos casos, uno en que las especies de la comunidad afectada tienen una elevada capacidad de dispersión (se producen 10 propágulos por especie y año que llegan a una distancia media de 200 unidades) y otro en que la capacidad de dispersión es baja (un propágulo por especie y año que alcanza una distancia media de 50 unidades). [Nota: considerar que el parámetro de extinción vale 100 en todos los casos y que no se produce efecto diana ni rescate.]

Problema 11.28. 🦋 ■ 🌳 McDonald & Brown (1992) utilizaron la relación especies-área para predecir los posibles efectos del cambio climático sobre la fauna de pequeños mamíferos en zonas de alta montaña en el suroeste de EE.UU.. En esta región se encuentran 19 cadenas montañosas, las cuales han sido estudiadas y ofrecen un hábitat adecuado a las especies de pequeños mamíferos de zonas boreales. Estas montañas están separadas por valles de altitud inferior a 2280 m y por barreras de vegetación arbustiva desértica que impiden la migración de estos animales. La vegetación en estas islas de montaña corresponde a fragmentos relictos de lo que fue un bosque boreal continuo durante el Pleistoceno. Con el comienzo del Holoceno, hace unos 10.000 años, los hábitats boreales quedaron restringidos a las altitudes más elevadas. (a) Comprobar si existe una relación potencial entre la superficie que hay por encima de 2280 m en cada cadena montañosa y el número de especies de pequeños mamíferos que se encuentran en cada una de ellas. (b) Se estima que como efecto del cambio climático la temperatura media anual en la zona aumentará unos 3°C, con lo que las condiciones actuales a 2280 m se darían a mayor altitud (2745 m). De ser así, ¿qué especies se extinguirían con mayor probabilidad del conjunto de las 19 cadenas montañosas? [Nota: las faunas de pequeños mamíferos de estas cumbres forman lo que se denomina un subconjunto anidado (*nested subset*), lo que significa que las faunas con mayor número de especies contienen virtualmente todas las especies de las faunas pobres, más algunas especies adicionales. Aquí tomaremos como cierta la hipótesis según la cual la pérdida de especies de una fauna se produce en el sentido inverso; es decir, que se extinguen antes las especies que aparecen en menos faunas que las más comunes (de abajo a arriba en la tabla).]

	Toiyyabe-Soshone Ruby	Toiyyabe-Monitor White-Inyo	Snake	Oquirrh	Deep Creek	Schell Creek-Egan	Desatoya	Stansbury	White Pine	Spring	Grant-Quinn Canyon	Diamond	Roberts Creek	Spruce-South Pequoop	Sheep	Panamint	Plot		
<i>Eutamias umbrinus</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x				
<i>Neotoma cinerea</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x		
<i>Eutamias dorsalis</i>	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x		
<i>Spermophilus lateralis</i>	x	x	x	x		x	x	x		x	x	x		x			x		
<i>Microtus longicaudus</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x		x						
<i>Sylvilagus nuttallii</i>	x	x	x	x		x	x	x		x	x	x					x		
<i>Marmota flaviventris</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x									
<i>Sorex vagrans</i>	x	x	x	x	x	x		x		x									
<i>Sorex palustris</i>	x	x	x	x	x				x										
<i>Mustella erminea</i>	x			x	x	x			x										
<i>Ochotona princeps</i>	x	x	x	x				x											
<i>Zapus princeps</i>	x	x	x		x										x				
<i>Spermophilus beldingi</i>	x	x																	
<i>Lepus townsendii</i>		x			x														
Superficie (km ²) por encima de 2280 m	264	141	455	185	161	32	86	394	32	22	101	48	58	61	20	19	21	18	5
Superficie (km ²) por encima de 2745 m	137	42	230	121	65	9	17	106	2	4	19	14	16	3	2	3	3	3	1,2

Problema 11.29. Kohn & Walsh (1994) abordaron la cuestión de si el efecto de la superficie de las islas en su riqueza de especies es mayoritariamente directo o indirecto (vía la diversidad de hábitats). Para separar ambos factores los autores contaron el número de hábitats y las especies de plantas dicotiledóneas en 47 islas despobladas del archipiélago de las Shetland (Escocia). Sus resultados se presentan a continuación. ¿Cómo se pueden utilizar para resolver la cuestión planteada? ¿a qué conclusión conducen los resultados?

Área (ha)	Hábitats	Especies	Área (ha)	Hábitats	Especies
0,031	3	8	0,589	3	16
0,036	2	2	0,745	1	4
0,065	1	1	0,760	4	15

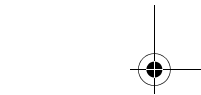
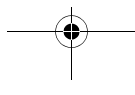
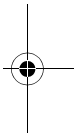
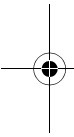
Área (ha)	Hábitats	Especies	Área (ha)	Hábitats	Especies
0,086	1	0	0,842	5	28
0,092	1	0	1,239	5	21
0,097	1	3	1,446	5	23
0,117	1	1	2,008	9	24
0,120	2	4	2,099	6	21
0,125	1	0	2,487	7	24
0,129	3	3	2,898	9	27
0,137	1	0	3,287	7	22
0,145	2	3	4,186	9	24
0,159	3	16	4,379	4	24
0,160	1	0	5,529	8	33
0,169	2	9	5,666	7	26
0,206	3	10	5,705	8	29
0,222	3	6	8,640	11	35
0,231	1	2	10,509	13	44
0,274	3	11	11,564	12	44
0,323	2	4	18,385	11	41
0,468	2	4	45,851	13	56
0,487	2	9	70,031	13	71
0,548	3	13	99,580	12	59
0,575	4	11			

Problema 11.30. Las invasiones biológicas son uno de los problemas ambientales más importantes a los que nos enfrentamos, tanto por la amenaza que suponen para la conservación de las especies nativas como por su papel desestabilizador de los ecosistemas. Esto es especialmente cierto en ecosistemas mediterráneos. Vilà *et al.* (2003) estudiaron la invasión de dos especies de cactus del género *Opuntia* en el Cap de Creus (Cataluña). En la tabla siguiente se presenta el número de localidades invadidas según la distancia a zonas urbanas. Igualmente, los autores encontraron que las regiones más invadidas correspondían a zonas cuyo uso del suelo había cambiado entre 1973 y 1993. Interpretar estos resultados.

Distancia a zonas urbanas (m)	Localidades con <i>O. maxima</i>	Localidades con <i>O. stricta</i>
0-200	78	24
201-400	13	5
401-600	3	3
601-800	3	0

Problema 11.31. La riqueza local de especies de un territorio aislado no sólo depende de la superficie de éste y de su distancia al “continente”, sino que existen muchos otros factores que la pueden afectar. En la tabla siguiente se presenta, aproximadamente, la relación entre la riqueza local y la riqueza regional de especies de peces lacustres en lagos de distintos tamaños en América del Norte (Griffiths *in* Gaston 2000). ¿Cómo es la relación? ¿cómo se puede interpretar en el marco del modelo de MacArthur y Wilson?

Riqueza regional	Riqueza local	Riqueza regional	Riqueza local
8	1	58	6
8	1	71	9
17	3	71	9
17	5	71	14
21	3	71	18
21	3	105	13
23	4	107	16
31	7	107	19
32	8	120	12
42	5	120	16
43	7	126	13
55	4	126	16





12. EL ECOSISTEMA

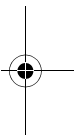
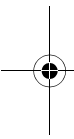
En los capítulos anteriores hemos estudiado la comunidad ecológica; es decir, el conjunto de poblaciones de distintas especies que viven en un lugar. Con este capítulo iniciamos el estudio de los ecosistemas, que no son más que las comunidades consideradas conjuntamente con el **medio abiótico** donde se hallan. El concepto de ecosistema, acuñado por A. G. Tansley en 1935, ocupa un lugar central en la ciencia ecológica. En cierto sentido volvemos al enfoque adoptado en el capítulo 2, cuando estudiábamos las interacciones entre los organismos individuales y el medio, pero ahora consideraremos esas interacciones desde un punto de vista más global, en el que nuestra unidad de estudio será el sistema integrado por el conjunto de organismos que habitan una zona y su ambiente. Nuestro objetivo será entender las **interrelaciones** que se establecen entre la parte viva (biótica) del ecosistema y el componente abiótico. Por este motivo la ecología de ecosistemas tiene un enfoque eminentemente funcional, y se centra en el estudio de los **flujos de materia y energía** que atraviesan los sistemas ecológicos y los mantienen en funcionamiento. Así, por ejemplo, son objeto de estudio de la ecología de ecosistemas la fijación de carbono que realizan las plantas, la descomposición de materia orgánica muerta que realizan bacterias y hongos, o la fijación de nitrógeno atmosférico que efectúan algunas bacterias.

En este capítulo introduciremos los conceptos y herramientas básicas necesarias para abordar el estudio de los intercambios de materia y energía en los ecosistemas. En particular, presentaremos los modelos de compartimentos y flujos. Como el lector podrá apreciar, se trata de unos modelos muy generales que sirven para solucionar una gran variedad de cuestiones. En los capítulos siguientes consideraremos con mayor detalle los flujos de energía y los ciclos de materiales en ecosistemas individuales (capítulos 13 y 14, respectivamente) y en la Biosfera en su conjunto (capítulo 15).

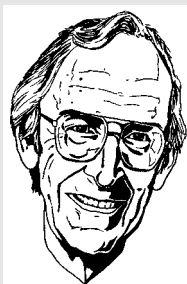
12.1. MATERIA

El conjunto de la materia orgánica (MO) que forma los organismos de un ecosistema se conoce con el nombre de **biomasa**. Esta biomasa puede referirse a materia orgánica fresca (considerando el agua de los tejidos) o materia orgánica seca (una vez descontada el agua que contiene). La biomasa suele expresarse en unidades de masa por unidad de superficie (en ecosistemas terrestres) o de volumen (en ecosistemas acuáticos) ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$ o $\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$, por ejemplo). Cuando deseamos expresar la cantidad de algún elemento químico distinto del carbono solemos referirnos a ello como **mineralomasa** (de N, de P, de S, etc.). Cuando la materia orgánica está muerta se denomina **necromasa** y se expresa en las mismas unidades que la biomasa. A veces la frontera entre biomasa y necromasa es difícil de trazar y plantea numerosos problemas de orden práctico: ¿es biomasa o necromasa una rama muerta de un árbol vivo? Más escurridiza es aún la cuestión de si la madera muerta de los troncos de los árboles (duramen) es biomasa o necromasa, puesto que, aunque muerta, ésta realiza la función de sostener el árbol. En la práctica es habitual considerar la madera como biomasa.

La creación de nueva biomasa por el crecimiento de los organismos se denomina **producción** y se expresa en unidades de biomasa por unidad de tiempo ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ o $\text{g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{día}^{-1}$, por ejemplo). A veces se expresa la biomasa o la producción en cantidades equivalentes de C; para ello se suele utilizar una equivalencia de 1 g de C = 2,4 g MO, aunque existe una cierta variabilidad entre tejidos y especies.



Eugene P. Odum



Eugene P. Odum nació en Newport, New Hampshire (EE.UU.) en 1913, y murió en agosto del 2002 en Athens, Georgia. Odum contribuyó como pocos a hacer de la ecología una ciencia integrada y holística, en el centro del debate científico pero también, cada vez más, del debate político y social, y lejos de la mera disciplina periférica e inarticulada que había sido hasta entonces. Por ello, y por su papel en el desarrollo del concepto de ecosistema, Odum fue uno de los ecólogos más distinguidos del siglo XX. Estudió zoología en las universidades de Carolina del Norte y de Illinois y, en 1940, entró a formar parte del departamento de zoología de la Universidad de Georgia, universidad donde desarrolló la mayor parte de su actividad investigadora y en la que permanecería hasta su retirada en 1984. En 1953 Odum publicó el primer libro de texto de ecología, *Fundamentals of ecology*, obra que le hizo famoso y que se mantuvo durante décadas como la referencia básica de la ecología como ciencia. Durante su vida creó, o contribuyó al establecimiento de, diversos laboratorios e institutos dedicados al estudio de los sistemas ecológicos. Junto a su hermano, Howard T. Odum, estableció las bases del concepto de ecosistema tal y como lo entendemos actualmente; una visión en la que “el todo es más que la suma de las partes”, y la teoría de sistemas y los flujos de energía juegan un papel esencial. Sus ideas entorno del concepto de ecosistema y su dinámica temporal se encuentran resumidas en un artículo clásico publicado en 1969 en la revista *Science* “The strategy of ecosystem development”. Por su constante preocupación por la relación entre ecología y sociedad y, en general, entre el hombre y la naturaleza, Odum es considerado también uno de los padres del movimiento ambientalista.

Problema 12.1. La relación molar media de C, N y P en el plancton oceánico vale 106:16:1 y se conoce con el nombre de relación de Redfield. En una zona de la costa catalana se ha medido una biomasa planctónica de $2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-3}$. Supondremos que esta biomasa se encuentra distribuida uniformemente en los 50 metros superiores de la columna de agua. (a) ¿Cuál es la biomasa planctónica referida a 1 m^2 de superficie del mar? (b) ¿Cuál es la mineralomasa aproximada de C, N y P planctónicos en unidades de masa por superficie?

Solución

(a) Basta con ver que en un volumen de 1 m^2 de área superficial y 50 m de profundidad habrá 50 m^3 de agua

$$\frac{2 \text{ g MO}}{\text{m}^3} \cdot 50 \text{ m} = \frac{100 \text{ g MO}}{\text{m}^2}$$

(b) Calculemos en primer lugar la cantidad de C. Para ello basta con recordar que, aproximadamente, 2,4 g de MO contienen 1 g de C

$$100 \frac{\text{g MO}}{\text{m}^2} \cdot \frac{1 \text{ g C}}{2,4 \text{ g MO}} = 41,7 \frac{\text{g C}}{\text{m}^2}$$

Para los otros dos elementos debemos recurrir a la relación de Redfield. También deberemos conocer las masas atómicas del C, N y P

$$41,7 \frac{\text{g C}}{\text{m}^2} \cdot \frac{1 \text{ mol C}}{12,0 \text{ g C}} \cdot \frac{16 \text{ mol N}}{106 \text{ mol C}} \cdot \frac{14,0 \text{ g N}}{1 \text{ mol N}} = 7,3 \frac{\text{g N}}{\text{m}^2}$$

$$41,7 \frac{\text{g C}}{\text{m}^2} \cdot \frac{1 \text{ mol C}}{12,0 \text{ g C}} \cdot \frac{1 \text{ mol P}}{106 \text{ mol C}} \cdot \frac{31,0 \text{ g P}}{1 \text{ mol P}} = 1,0 \frac{\text{g P}}{\text{m}^2}$$

Estimación de la biomasa de un bosque por análisis dimensional. La biomasa de ecosistemas terrestres de porte bajo se puede obtener cosechando todos los individuos y pesándolos. En los bosques, por razones evidentes, esto no es posible y hay que recurrir a métodos indirectos, como el análisis dimensional. Este método se basa en la obtención de un conjunto de relaciones estadísticas entre las variables de interés (y difíciles de medir, como la biomasa de ramas, de hojas, etc.) y una variable de fácil medición

como el **diámetro normal del tronco** (DN, diámetro a 1,30 m del suelo, también conocido como DBH - *diameter at breast height*). Obtener estas relaciones implica una importante inversión de tiempo y esfuerzo, pero una vez se conocen simplifican muchísimo el cálculo de la biomasa de un bosque. La relación estadística que se suele emplear es de tipo potencial (alométrica, ver capítulo 2)

$$y = a \cdot \text{DN}^b \quad 12.1$$

Donde y es la variable que deseamos estimar (altura del árbol, biomasa total, etc.), y a y b son parámetros del modelo (b tiene nombre específico, es el coeficiente de alometría).

En general el cálculo de la biomasa de una parcela de bosque se divide en dos partes:

(1) Se estima la biomasa de los troncos (madera + corteza) a partir de su volumen. Este volumen se obtiene a partir de los DN y de las alturas. Éstas últimas medidas o estimadas a partir de la relación alométrica con el diámetro.

(2) La biomasa de ramas y hojas se obtiene directamente a partir de relaciones alométricas con el DN.

Veremos el proceso en detalle en el problema 12.2. La Tabla 12.1 proporciona las relaciones alométricas correspondientes a las principales especies forestales de Cataluña.

Tabla 12.1. Parámetros de las ecuaciones alométricas (ecuación 12.1) de las principales especies forestales de Cataluña según el Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña (Gracia *et al.* 2000-2004). Las unidades de DN son cm y las de la variable estimada se indican en cada caso. También se da el coeficiente de forma de los árboles (k_m), las densidades de la madera (δ_m) y de la corteza (δ_c) y la masa específica foliar (MEF). Bajo el nombre genérico de 'robles' se incluyen las especies *Q. humilis*, *Q. faginea*, *Q. canariensis* y *Q. robur* y sus híbridos.

Especie	Altura (m)		Grosor corteza (mm)		Biomasa ramas con hojas (kg)		Biomasa hojas (kg)		k_m	δ_m	δ_c	MEF
	a	b	a	b	a	b	a	b				
									$\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$	$\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$	$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$	
<i>Pinus halepensis</i>	2,19	0,50	0,55	1,18	0,120	1,89	0,050	1,60	0,43	0,42	0,61	230
<i>P. sylvestris</i>	1,93	0,57	0,89	0,97	0,083	1,98	0,048	1,60	0,45	0,55	0,29	217
<i>P. nigra</i>	1,38	0,67	1,34	0,92	0,050	2,12	0,030	1,80	0,46	0,62	0,33	230
<i>P. uncinata</i>	1,38	0,65	1,22	0,68	0,091	1,82	0,090	1,41	0,46	0,52	0,42	267
<i>P. pinea</i>	1,51	0,57	2,05	0,82	0,024	2,43	0,014	2,04	0,46	0,59	0,38	238
<i>P. pinaster</i>	1,43	0,66	2,32	0,78	0,044	2,17	0,032	1,87	0,44	0,52	0,31	410
<i>Abies alba</i>	1,59	0,67	0,67	0,82	0,180	1,72	0,150	1,44	0,45	0,51		186
<i>Quercus ilex</i>	1,81	0,52	0,56	0,96	0,150	1,92	0,086	1,50	0,43	0,90	0,72	170
Robles	1,71	0,61	1,19	0,83	0,078	1,96	0,050	1,44	0,43	0,78	0,63	102
<i>Q. suber</i>	1,22	0,56	4,93	0,55	0,053	1,83	0,034	1,36		0,83	0,24	127
<i>Q. petraea</i>	2,47	0,53	1,09	0,80	0,031	2,31	0,015	1,85	0,43	0,73	0,56	84
<i>Fagus sylvatica</i>	3,23	0,48	0,45	0,72	0,082	1,99	0,027	1,53	0,44	0,69	0,61	55
<i>Castanea sativa</i>	2,97	0,49	0,53	0,84	0,081	1,99	0,032	1,67	0,44	0,59	0,56	
<i>Betula pendula</i>	2,06	0,58	0,39	1,00	0,092	1,71	0,028	1,34	0,41	0,66	0,60	

Problema 12.2. El año 2000 una parcela de una plantación comercial de castaño (*Castanea sativa*) tenía 1500 pies·ha⁻¹ con un diámetro normal (DN) medio de 12,5 cm. Todos los árboles fueron plantados simultáneamente y tienen un tamaño muy parecido. Calcular la biomasa de madera, corteza, ramas y hojas de este bosque.

Solución. Dividiremos el cálculo en dos partes, la primera para los troncos y la segunda para las ramas y hojas.

Troncos. La biomasa de los troncos la calcularemos a partir de su volumen. Recordemos que el tronco está formado por madera y por corteza. Un tronco de castaño tiene un volumen de madera (V_m) que se puede calcular a partir del diámetro del tronco sin corteza (DN*), la altura del árbol (h), y un parámetro, denominado coeficiente de forma (k_m), que indica la proporción que representa el volumen real del tronco respecto al de un cilindro de diámetro DN* y altura h . En primer lugar, usaremos las relaciones alométricas de la Tabla 12.1 para conocer la altura de los árboles y el grosor de corteza (c):

$$h = 2,97 \cdot 12,5^{0,49} = 10,2 \text{ m}$$

$$c = 0,53 \cdot 12,5^{0,84} = 4,4 \text{ mm}$$

La ecuación anterior proporciona el grosor de corteza en mm cuando se usa en la ecuación alométrica el DN en cm. Esto es así porque la ecuación se ha obtenido a partir de datos originales expresados en las mencionadas unidades. En la aplicación de estas ecuaciones hay que tener siempre presente cuáles son las unidades de la variable x y de la variable y . Todas ellas se especifican en la Tabla 12.1.

El diámetro del árbol sin corteza será

$$\text{DN}^* = \text{DN} - (2 \cdot c) = 12,5 \text{ cm} - (2 \cdot 0,44 \text{ cm}) = 11,6 \text{ cm}$$

Y el volumen de madera, V_m (pasando todas las unidades a m)

$$V_m = \pi \cdot \left(\frac{\text{DN}^*}{2}\right)^2 \cdot h \cdot k_m = \frac{\pi}{4} \cdot 0,116^2 \cdot 10,2 \cdot 0,44 = 0,0474 \text{ m}^3$$

La biomasa de madera se obtiene multiplicando el volumen por la densidad y por la densidad de árboles

$$B_m = 0,0474 \frac{\text{m}^3}{\text{árbol}} \cdot \frac{0,59 \text{ g}}{\text{cm}^3} \cdot \frac{1 \text{ t}}{10^6 \text{ g}} \cdot \frac{10^6 \text{ cm}^3}{1 \text{ m}^3} \cdot \frac{1500 \text{ árboles}}{1 \text{ ha}} = 42,0 \frac{\text{t}}{\text{ha}}$$

La biomasa de corteza también la deduciremos a partir de su volumen. El volumen total (V_t , madera más corteza) de un tronco es

$$V_t = \frac{\pi}{4} \cdot \text{DN}^2 \cdot h \cdot k_m = \frac{\pi}{4} \cdot 0,125^2 \cdot 10,2 \cdot 0,44 = 0,0551 \text{ m}^3$$

La diferencia entre este volumen y el de madera da el volumen de corteza, $V_c = 0,0077 \text{ m}^3$. La biomasa de corteza la obtendremos multiplicando el valor anterior por su densidad y por el número de árboles por ha

$$B_c = 0,0077 \frac{\text{m}^3}{\text{árbol}} \cdot \frac{0,56 \text{ g}}{\text{cm}^3} \cdot \frac{1 \text{ t}}{10^6 \text{ g}} \cdot \frac{10^6 \text{ cm}^3}{1 \text{ m}^3} \cdot \frac{1500 \text{ árboles}}{1 \text{ ha}} = 6,5 \frac{\text{t}}{\text{ha}}$$

Ramas y hojas. La biomasa de éstas se calcula directamente a partir de las ecuaciones alométricas:

Biomasa de hojas (en kg) = $0,032 \cdot 12,5^{1,67} = 2,17$ kg de hojas

Biomasa de ramas (en kg) = $0,081 \cdot 12,5^{1,99} = 12,34$ kg de ramas (con hojas)

A continuación transformemos estos valores de masa por árbol a masa por hectárea:

$$2,17 \frac{\text{kg hojas}}{\text{árbol}} \cdot \frac{1500 \text{ árboles}}{\text{ha}} \cdot \frac{1 \text{ t}}{1000 \text{ kg}} = 3,3 \frac{\text{t hojas}}{\text{ha}}$$

$$12,3 \frac{\text{kg ramas}}{\text{árbol}} \cdot \frac{1500 \text{ árboles}}{\text{ha}} \cdot \frac{1 \text{ t}}{1000 \text{ kg}} = 18,5 \frac{\text{t ramas}}{\text{ha}}$$

En resumen, tenemos que la plantación tiene una biomasa de madera de 42,0 t·ha⁻¹, 6,5 t·ha⁻¹ de corteza, 18,5 t·ha⁻¹ de ramas, de las cuales 3,3 t·ha⁻¹ son hojas. La biomasa aérea total es pues de 67,0 t·ha⁻¹. Es

importante darse cuenta de que no estamos considerando la **biomasa subterránea** (raíces), que a menudo es de magnitud similar, o incluso superior, a la biomasa aérea. Por otra parte, en general no todos los árboles serán del mismo diámetro, lo cual complica los cálculos, ya que como las relaciones alométricas no son lineales no podemos simplemente utilizar el diámetro medio. En estos casos se aconseja realizar los cálculos árbol por árbol con la ayuda de una hoja de cálculo (véase problema 12.10).

12.2. ENERGÍA

Desde un punto de vista termodinámico, los seres vivos son **sistemas disipativos** de energía que se encuentran **fuera del equilibrio**. El término disipativo hace referencia al hecho que los organismos disipan (consumen) energía para su funcionamiento, para mantener sus actividades vitales. Si cesa el aporte de energía externa el organismo muere, lo que le lleva al equilibrio termodinámico con el ambiente. Los ecosistemas, que están formados por colecciones de individuos, comparten sus mismas características: se encuentran fuera del equilibrio y requieren un aporte continuo de energía para su mantenimiento.

Como hemos visto en el capítulo 2, la mayor parte de los organismos obtienen energía a partir de la oxidación de compuestos orgánicos de carbono (**respiración**). Los organismos autótrofos fabrican ellos mismos sus moléculas carbonatadas a partir de una fuente de C inorgánico, normalmente CO_2 . El grupo más importante de organismos autótrofos son las plantas verdes, que producen compuestos orgánicos a partir de CO_2 utilizando la radiación solar como fuente de energía. Este proceso se denomina **fotosíntesis**. Los organismos heterótrofos necesitan incorporar como alimento moléculas que contengan ya el C reducido, en forma de C orgánico. Son organismos heterótrofos todos los animales, los hongos, algunas plantas parásitas y algunos protistas. Los organismos heterótrofos utilizan el C reducido en parte para formar sus propios cuerpos y en parte como fuente de energía para su funcionamiento. En el ámbito de la ecología de ecosistemas, los organismos autótrofos se denominan también **productores primarios**. De aquí en adelante usaremos indistintamente ambas nomenclaturas.

La energía que utilizan organismos y ecosistemas se puede expresar en distintas unidades. En el Sistema Internacional de Unidades (SI) la unidad de energía es el Joule (J). Un Joule se define como el producto de una fuerza de un Newton por un metro (N·m). La potencia es la energía (consumida, producida) por unidad de tiempo; en el SI la unidad de potencia es el Watt, que se define como un Joule por segundo ($\text{J}\cdot\text{s}^{-1}$). No obstante, se encuentran todavía en la literatura unidades como la caloría (cal) y la kilocaloría (kcal), que conviene conocer aunque aconsejamos no utilizar (Tabla 12.2).

Cuando la energía se refiere a la radiación solar se suele utilizar la unidad de mol de fotones ($6,023\cdot 10^{23}$ fotones). Puesto que la energía de un fotón depende de su longitud de onda, no existe una relación unívoca entre J y cantidad de fotones para un haz de luz solar. No obstante, para la radiación fotosintéticamente activa (**PAR** en sus siglas inglesas), que es la comprendida entre 380 y 720 nm, se puede aplicar la relación $4,15 \text{ mol de fotones} = 1 \text{ J}$.

Puesto que los organismos utilizan como moneda energética común la contenida en los enlaces de carbono que constituyen sus cuerpos, es conveniente, y justificado, convertir cantidades de biomasa en cantidades de energía. La energía que puede liberar una cierta cantidad de biomasa se puede medir efectuando su combustión con un calorímetro. Aunque este valor depende de la composición de la biomasa, normalmente se toma el valor de $18 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ como promedio para la biomasa seca.

Tabla 12.2. Algunas transformaciones útiles entre distintas unidades de materia y energía.

1 g de C equivale a 2,4 g MO
1 g MO seca equivale a 18 kJ
1 kWh = $3,6\cdot 10^6$ J
4,15 mol fotones = 1 J (para radiación entre 380 y 720 nm; PAR)
1 kcal = 1000 cal = 4187 J

Problema 12.3. Un bosque del Norte de España recibe una radiación solar anual media de $200 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$. La producción neta de madera es de $5 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. ¿Qué proporción de la energía solar acaba almacenada en la madera?

Solución. Para resolver este problema basta con transformar las dos cantidades que se nos dan a las mismas unidades y calcular su cociente. Pasemos, por ejemplo, ambas cantidades a $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ (recorremos que $1 \text{ W} = 1 \text{ J}\cdot\text{s}^{-1}$)

$$200 \frac{\text{J}}{\text{m}^2 \cdot \text{s}} \cdot \frac{31.536.000 \text{ s}}{1 \text{ año}} \cdot \frac{1 \text{ MJ}}{10^6 \text{ J}} = 6307 \frac{\text{MJ}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}}$$

$$5 \frac{\text{t}}{\text{ha} \cdot \text{año}} \cdot \frac{10^6 \text{ g}}{1 \text{ t}} \cdot \frac{18 \text{ kJ}}{1 \text{ g}} \cdot \frac{1 \text{ MJ}}{1000 \text{ kJ}} \cdot \frac{1 \text{ ha}}{10^4 \text{ m}^2} = 9 \frac{\text{MJ}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}}$$

Por tanto, el cociente será $9/6307 = 0,0014$. Un 0,14% de la radiación solar incidente acaba almacenada en la madera de este bosque.

No toda la energía que usan los organismos es **endosomática**, es decir, proviene de su propio metabolismo. Los organismos utilizan otras fuentes de energía o la energía de otras formas, como se desee; a esta energía se la suele calificar de **exosomática**. Las personas somos maestras en la utilización de energía exosomática (calefacción, transporte, fabricación de vestido, de maquinaria,...), pero el resto de organismos también la utilizan en mayor o menor medida: energía empleada en la ascensión y evaporación del agua en las plantas, energía de las corrientes y frentes oceánicos que facilita la subida de nutrientes, calor que proporciona el sol a un lagarto para calentarlo y permitirle mantener su actividad,... Con estos ejemplos debería quedar claro que la energía exosomática es tan necesaria como la endosomática para la vida de los organismos.

Problema 12.4. Un bosque produce $2 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ y transpira $1,25 \text{ l H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$. Comparar estos dos flujos de energía. Considerar un calor de vaporización del agua de $44,2 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$.

Solución. Para responder la cuestión planteada basta con transformar las cantidades de producción primaria y de transpiración a unidades energéticas comunes y luego calcular su cociente.

$$\text{Producción primaria: } 2 \frac{\text{g C}}{\text{m}^2 \cdot \text{día}} \cdot \frac{2,4 \text{ g MO}}{1 \text{ g C}} \cdot \frac{18 \text{ kJ}}{1 \text{ g MO}} = 86,4 \frac{\text{kJ}}{\text{m}^2 \cdot \text{día}}$$

$$\text{Transpiración: } 1,25 \frac{\text{l H}_2\text{O}}{\text{m}^2 \cdot \text{día}} \cdot \frac{1000 \text{ g}}{1 \text{ l}} \cdot \frac{1 \text{ mol H}_2\text{O}}{18 \text{ g H}_2\text{O}} \cdot \frac{44,2 \text{ kJ}}{1 \text{ mol H}_2\text{O}} = 3069 \frac{\text{kJ}}{\text{m}^2 \cdot \text{día}}$$

El cociente entre la energía empleada en la transpiración y la fijada en la fotosíntesis vale, pues, $3069/86,4 = 35,5$. La energía empleada en la transpiración es claramente energía exosomática, mientras que la fotosíntesis correspondería a energía endosomática (metabólica).

12.3. MODELOS DE COMPARTIMENTOS Y FLUJOS

La herramienta fundamental que utilizaremos para estudiar las transferencias de materia y energía en el ecosistema serán los modelos de compartimentos y flujos. Representaremos formalmente el ecosistema como un conjunto de compartimentos que contienen una cierta cantidad de la sustancia objeto de estudio y que se hallan unidos por unos flujos que determinan la cantidad de sustancia que es transportada entre compartimentos por unidad de tiempo. En los ecosistemas los flujos pueden conectar compartimentos entre sí o bien representar entradas y salidas entre el ecosistema y el exterior. La clave del proceso de modelización reside en el proceso de abstracción que conduce a la definición de unos compartimentos y flujos, y no otros; según sean estas decisiones más o menos acertadas (representativas de lo que realmente sucede en el ecosistema) resultará un modelo mejor o peor.

Empecemos con la resolución de un problema ajeno a la ecología para ilustrar a qué tipo de modelos nos estamos refiriendo. Se trata de un caso sencillo con un único compartimento (el depósito, de volumen V) y dos flujos (la entrada E y la salida S). A continuación señalaremos el paralelismo entre este ejemplo y los problemas de ecosistemas.

Problema 12.5. Consideremos un depósito cilíndrico por el que entra un flujo continuo de agua de $1 \text{ l}\cdot\text{s}^{-1}$. El depósito tiene un agujero en el fondo. El flujo de agua a través del agujero es proporcional a la presión que ejerce el agua (o a la altura, como se desee) y la constante de proporcionalidad, referida al volumen de agua en el depósito, vale $0,01 \text{ s}^{-1}$. (a) ¿Alcanzará el depósito un volumen constante de agua? ¿Cuál será este volumen? (b) Supongamos que partimos de un depósito vacío, ¿cuál será el volumen de agua en el depósito a los 2 minutos de abrir el grifo de entrada?

Solución. Para solucionar este tipo de problemas es conveniente empezar haciendo un diagrama que ilustre el enunciado (Figura 12.1).

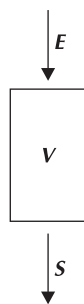


Figura 12.1. Modelo de un depósito con una entrada y una salida.

Denominemos E al flujo de entrada, S al de salida y V al volumen de agua en el depósito. Ahora escribamos una ecuación que describa el cambio de volumen de agua en el depósito en un periodo de tiempo muy corto (infinitesimal)

$$\frac{dV}{dt} = E - S \quad 12.2$$

En nuestro caso S es proporcional a V . Si denominamos k a este factor de proporcionalidad tendremos

$$\frac{dV}{dt} = E - (k \cdot V) \quad 12.3$$

(a) Definimos el equilibrio como aquella situación en la que el volumen no varía, por lo que

$$\frac{dV}{dt} = E - (k \cdot V^*) = 0 \Rightarrow V^* = \frac{E}{k} = \frac{1 \frac{\text{l}}{\text{s}}}{0,01 \frac{1}{\text{s}}} = 100 \text{ l}$$

Por tanto, al cabo de un cierto tiempo el depósito alcanzará un nivel constante y contendrá 100 l de agua. En el equilibrio, el flujo de salida será igual al de entrada.

(b) Es mucho más difícil responder a esta segunda cuestión puesto que carecemos de una expresión que nos diga cual será el volumen de agua al cabo de un tiempo t . Para obtenerla debemos resolver la ecuación diferencial anterior. Para ello podemos proceder de forma parecida a como hicimos para deducir el modelo de crecimiento exponencial de poblaciones (capítulo 4); es decir, separando las variables e integrando

$$\frac{dV}{E - (k \cdot V)} = dt \Rightarrow \int \frac{dV}{E - k \cdot V} = \int dt \Rightarrow -\frac{\ln(E - k \cdot V)}{k} + c_1 = t + c_2 \Rightarrow -\frac{\ln(E - k \cdot V)}{k} = t + c \quad 12.4$$

Donde c , c_1 y c_2 son constantes de integración. Para acabar de resolver la ecuación diferencial definamos V_0 como el volumen de agua cuando $t = 0$, de modo que c será

$$-\frac{\ln(E - k \cdot V_0)}{k} = c \quad 12.5$$

Si denominamos V_t al volumen del depósito al cabo de un tiempo t obtenemos

$$\begin{aligned} -\frac{\ln(E - k \cdot V_t)}{k} &= t - \frac{\ln(E - k \cdot V_0)}{k} \Rightarrow \frac{\ln(E - k \cdot V_0) - \ln(E - k \cdot V_t)}{k} = t \Rightarrow \ln \frac{E - k \cdot V_0}{E - k \cdot V_t} = k \cdot t \Rightarrow \\ \frac{E - k \cdot V_0}{E - k \cdot V_t} &= e^{k \cdot t} \Rightarrow E - k \cdot V_t = \frac{E - k \cdot V_0}{e^{k \cdot t}} \Rightarrow k \cdot V_t = E - \frac{E - k \cdot V_0}{e^{k \cdot t}} \Rightarrow V_t = \frac{E \cdot e^{k \cdot t} - E + k \cdot V_0}{k \cdot e^{k \cdot t}} \\ V_t &= \frac{E \cdot (e^{k \cdot t} - 1) + k \cdot V_0}{k \cdot e^{k \cdot t}} \quad 12.6 \end{aligned}$$

En nuestro caso, al cabo de 120 s (2 minutos) y partiendo de $V_0 = 0$ l, el volumen en el depósito será

$$V_{120} = \frac{1 \cdot (e^{0,01 \cdot 120} - 1) + 0,01 \cdot 0}{0,01 \cdot e^{0,01 \cdot 120}} = 69,88 \text{ l}$$

Este problema proporciona una importante lección práctica: la resolución del modelo en el equilibrio es fácil; fuera del equilibrio la resolución es mucho más difícil. Esto es verdad para modelos sencillos y también para modelos más complejos. En estos últimos la resolución analítica de las ecuaciones diferenciales se convierte en un problema matemático complejo, y en la práctica se suele recurrir a la resolución numérica de las ecuaciones. En este libro adoptaremos también este sistema: resolveremos con lápiz y papel el modelo en el equilibrio y utilizaremos el *applet* 12.1 para resolver las situaciones alejadas del equilibrio.

El modelo del problema 12.5 coincide conceptualmente con un modelo ampliamente utilizado en ecología. Supongamos que: (1) el depósito de agua es ahora la materia orgánica del suelo de un bosque; (2) el flujo de entrada de agua es la caída de hojarasca de los árboles, que supondremos constante; (3) el flujo de salida del depósito es ahora la descomposición de la hojarasca que realizan los organismos del suelo (animales, hongos y bacterias), proceso que es proporcional a la cantidad de hojarasca del suelo. Hechas estas correspondencias, lo que hemos resuelto en el problema anterior es el **modelo de Olson** de descomposición y acumulación de la hojarasca en el suelo de un bosque. El significado de las variables y parámetros en el modelo de Olson es el siguiente: H_t sería la cantidad de materia orgánica en el suelo al cabo de un tiempo t , H_0 la cantidad inicial de materia orgánica en el suelo, L la caída de hojarasca, y k la constante de descomposición de la hojarasca (véase apartado 13.3). Veámoslo con un ejemplo.

Problema 12.6. Un bosque boreal viejo contiene $20 \text{ kg MO} \cdot \text{m}^{-2}$ de hojarasca. Se calcula que con el calentamiento que está experimentando el planeta la temperatura de las zonas boreales aumentará unos 6°C durante el siglo XXI, más que en otras latitudes, y que esto conllevará un aumento del 50% de la constante de descomposición de la hojarasca. Si suponemos que la producción de hojarasca no variará apreciablemente en el futuro, ¿cuál será el nuevo contenido de hojarasca en el suelo de este bosque una vez se haya llegado al equilibrio?

Solución. Consideraremos que este sistema se ajusta al modelo de Olson. Denominemos: H_a y H_f a la cantidad de MO (hojarasca) en el suelo del bosque ahora y en el futuro, respectivamente; k_a y k_f a las constantes de descomposición de la hojarasca ahora y en el futuro, de forma que $k_f = 1,5 \cdot k_a$; y L a la caída de hojarasca, que no varía.

Hemos visto en el problema anterior que la MO en el equilibrio vale $H^* = L/k$, por lo que

$$\frac{H_f^*}{H_a^*} = \frac{\frac{L}{k_f}}{\frac{L}{k_a}} = \frac{k_a}{k_f} = \frac{k_a}{1,5 \cdot k_a} = \frac{2}{3}$$

Por lo tanto esperaríamos que el calentamiento climático hiciera disminuir en 1/3 el carbono actualmente contenido en los suelos de este bosque. El nuevo contenido de hojarasca será de $13,3 \text{ kg MO}\cdot\text{m}^{-2}$. Obsérvese que la reducción del contenido de MO en el suelo implica un aumento de las emisiones de CO_2 a la atmósfera y, por tanto, una exacerbación del efecto invernadero.

12.4. EL MODELO DE CIRCULACIÓN CÍCLICA DE NUTRIENTES DE LOTKA

Veamos ahora un ejemplo de modelo de compartimentos y flujos algo más complejo. Consiste en un ecosistema de 3 compartimentos entre los que se establece un flujo cíclico de nutrientes. El sistema es cerrado con el exterior, de forma que no hay ni entradas ni salidas de nutrientes. El tratamiento de este modelo sirve de ejemplo para muchos otros modelos que se plantearán en este capítulo y en los tres siguientes.

El estudio de este modelo en particular tiene además el interés de corregir un error histórico que se ha propagado desde la publicación del influyente libro *Elements of physical biology* (Lotka 1924). Lotka cometió un error algebraico en la resolución de este modelo que, por lo que sabemos, ha pasado desapercibido hasta hoy. De hecho, las mismas ecuaciones obtenidas por Lotka aparecen reproducidas en libros de texto recientes (Ricklefs 1990, 1998). El error, que en nada desmerece la extraordinaria aportación científica de Lotka, fue descubierto en 1999 por Miquel Sauret, químico y biólogo de Barcelona, además de amigo de los autores. Se trata de una simple equivocación al realizar una suma de fracciones, que debiera haber sido descubierta antes por un revisor o lector atento, pero que aparentemente no lo ha sido en 80 años.

Consideremos el flujo cíclico entre tres compartimentos, X_1 , X_2 y X_3 (Figura 12.2)⁸. Podrían representar, por ejemplo, la cantidad de fósforo disuelto (X_1), y los contenidos en el fitoplancton (X_2) y en el zooplancton (X_3) en un sistema acuático sin entradas ni salidas de P al exterior. Supongamos que los flujos son proporcionales al contenido en el compartimento donante, siendo g_1 , g_2 y g_3 las constantes de proporcionalidad. Tratemos ahora de calcular cuál será el contenido de cada compartimento en el equilibrio y cuál será el flujo entre compartimentos en ese momento.

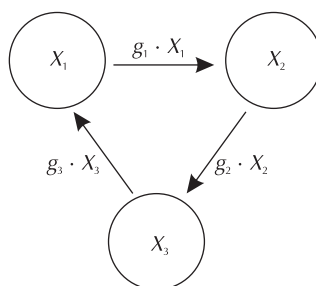


Figura 12.2. Flujo cíclico entre tres compartimentos.

El cambio en el contenido de los compartimentos se puede expresar como

$$\frac{dX_1}{dt} = g_3 \cdot X_3 - g_1 \cdot X_1 \quad 12.7$$

$$\frac{dX_2}{dt} = g_1 \cdot X_1 - g_2 \cdot X_2 \quad 12.8$$

$$\frac{dX_3}{dt} = g_2 \cdot X_2 - g_3 \cdot X_3 \quad 12.9$$

8. Para simplificar la notación, utilizamos el símbolo X_i para referirnos indistintamente al nombre de un compartimento y a su contenido.

En el equilibrio se tiene

$$\frac{dX_1}{dt} = 0; \quad \frac{dX_2}{dt} = 0; \quad \frac{dX_3}{dt} = 0;$$

luego,

$$g_3 \cdot X_3^* - g_1 \cdot X_1^* = 0 \Rightarrow \frac{X_1^*}{X_3^*} = \frac{g_3}{g_1} \quad 12.10$$

$$g_1 \cdot X_1^* - g_2 \cdot X_2^* = 0 \Rightarrow \frac{X_2^*}{X_1^*} = \frac{g_1}{g_2} \quad 12.11$$

$$g_2 \cdot X_2^* - g_3 \cdot X_3^* = 0 \Rightarrow \frac{X_3^*}{X_2^*} = \frac{g_2}{g_3} \quad 12.12$$

Definamos J_i como el flujo saliente del compartimento i -ésimo:

$$J_1 = g_1 \cdot X_1; \quad J_2 = g_2 \cdot X_2; \quad J_3 = g_3 \cdot X_3.$$

En el equilibrio los tres flujos son iguales, por lo que $J_1^* = J_2^* = J_3^* = J^*$. Puesto que se trata de un sistema cerrado, podemos definir también la suma de los contenidos de todos los compartimentos como $M = X_1 + X_2 + X_3$, la cual tomará un valor constante. Entonces

$$X_1^* = \frac{J^*}{g_1} = \frac{J^* \cdot M}{g_1 \cdot M} = \frac{J^* \cdot \frac{1}{g_1} \cdot M}{X_1^* + X_2^* + X_3^*} = \frac{J^* \cdot \frac{1}{g_1} \cdot M}{\frac{J^*}{g_1} + \frac{J^*}{g_2} + \frac{J^*}{g_3}} = \frac{\frac{1}{g_1} \cdot M}{\frac{1}{g_1} + \frac{1}{g_2} + \frac{1}{g_3}} \quad 12.13$$

A partir de la ecuación anterior Lotka obtuvo lo siguiente:

$$X_1^* = \frac{M}{g_1 \cdot \left(\frac{g_1 + g_2 + g_3}{g_1 \cdot g_2 \cdot g_3} \right)} = \frac{g_1 \cdot g_2 \cdot g_3 \cdot M}{g_1 \cdot (g_1 + g_2 + g_3)} = \frac{g_2 \cdot g_3}{g_1 + g_2 + g_3} \cdot M \quad 12.14$$

Lo cual es claramente incorrecto. El desarrollo correcto de la ecuación 12.13 es el siguiente:

$$X_1^* = \frac{M}{g_1 \cdot \left(\frac{g_2 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_2}{g_1 \cdot g_2 \cdot g_3} \right)} = \frac{g_2 \cdot g_3}{g_2 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_2} \cdot M \quad 12.15$$

Para los otros compartimentos:

$$X_2^* = \frac{g_1 \cdot g_3}{g_2 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_2} \cdot M \quad 12.16$$

$$X_3^* = \frac{g_1 \cdot g_2}{g_2 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_2} \cdot M \quad 12.17$$

Y, en general

$$X_i^* = \frac{g_1 \cdot g_2 \cdot g_3}{g_i \cdot (g_2 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_2)} \cdot M \quad 12.18$$

Evidentemente, todas las deducciones de Lotka de la ecuación 12.14 en adelante son erróneas.

Problema 12.7. Supongamos un ecosistema acuático cerrado formado por tres compartimentos y un nutriente que circula cíclicamente entre ellos según el modelo de Lotka. Los coeficientes g_i valen: $g_1 = 1$ año⁻¹, $g_2 = 0,1$ año⁻¹, y $g_3 = 0,01$ año⁻¹. ¿Cuál será la proporción del nutriente que se encontrará en cada compartimento al llegar al equilibrio?

Solución. Basta aplicar la ecuación 12.18 a nuestro caso:

$$X_1^* = \frac{g_2 \cdot g_3}{g_2 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_2} \cdot M = \frac{0,1 \cdot 0,01}{0,1 \cdot 0,01 + 1 \cdot 0,01 + 1 \cdot 0,1} \cdot M = 0,009 \cdot M$$

$$X_2^* = \frac{g_1 \cdot g_3}{g_2 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_2} \cdot M = \frac{1 \cdot 0,01}{0,1 \cdot 0,01 + 1 \cdot 0,01 + 1 \cdot 0,1} \cdot M = 0,0901 \cdot M$$

$$X_3^* = \frac{g_1 \cdot g_2}{g_2 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_3 + g_1 \cdot g_2} \cdot M = \frac{1 \cdot 0,1}{0,1 \cdot 0,01 + 1 \cdot 0,01 + 1 \cdot 0,1} \cdot M = 0,9009 \cdot M$$

Vemos que, aproximadamente, el 90% del nutriente estará en el compartimento 3, el 9% en el 2 y el 1% en el 1. Lógicamente, el nutriente se acumula en el compartimento que tiene una g_i (referida al flujo saliente) menor. El flujo de salida del compartimento con la menor g_i actúa como un tapón para la circulación del nutriente. Este ejemplo podría corresponder a un lago en el que X_1 fuera P disuelto, X_2 P en la biomasa planctónica y X_3 P detrítico. La mayor cantidad de P se encontraría en la materia orgánica muerta, mientras que la cantidad de P disuelto sería muy pequeña, tal como suele ocurrir en lagos oligotróficos. En estos lagos la producción primaria está limitada en último término por la disponibilidad de P proveniente de la mineralización de la materia orgánica muerta, o bien de aportes externos no considerados en este ejemplo.

12.5. PROCESOS DE PRIMER Y DE SEGUNDO ORDEN

Todos los flujos entre compartimentos que hemos visto hasta ahora eran proporcionales al contenido del compartimento donante. Así, por ejemplo, en el modelo de Lotka (Figura 12.2) el flujo entre X_1 y X_2 valía $J_1 = g_1 \cdot X_1$. A un flujo de este tipo lo denominamos de primer orden. La nomenclatura proviene de la cinética química, en la que una reacción sigue una ley de primer orden cuando la velocidad de reacción es proporcional a la concentración de un único reactante. A veces, los flujos obedecen a leyes más complejas y son proporcionales a los contenidos de los dos compartimentos implicados, tanto el de origen como el de destino. Cuando esto ocurre decimos que el flujo sigue una ley de segundo orden. Veamos un ejemplo de un modelo con flujos de segundo orden en el problema siguiente.

Problema 12.8. Consideremos un lago con sólo dos compartimentos para el fósforo, uno de materia particulada (viva y muerta, X_2) y otro de materia disuelta (X_1). La concentración de P total (disuelto + particulado) es de 4 μM . En experimentos independientes se ha podido comprobar que (1) el flujo de mineralización (de X_2 a X_1) es de primer orden con una tasa de mineralización de 0,001 día⁻¹; (2) la producción primaria (de X_1 a X_2), por el contrario, es proporcional tanto a la cantidad de P mineral como al contenido de materia particulada, con un coeficiente 0,01 día⁻¹· μM^{-1} . ¿Qué concentración de P deberíamos esperar encontrar en cada compartimento una vez se llegue al equilibrio?

Solución. Dibujemos en primer lugar un esquema del sistema que nos plantea el problema

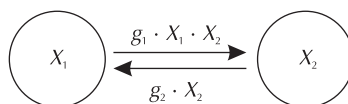


Figura 12.3. Esquema de compartimentos y flujos en el lago del problema 12.8.

En el equilibrio tendremos

$$g_1 \cdot X_1^* \cdot X_2^* = g_2 \cdot X_2^* \Rightarrow X_1^* = \frac{g_2}{g_1} = \frac{0,001 \text{ día}^{-1}}{0,01 \text{ día}^{-1} \cdot \mu\text{M}^{-1}} = 0,1 \mu\text{M}$$

En el otro compartimento habrá la diferencia entre el P total y el P disuelto: $X_2^* = 4 - 0,1 = 3,9 \mu\text{M}$. Obsérvese que las unidades de los coeficientes de los flujos de primer orden son de tiempo⁻¹. Por el contrario, en los flujos de segundo orden aparece además el inverso de la unidad en la que se exprese el contenido de los compartimentos (μM^{-1} en este caso).

12.6. TASA DE RENOVACIÓN Y TIEMPO DE RESIDENCIA

Cuando un sistema ha alcanzado el equilibrio, las entradas y las salidas a cada uno de los compartimentos se igualan. En esos momentos es posible definir para cada compartimento i un tiempo de residencia (τ_i) y una tasa de renovación (TR_i). El tiempo de residencia indica el tiempo necesario para renovar el contenido del compartimento i -ésimo al ritmo marcado por el flujo en el equilibrio. Su inverso, TR_i , indica el número de veces que se renueva el contenido del compartimento por unidad de tiempo. Ambos parámetros son muy útiles para interpretar el funcionamiento de un sistema de compartimentos y flujos, y se definen como:

$$\text{tiempo de residencia: } \tau_i = \frac{\text{Cantidad en el equilibrio en el compartimento } i}{\text{Flujo de entrada (o salida) en el equilibrio al compartimento } i} \quad 12.19$$

$$\text{tasa de renovación: } TR_i = \frac{1}{\tau_i} \quad 12.20$$

La unidades de τ_i son de tiempo y las de TR_i de tiempo⁻¹. Un tiempo de residencia elevado (o TR_i baja) indican que el flujo es poco importante en relación al tamaño del compartimento y, por tanto, que éste se renueva muy lentamente. Si estuviéramos tratando con sustancias contaminantes, por ejemplo, esto implicaría que el compartimento considerado tardaría mucho tiempo en acumular una cantidad importante de contaminante, pero también que, una vez contaminado, se tardaría mucho tiempo en limpiarlo. Aunque estrictamente los conceptos de tiempo de residencia y de tasa de renovación sólo están definidos para situaciones de equilibrio, en la práctica se acostumbran a aplicar siempre que nos encontramos razonablemente cerca de éste.

Problema 12.9. Calcular la tasa de renovación y el tiempo de residencia de la materia orgánica (aproximados) en diferentes ecosistemas del mundo a partir de los datos de producción primaria neta y de biomasa de la tabla siguiente. (Whittaker *in* Begon *et al.* 1999.)

Ecosistema	Prod. primaria (g MO·m ⁻² ·año ⁻¹)	Biomasa (kg MO·m ⁻²)
Selva tropical	2200	45
Bosque boreal	800	20
Matorral desértico	90	1
Terrenos cultivados	650	1
Lagos y ríos	250	0,02
Océano abierto	125	0,003
Plataforma continental	360	0,01
Lechos de algas y arrecifes	2500	2

Solución. Para poder realizar los cálculos que se nos pide debemos suponer que los ecosistemas anteriores se encuentran en una situación de equilibrio. Esto con toda certeza no es verdad, pero las diferencias entre distintos tipos de ecosistemas son tan grandes que el ejercicio, aún siendo aproximado, vale la pena. Recordemos que el tiempo de residencia se calcula como el cociente entre el contenido del ecosistema (biomasa, en este caso) y el flujo (producción primaria), usando las mismas unidades en ambos casos. La tasa de renovación se calcula como el inverso del tiempo de residencia. Los resultados son:

Ecosistema	Tiempo res. (años)	Tasa renov. (año ⁻¹)
Selva tropical	20,5	0,049
Bosque boreal	25,0	0,040
Matorral desértico	11,1	0,090
Terrenos cultivados	1,54	0,650
Lagos y ríos	0,08	12,500
Océano abierto	0,02	41,667
Plataforma continental	0,03	36,000
Lechos de algas y arrecifes	0,80	1,250

En la tabla anterior la principal diferencia aparece entre ecosistemas terrestres y ecosistemas acuáticos. Los ecosistemas terrestres tienen tiempos de renovación de más de una decena de años, mientras que los acuáticos los tienen mucho menores, del orden de unos 10 días. La razón principal estriba en la gran diferencia de biomasa entre unos y otros, mientras que la producción primaria es relativamente similar. Los terrenos cultivados, al ser cosechados a menudo, tienen un tiempo de residencia mucho menor (o una tasa de renovación mayor) que el resto de ecosistemas terrestres. Los lechos de algas y arrecifes, por estar los productores primarios adheridos a un sustrato sólido, son sensiblemente distintos del resto de ecosistemas acuáticos. Obsérvese que se trata de ecosistemas altamente productivos, más incluso que las selvas tropicales.

12.7. SÍNTESIS

En este capítulo hemos comenzado a explorar las interacciones entre los organismos y el medio, pero no desde el punto de vista de los organismos individuales, como habíamos hecho en el capítulo 2, sino desde una perspectiva más holística, del sistema en su conjunto. Nos hemos centrado, pues, en el estudio de los intercambios de materia y energía entre el componente biótico y el componente abiótico del ecosistema, aspectos que veremos con más detalle en los capítulos siguientes. En particular, hemos introducido la que será la herramienta básica que utilizaremos en ecología de ecosistemas: los modelos de compartimentos y flujos. En estos modelos conceptualizamos el ecosistema como un conjunto de depósitos que contienen una cierta cantidad de la sustancia objeto de estudio (los compartimentos) y que están conectados por unos flujos que determinan las transferencias entre compartimentos. Las suposiciones básicas que introducimos en estos modelos son que: (1) Podemos individualizar los compartimentos y flujos fundamentales en el sistema estudiado. En efecto, la calidad (y utilidad) del modelo dependerá de nuestra capacidad para capturar la esencia del funcionamiento del sistema en nuestro diagrama de flujos. (2) La magnitud de los flujos es proporcional al contenido en el compartimento de origen, y los parámetros de proporcionalidad son constantes. Esta suposición la hemos relajado parcialmente al considerar dinámicas de segundo orden, en las que la magnitud del flujo depende del contenido en los dos compartimentos implicados. El hecho que los parámetros de proporcionalidad sean constantes implica suponer que las condiciones (ambientales, por ejemplo) no varían con el tiempo. (3) En muchos de los modelos sencillos que hemos visto hemos supuesto también que el sistema de estudio es cerrado; es decir, no intercambia materia con el exterior. El *applet* 12.1 permite considerar casos más generales en los que esto no es así. Finalmente, (4) para calcular ciertos pará-

metros que resumen la dinámica del sistema, como la tasa de renovación y su inverso, el tiempo de residencia, hemos tenido que suponer que el sistema se halla en equilibrio (o muy cerca de él). En el equilibrio los flujos de entrada y de salida en cada compartimento se igualan y, por tanto, los contenidos de éstos permanecen constantes. Dicho esto, conviene señalar que la utilidad de los modelos de compartimentos y flujos es enorme, ya que como veremos en capítulos posteriores, nos permiten resolver de una manera sencilla y relativamente precisa una gran variedad de problemas que se plantean en ecología de ecosistemas.

12.8. APPLLET DEL MODELO

Applet 12.1. Modelo general de compartimentos y flujos

Este *applet* permite realizar los cálculos correspondientes a una gran variedad de modelos de compartimentos y flujos en los ecosistemas. Se pueden simular tanto sistemas cerrados como sistemas que intercambian materia con el exterior. Al cargar el *applet* debe indicarse el número de compartimentos considerados y pulsar el botón “Entrada de parámetros”. Al hacerlo aparecerá una nueva ventana que permite entrar: (1) parámetros de los flujos entre compartimentos; (2) parámetros de los flujos de entrada desde el exterior a cada compartimento; (3) parámetros de los flujos de salida desde cada compartimento al exterior; y (4) contenidos iniciales en cada compartimento.

Una vez entrados los datos se puede proceder a la simulación del modelo. El *applet* proporciona un gráfico con la variación temporal del contenido de cada uno de los compartimentos (X_i) y su valor numérico al final del periodo de simulación (gráfico de la izquierda). También proporciona la variación temporal de la tasa de cambio del contenido de cada compartimento (dX_i/dt) y su valor numérico final (gráfico de la derecha); un valor igual a cero indica que el contenido de los compartimentos no varía y, por tanto, que nos encontramos en el equilibrio (Figura 12.4).

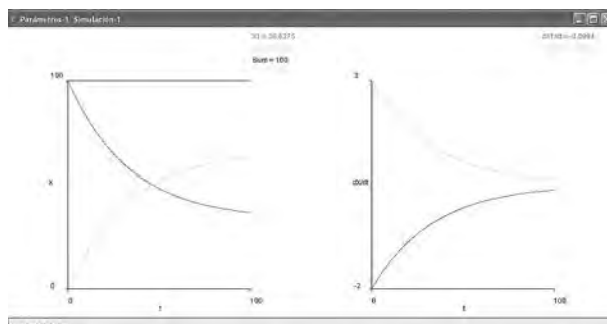


Figura 12.4. Ejemplo de ejecución del *applet* 12.1 con un modelo de dos compartimentos.

12.9. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 12.10. En el Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña se midió la biomasa, producción y otras variables de interés forestal y ecológico de alrededor de 10.000 parcelas de bosque en Cataluña (Gracia *et al.* 2000-2004). Los resultados más importantes están disponibles en Internet. La metodología para la estimación de la biomasa fue similar a la descrita en el apartado 12.1. En la siguiente tabla se presentan los datos brutos de una de las parcelas, situada en Mas de Barberans, en els Ports de Tortosa-Beseit (Tarragona). La parcela consistió en un círculo de 10 m de radio. Calcular: (a) la densidad de cada especie; (b) el volumen de madera y de corteza; (c) la biomasa de madera, corteza, ramas, y hojas, y la biomasa aérea total.

Pie	DN (cm)	Especie	Pie	DN (cm)	Especie
1	22,2	<i>Pinus sylvestris</i>	10	28,1	<i>P. sylvestris</i>
2	6,6	<i>P. sylvestris</i>	11	22,2	<i>P. sylvestris</i>
3	27,9	<i>P. sylvestris</i>	12	31,1	<i>P. sylvestris</i>
4	9,1	<i>P. sylvestris</i>	13	29,3	<i>P. sylvestris</i>
5	7,2	<i>P. sylvestris</i>	14	27,9	<i>P. sylvestris</i>
6	7,1	<i>P. sylvestris</i>	15	38,7	<i>P. sylvestris</i>
7	26,7	<i>P. sylvestris</i>	16	9,8	<i>Pinus nigra</i>
8	10,8	<i>P. sylvestris</i>	17	9,3	<i>P. nigra</i>
9	24,5	<i>P. sylvestris</i>	18	52,3	<i>P. nigra</i>

Solución. El procedimiento es simple aunque laborioso. Recomendamos resolver este tipo de problemas con una hoja de cálculo. Aquí utilizaremos Excel, pero se puede utilizar cualquier otro programa de hoja de cálculo, la mayor parte de los cuales funcionan de manera muy similar (véase apéndice matemático). El primer paso consiste en introducir los datos de la tabla en una hoja de cálculo nueva, de manera que introduciremos el número de pie, la especie y el diámetro normal, en tres columnas distintas. A continuación añadiremos una columna para las alturas (h), que calcularemos para cada árbol a partir de su DN como $h = a \cdot \text{DN}^b$, utilizando los parámetros correspondientes a cada especie y recogidos en la Tabla 12.1. Hecho esto, podemos seguir un proceso análogo para crear las columnas correspondientes al grosor de corteza, el diámetro del tronco sin corteza, los volúmenes de madera y de corteza, la biomasa de madera, corteza, ramas (con hojas) y hojas. Finalmente, sumamos las biomases de todos los pies de cada especie y las referimos a la superficie de la parcela ($= \pi \cdot 10^2 = 314 \text{ m}^2 = 0,0314 \text{ ha}$). Los resultados son los siguientes:

	<i>P. sylvestris</i>	<i>P. nigra</i>	TOTAL
Densidad (pies-ha ⁻¹)	478	96	574
Volumen madera (m ³ -ha ⁻¹)	85,27	40,65	125,92
Volumen corteza (m ³ -ha ⁻¹)	35,85	22,21	58,06
Biomasa madera (t-ha ⁻¹)	46,90	25,20	72,10
Biomasa corteza (t-ha ⁻¹)	10,40	7,33	17,73
Biomasa ramas (t-ha ⁻¹)	20,57	7,38	27,95
Biomasa hojas (t-ha ⁻¹)	3,40	1,30	4,70
Biomasa aérea TOTAL (t-ha ⁻¹)	77,86	39,92	117,78

Obsérvese que, en proporción, los 3 pies de *P. nigra* tienen una contribución al total mucho mayor que los 15 de *P. sylvestris*. Eso es debido al pie de más de 50 cm de DN, el cual representa, por sí solo, casi 1/3 de la biomasa de la parcela. Este hecho es consecuencia de la alometría en las relaciones con el diámetro: puesto que los exponentes de las relaciones son superiores a 1, un árbol con un diámetro el doble que otro tiene mucho más del doble de biomasa que aquél.

Problema 12.11. Una familia formada por dos personas consume 200 kW·h de electricidad y 9 m³ de gas natural cada mes. Tiene un coche con el que recorre 20.000 km al año y que consume, de media, 6,5 l de gasolina cada 100 km. ¿Cuál es el consumo de energía exosomática comprendido en estos apartados? Comparar este valor con la energía endosomática que resulta de una dieta de 2000 kcal por persona y día. Comparar los resultados obtenidos con los de la propia familia del lector. [Nota: 1 m³ de gas natural equivale a 3,9·10⁷ J; 1 kg de gasolina a 4,8·10⁷ J; la gasolina tiene una densidad de 0,72 kg·l⁻¹.]

Solución. Basta con pasar todas las cantidades a las mismas unidades y compararlas. Hagámoslo, por ejemplo en W (recordemos que 1 W = 1 J·s⁻¹).

$$\text{Electricidad: } \frac{200 \text{ kWh}}{2 \text{ pers.} \cdot \text{mes}} \cdot \frac{3,6 \cdot 10^6 \text{ J}}{1 \text{ kWh}} \cdot \frac{1 \text{ mes}}{2.592.000 \text{ s}} = 139 \frac{\text{W}}{\text{pers.}}$$

$$\text{Gas natural: } \frac{9 \text{ m}^3 \text{ gas}}{2 \text{ pers.} \cdot \text{mes}} \cdot \frac{3,9 \cdot 10^7 \text{ J}}{1 \text{ m}^3 \text{ gas}} \cdot \frac{1 \text{ mes}}{2.592.000 \text{ s}} = 68 \frac{\text{W}}{\text{pers.}}$$

$$\text{Automóvil: } \frac{20.000 \text{ km}}{2 \text{ pers.} \cdot \text{año}} \cdot \frac{6,5 \text{ l gasolina}}{100 \text{ km}} \cdot \frac{0,72 \text{ kg gasolina}}{1 \text{ l gasolina}} \cdot \frac{4,8 \cdot 10^7 \text{ J}}{1 \text{ kg gasolina}} \cdot \frac{1 \text{ año}}{31.536.000 \text{ s}} = 712 \frac{\text{W}}{\text{pers.}}$$

$$\text{Comida: } \frac{2000 \text{ kcal}}{\text{pers.} \cdot \text{día}} \cdot \frac{4187 \text{ J}}{1 \text{ kcal}} \cdot \frac{1 \text{ día}}{86.400 \text{ s}} = 97 \frac{\text{W}}{\text{pers.}}$$

El consumo de energía exosomática es de 919 W por persona. Es decir, la energía endosomática sólo representa una pequeña fracción de la energía total considerada: $97/(919 + 97) = 0,096$, un 9,6%. En realidad esta fracción es todavía mucho menor, ya que aquí no hemos considerado muchos otros consumos de energía exosomática: la electricidad quizás se haya fabricado con gas en centrales cuya eficiencia dista mucho de ser del 100%, el gas hay que extraerlo del subsuelo y transportarlo, el coche fabricarlo, la comida producirla y transportarla, etc. Además, estas personas también utilizan ropa y calzado, viajan en tren, etc.

Problema 12.12. Se ha producido un incendio de 1000 ha en una zona cuya vegetación tiene una biomasa de 50 t·ha⁻¹, referida a peso seco. Suponiendo que haya ardido todo el material vegetal y que el incendio haya durado 2 días, ¿cuál ha sido la potencia media del mismo?

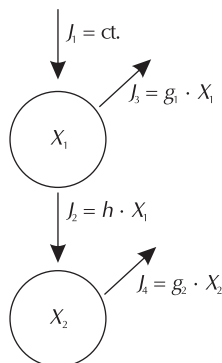
Solución. Basta con transformar las unidades convenientemente:

$$\frac{50 \text{ t MO}}{\text{ha} \cdot 2 \text{ días}} \cdot 1000 \text{ ha} \cdot \frac{10^6 \text{ g MO}}{1 \text{ t MO}} \cdot \frac{18.000 \text{ J}}{1 \text{ g MO}} \cdot \frac{1 \text{ día}}{86.400 \text{ s}} \cdot \frac{1 \text{ MJ}}{10^6 \text{ J}} = 5208 \text{ MW}$$

Se trata de una potencia muy elevada. Pensemos que una central nuclear típica tiene alrededor de 1000 MW de potencia. Claro está que el incendio sólo arde durante 2 días y que no es posible utilizar la energía que en el se desprende. Sin embargo, estas cifras dan idea de la posibilidad de la utilización de la biomasa como fuente de energía renovable, sea en la generación de electricidad en pequeñas centrales o en la fabricación de biodiesel.

Problema 12.13. Dividamos el carbono orgánico del suelo en dos compartimentos: la materia orgánica muerta, pero aún no descompuesta (hojarasca; X₁) y la materia orgánica humificada y profundamente integrada en el suelo mineral (humus; X₂). Consideremos los siguientes flujos: caída de hojarasca (J₁), humificación de la hojarasca (J₂), respiración de la hojarasca (J₃) y respiración del humus (J₄). Supongamos que la caída de hojarasca es constante (J₁ = 1 kg C·m⁻²·año⁻¹) y que el resto de flujos es proporcional a la cantidad de C presente en el compartimento donante, con parámetros $b = 0,01 \text{ año}^{-1}$ para J₂, $g_1 = 0,1 \text{ año}^{-1}$ para J₃ y $g_2 = 0,001 \text{ año}^{-1}$ para J₄. ¿Qué cantidad de C esperaríamos que tuvieran los compartimentos X₁ y X₂ en el equilibrio?

Solución. Empecemos dibujando un esquema de los compartimentos y flujos que menciona el enunciado.



A continuación escribamos las ecuaciones correspondientes al cambio en la cantidad de C en X_1 y X_2 con el paso del tiempo,

$$\frac{dX_1}{dt} = \text{entradas} - \text{salidas} = J_1 - b \cdot X_1 - g_1 \cdot X_1$$

$$\frac{dX_2}{dt} = \text{entradas} - \text{salidas} = b \cdot X_1 - g_2 \cdot X_2$$

En el equilibrio tendremos:

$$\frac{dX_1}{dt} = J_1 - b \cdot X_1^* - g_1 \cdot X_1^* = 0 \Rightarrow X_1^* = \frac{J_1}{b + g_1} = \frac{1 \frac{\text{kg C}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}}}{(0,01 + 0,1) \frac{1}{\text{año}}} = 9,09 \frac{\text{kg C}}{\text{m}^2}$$

$$\begin{aligned} \frac{dX_2}{dt} = b \cdot X_1^* - g_2 \cdot X_2^* = 0 \Rightarrow X_2^* &= \frac{b \cdot X_1^*}{g_2} = \frac{b \cdot J_1}{g_2 \cdot (b + g_1)} = \\ &= \frac{0,01 \cdot 1}{0,001 \cdot (0,01 + 0,1)} = 90,91 \frac{\text{kg C}}{\text{m}^2} \end{aligned}$$

Problema 12.14. Consideremos el bosque del problema anterior. Supongamos que se trata de un suelo que ha sido recientemente colonizado por la vegetación, por lo que únicamente hay $5 \text{ kg C} \cdot \text{m}^{-2}$ en X_1 y $1 \text{ kg C} \cdot \text{m}^{-2}$ en X_2 . Si la caída de hojarasca y los coeficientes de los flujos se mantienen constantes durante mucho tiempo, ¿cuáles serán los contenidos de C de los compartimentos X_1 y X_2 al cabo de 100 años? ¿y al cabo de 1000 años? ¿se encontrará el sistema en el equilibrio?

Solución. Este problema es muy difícil de solucionar analíticamente, por lo que recurriremos al *applet* 12.1. Generemos con él un modelo de dos compartimentos. La humificación indica una transferencia de C de X_1 a X_2 . En la casilla correspondiente de la matriz INTER hay que poner el valor 0,01 (no marcar como “No Lin” puesto que se trata de un flujo de primer orden; es decir, lineal). Hay una entrada de C desde el exterior al compartimento X_1 . En la casilla correspondiente (“de Ext a X_1 ”) del vector INPUT hay que poner el valor de este flujo (= 1) e indicar que se trata de un valor “Constante”, que no depende de X_1 . La respiración supone una salida de C hacia el exterior. Por tanto, hay que poner 0,1 en la casilla “de X_1 a Ext” y 0,001 en la casilla “de X_2 a Ext” del vector OUTPUT. En este caso no hay que señalar los valores como “Constante”, ya que el flujo depende de la cantidad de C en el compartimento donante. En el vector INICIAL pondremos las cantidades iniciales de C en los dos compartimentos, $5 \text{ kg C} \cdot \text{m}^{-2}$ en X_1 y $1 \text{ kg C} \cdot \text{m}^{-2}$ en X_2 . A continuación indicamos un tiempo de simulación de 100 años y presionamos el botón “Simular”.

Obtenemos los siguientes resultados al cabo de 100 años: $X_1 = 9,09 \text{ kg C} \cdot \text{m}^{-2}$ y $X_2 = 9,22 \text{ kg C} \cdot \text{m}^{-2}$. Por los gráficos y por el resultado del problema anterior vemos que el compartimento X_1 ya ha llegado al valor de

equilibrio, mientras que el X_2 se encuentra todavía muy alejado del mismo. Repitamos ahora la simulación para un tiempo de 1000 años. Obtenemos $X_1 = 9,09 \text{ kg C}\cdot\text{m}^{-2}$ y $X_2 = 57,7 \text{ kg C}\cdot\text{m}^{-2}$. Vemos que el compartimento X_2 todavía se encuentra lejos del equilibrio. Podríamos repetir la simulación para un periodo aún más largo, 10.000 años, por ejemplo (para ello hemos de incrementar el paso de tiempo de la simulación, "dt sim", a 1). Si lo hiciéramos veríamos que X_2 alcanza, finalmente, el valor de equilibrio de $X_2 = 90,91 \text{ kg C}\cdot\text{m}^{-2}$. El gráfico del *applet* nos muestra que, aproximadamente, el contenido de C en X_2 se estabiliza a partir de los 5000 años. Este problema ilustra un hecho importante: a veces el valor de equilibrio no llega a alcanzarse nunca, ya que para ello debería transcurrir un tiempo largísimo sin variación de las condiciones ambientales (las cuales determinan el valor de los parámetros de entrada del modelo).

Problema 12.15. Consideremos 3 compartimentos de fósforo en el ecosistema planctónico de un lago: P disuelto (X_1), P en el fitoplancton (X_2) y P en el zooplancton y en el material detrítico (X_3). La mineralización de P sigue una ley de primer orden con coeficiente $0,007 \text{ día}^{-1}$. La absorción de P por el fitoplancton también sigue una ley de primer orden, en este caso con coeficiente igual a $2,0 \text{ día}^{-1}$. Por el contrario, el consumo de fitoplancton por el zooplancton depende del contenido de ambos compartimentos, con coeficiente igual a $0,0062 \text{ día}^{-1}\cdot\mu\text{M}^{-1}$. A corto plazo no se considera importante ningún otro flujo de P, sea interno, de entrada o de salida. Si en un momento determinado hay $1 \mu\text{M}$ de P en X_1 , $1 \mu\text{M}$ en X_2 y $2 \mu\text{M}$ en X_3 , ¿cuál será la distribución al cabo de 10 días? ¿Y en el equilibrio?

Solución. Generemos un modelo de tres compartimentos con el *applet* 12.1. En la matriz INTER debemos poner los valores de los coeficientes: "de X_1 a X_2 " = 2,0, "de X_2 a X_3 " = 0,0062 (marcándolos como "No Lin"), "de X_3 a X_1 " = 0,007. En este caso no hay ni entradas ni salidas del sistema, por lo que dejaremos los vectores INPUT y OUTPUT vacíos. Hemos de introducir también las cantidades iniciales de P en cada compartimento (vector INICIAL): $X_1 = 1,0$, $X_2 = 1,0$, y $X_3 = 2,0$. Para responder a cuáles serán los contenidos de los compartimentos al cabo de 10 días hay que poner 10 en la casilla "t sim".

Si realizamos las simulaciones obtenemos $X_1 = 0,01$, $X_2 = 1,9$ y $X_3 = 2,1 \mu\text{M}$ al cabo de 10 días. Para obtener los valores en el equilibrio podemos incrementar el valor de "t sim" (a 1000 días, por ejemplo) manteniendo un valor de "dt sim" de 0,1 días. La respuesta es $X_1 = 0,01$, $X_2 = 1,13$ y $X_3 = 2,86 \mu\text{M}$. Obsérvese que X_1 llega al equilibrio en un par de días, mientras que X_2 y X_3 necesitan unos 200 días, lo que hace bastante improbable que se llegue nunca a alcanzar el equilibrio en una situación real.

12.10. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 12.16. Los abetales son unos de los bosques más majestuosos que podemos encontrar en la Península Ibérica. En Bossost, en el Valle de Arán, se midieron los diámetros de los 17 árboles que había en una parcela circular de 10 m de radio (Gracia *et al.* 2000-2004). Calcular las siguientes variables: (a) densidad de pies; (b) volumen de madera y de corteza; (c) biomasa de madera, de corteza, de ramas (con hojas), de hojas y aérea total. (d) ¿Cuál es el volumen de madera del abeto de 73,9 cm de diámetro? [Nota: utilizar $0,35 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ como densidad de la corteza del abeto y el resto de datos de la Tabla 12.1.]

Pie	DN (cm)	Especie	Pie	DN (cm)	Especie
1	23,1	<i>Abies alba</i>	10	18,9	<i>A. alba</i>
2	21,2	<i>A. alba</i>	11	25,1	<i>A. alba</i>
3	13,4	<i>A. alba</i>	12	14,2	<i>A. alba</i>
4	64,3	<i>A. alba</i>	13	67,3	<i>A. alba</i>
5	52,2	<i>A. alba</i>	14	37,3	<i>A. alba</i>
6	27,1	<i>A. alba</i>	15	16,9	<i>Fagus sylvatica</i>
7	44,1	<i>A. alba</i>	16	8,8	<i>F. sylvatica</i>
8	73,9	<i>A. alba</i>	17	20,8	<i>F. sylvatica</i>
9	63,6	<i>A. alba</i>			

Problema 12.17. Según los datos del Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña, se calcula que los bosques catalanes acumulan en su madera unos 6 millones de toneladas de CO_2 anualmente (Gracia *et al.* 2000-2004). Expresar este aumento de la cantidad de madera en términos de producción de madera por hectárea y año. En Cataluña hay $1,2 \cdot 10^6$ ha de bosque.

Problema 12.18. En la siguiente tabla se da la población de la ciudad de Barcelona y varios indicadores del consumo de energía exosomática en los años 1987 y 1997 (Barracó *et al.* 1999). (a) Suponiendo una dieta de $2000 \text{ kcal} \cdot \text{día}^{-1} \cdot \text{persona}^{-1}$, ¿cuál es la proporción entre energía endosomática y exosomática utilizada per cápita en los dos años considerados? (b) Por otra parte, se ha estimado que la ciudad recibe del sol una radiación de $5475 \cdot 10^6 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$. Comparar esta cifra con la energía exosomática consumida. El término municipal de Barcelona tiene una superficie de 10.110 ha.

	1987	1997
Población (habitantes)	1.703.744	1.514.588
Electricidad ($10^{15} \text{ J} \cdot \text{año}^{-1}$)	14,5	19,3
Gas natural ($10^{15} \text{ J} \cdot \text{año}^{-1}$)	8,7	10,8
Gases licuados de petróleo ($10^{15} \text{ J} \cdot \text{año}^{-1}$)	2,8	1,8
Combustibles líquidos ($10^{15} \text{ J} \cdot \text{año}^{-1}$)	17,7	21,5

Problema 12.19. La provincia de Tarragona tiene 308.000 ha de terreno forestal, de las cuales arden unas 4380 ha de promedio cada año. Por otra parte, la producción primaria aérea total de la vegetación de esta provincia es de alrededor de $3,9 \text{ t MO} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ y su biomasa de $44 \text{ t MO} \cdot \text{ha}^{-1}$ (Gracia *et al.* 2000-2004). Considerando como pérdidas sólo los efectos del fuego, ¿están acumulando o perdiendo C los bosques de Tarragona?

Problema 12.20. Un río tiene dos lagos (A y B) situados en su curso principal, de volúmenes $V_A = V_B = 10^6 \text{ m}^3$ y superficies $S_A = 10^5 \text{ m}^2$ y $S_B = 5 \cdot 10^5 \text{ m}^2$. El lago A recibe un flujo constante de agua de $10^4 \text{ m}^3 \cdot \text{día}^{-1}$. La salida del lago A entra en su totalidad en el lago B. El agua se evapora de la superficie de los dos lagos a una tasa de $2 \text{ l} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ (consideraremos negligible la evaporación en el río). Supondremos también que el sistema se encuentra en estado estacionario. (a) ¿Cuál es el caudal de entrada a B? (b) ¿Cuál es el caudal de salida de B?

Problema 12.21. Consideremos de nuevo los lagos del problema anterior. Con la entrada al lago A, el río aporta un contaminante soluble y no volátil a una tasa de $10 \text{ kg} \cdot \text{día}^{-1}$. No hay otras formas de este contaminante, el cual se mezcla perfectamente y rápidamente con el agua de los dos lagos. Si suponemos que el sistema se encuentra en equilibrio, ¿cuál será la concentración (en $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$) de este contaminante a la salida del lago A? ¿y a la salida del lago B?

Problema 12.22. Un depósito cilíndrico recibe un flujo continuo de agua de $1 \text{ l} \cdot \text{s}^{-1}$. El depósito tiene un agujero en el fondo por el que pierde agua; esta pérdida es proporcional al volumen de agua que hay en el depósito y la constante de proporcionalidad vale $0,01 \text{ s}^{-1}$. El agua que pierde el primer depósito va a parar a un segundo depósito que también tiene un agujero por el que pierde agua en proporción al volumen que contiene; la constante de proporcionalidad de este segundo depósito vale $0,001 \text{ s}^{-1}$. (a) Supongamos que los dos depósitos están vacíos y que abrimos el grifo de entrada; ¿qué volumen de agua habrá en el primer y en el segundo depósitos 2 minutos después de abrir el grifo? (b) ¿Se estabilizará en algún momento el nivel de agua en el primer depósito? en caso afirmativo, ¿en qué volumen? ¿cuánto tiempo tardará, aproximadamente, en alcanzarse el volumen de equilibrio? (c) Y el segundo depósito, ¿qué volumen de agua contendrá en el equilibrio y cuánto tiempo tardará en alcanzarse? (d) Una vez en el equilibrio, ¿cuál será el flujo de salida en el primer y en el segundo depósitos? (e) Supongamos que una vez en el equilibrio se cierra el grifo de entrada al primer depósito. ¿Qué volumen de agua contendrán los dos depósitos 10 minutos después?

Problema 12.23. Un determinado bar literario funciona según las reglas siguientes: (1) existe un stock de libros en depósito, de los cuales una fracción constante (10%) se expone cada día en el bar; (2) de los libros expuestos, un 20% son retirados cada día por los ávidos clientes del local; y (3) globalmente éstos devuelven cada día uno de cada diez libros que se encuentran en sus manos, los cuales van a parar al depósito de libros del establecimiento. El stock inicial de libros era de 5000. (a) Supongamos que los clientes del bar son modélicos y el sistema funciona sin que se pierda (ni añada) ningún libro en el proceso. ¿Cuántos libros se hallarán en el depósito, expuestos y en manos de los clientes al cabo de mucho tiempo de funcionar el sistema? (b) Supongamos ahora que entre los clientes comienza a popularizarse la costumbre de apro-

pararse de algún libro de vez en cuando. ¿Qué pasaría si la mitad de los libros retirados no son devueltos al depósito del bar? (c) ¿Cuántos libros extra se deberían aportar cada día al depósito para que el total de libros en el sistema permaneciera constante (= 5000) bajo las condiciones del apartado (b)?

Problema 12.24. ¿Cuál es el tiempo de residencia del C en cada uno de los dos compartimentos del bosque del problema 12.13?

Problema 12.25. En un bosque se ha medido una caída media de hojarasca de $200 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$. En el mismo bosque se encuentran, por término medio, unos $400 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$ de materia orgánica en los horizontes orgánicos superficiales (L, F y H). Supongamos que las entradas subterráneas de MO son despreciables y que el sistema se encuentra en una situación de equilibrio. (a) ¿Cuál es la tasa de descomposición de la hojarasca? (b) Una fertilización experimental del bosque hace aumentar la caída de hojarasca hasta $300 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$; ¿cuánta materia orgánica esperaríamos encontrar en los horizontes orgánicos superficiales del suelo cuando se llegara a la nueva situación de equilibrio? (c) Un aumento de la temperatura hace que la tasa de descomposición de la hojarasca aumente un 25%; ¿cómo afectará esto a la cantidad de hojarasca acumulada en el suelo? [Nota: suponer que la caída de hojarasca es la del apartado (a).] (d) ¿Cuál es el tiempo de residencia de la hojarasca en los tres casos anteriores?

Problema 12.26. Consideremos el fósforo de un lago dividido en dos compartimentos, uno de materia disuelta (X_1) y otro de materia particulada (X_2). La mineralización de P particulado y la absorción de P mineral siguen leyes de primer orden con respecto al compartimento donante, de parámetros $g_2 = 0,01 \text{ día}^{-1}$ y $g_1 = 0,2 \text{ día}^{-1}$, respectivamente. Este lago está alimentado por un riachuelo que le aporta 10 kg de P disuelto al día. Del lago no sale ningún otro arroyo, por lo que todo el P que entra en él, se queda allí. No obstante, podemos considerar que el lago sufre pérdidas de P, ya que una proporción constante del P particulado acaba en el sedimento, fuera del alcance de los organismos; esto ocurre a una tasa de $0,01 \text{ día}^{-1}$. El lago tiene un volumen de 10^6 m^3 . (a) En el equilibrio, ¿cuál es la concentración (en $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) de P en los dos compartimentos? (b) Consideremos que el lago se encuentra en la situación de equilibrio del apartado anterior. Supongamos que se construye una depuradora que reduce en un 90% el vertido de P en el lago. ¿Cuál será la concentración de P disuelto al cabo de un mes de haber entrado en funcionamiento la depuradora? ¿Y en el equilibrio? (c) Consideremos que el lago se encuentra en la situación de equilibrio del apartado anterior, con depuradora. Un día se produce un accidente de circulación y cae al lago un camión que transportaba el equivalente a 1000 kg de P en forma de fertilizante agrícola. Supongamos que todo el fertilizante se disuelve en el agua instantáneamente. ¿Cuál será la concentración de P disuelto y particulado en el lago en ese momento preciso? ¿Y 10 días después del accidente? ¿Y a largo plazo?

Problema 12.27. Consideremos el balance de agua de un lago que recibe un aporte constante de agua Q . La salida de agua del lago es de tipo umbral; es decir, sólo se produce si el volumen V de agua en el lago supera un umbral V_0 . En este caso la salida es proporcional a la diferencia $V - V_0$. ¿Cuál es el tiempo de residencia del agua en el lago? [Nota: esta situación es análoga a la de un depósito en el que el agujero por el que sale el agua no se halla en el fondo sino a una cierta altura en una de las paredes.]

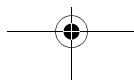
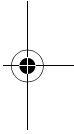
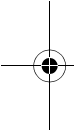
Problema 12.28. El año 1997 entraron en Barcelona 230 hm^3 de agua, correspondientes a los aportes de agua procedentes del exterior de la ciudad (red de suministro), precipitación y extracciones del subsuelo. De éstos se utilizaron 162 (consumo doméstico e industrial, fuentes y jardines, etc.). El resto corresponden a agua que acaba en la red de alcantarillado sin ser utilizada (54 hm^3), pérdidas de la red de suministro (12 hm^3), y a evaporación desde zonas urbanizadas (2 hm^3). La población de Barcelona en 1997 era de 1.514.588 habitantes. Todos los datos proceden de Barracó *et al.* (1999). (a) ¿Cuántos litros de agua utilizó (directa e indirectamente) un habitante de Barcelona por día en 1997? ¿qué porcentaje de éstos corresponden a consumo directo para beber si consideramos que una persona bebe, en promedio, 1 litro de agua al día? (b) Si las precipitaciones totales por año en Barcelona son de 60 hm^3 y las extracciones del subsuelo corresponden a 17 hm^3 anuales, ¿qué proporción del agua que llega a Barcelona corresponde a suministro procedente del exterior de la ciudad? (c) Si suponemos que este suministro proviene en último término de la lluvia, y que la precipitación media en las zonas de recarga es similar a la de Barcelona ($600 \text{ l}\cdot\text{m}^{-2}$), ¿cuánto territorio hace falta para abastecer de agua a Barcelona?

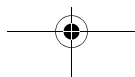
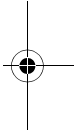
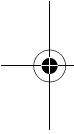
Problema 12.29. En una masía del Penedés (Cataluña) una familia genera $12,5 \text{ kg}$ de desechos orgánicos secos por día. Estos residuos se almacenan desde hace muchos años en una pila de compost de madera con capacidad para 6 m^3 , la cual últimamente siempre está llena. La densidad media de los residuos es de $900 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$. El compost resultante, 7 kg por día en promedio, se retira periódicamente y es utilizado en el abonado de los cultivos que rodean la masía. Años atrás la familia realizó un experimento en el que determinó que, en ausencia de aportes de desechos, la masa de la pila tardaba 10 meses en reducirse a la mitad. (a) Si suponemos que tanto la respiración como la producción de compost son procesos lineales de primer orden, ¿cuál es el coeficiente de proporcionalidad entre la tasa de respiración de la materia orgánica y el contenido de la pila de



compost? (b) ¿Cuánto tiempo tarda, en promedio, a producirse el compost? (c) ¿Cuál debería ser el nuevo tamaño de la pila si la familia aumentara de tamaño y doblara su producción de residuos orgánicos?

Problema 12.30. ☉ En los ecosistemas acuáticos, el N orgánico acaba siendo convertido en nitrato mediante un proceso en varias fases: $N_{org} \rightarrow NH_4^+ \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO_3^-$. Simular con el *applet* 12.1 la transformación de N orgánico en nitrato, en lo que se conoce como un experimento de “descomposición del agua” en una botella llena con agua de mar y mantenida a oscuras durante meses. Considerar que todos los procesos son de primer orden con constantes igual a $0,05 \text{ día}^{-1}$ para la amonificación, $0,05 \text{ día}^{-1}$ para la oxidación de amonio y $0,025 \text{ día}^{-1}$ para la oxidación de nitrito. Suponer que no existen más procesos que los indicados. Se parte de $1000 \mu\text{mol}$ de N_{org} . (a) ¿Qué cantidad (en μmol) de cada especie habrá al cabo de 1 mes, 4 meses y 1 año? (b) ¿Cuál será la tasa de formación de amonio y de formación de nitrato 120 días después de empezar el experimento?







13. FLUJO DE ENERGÍA EN LOS ECOSISTEMAS

Si en el capítulo anterior hemos visto algunos aspectos generales de la organización de los ecosistemas y las herramientas principales que podemos utilizar para estudiarla, en éste nos adentraremos en el estudio de los aspectos energéticos del funcionamiento de los ecosistemas, concretamente los relacionados con la energía endosomática. La energía externa, proveniente fundamentalmente del sol, es el combustible que permite el funcionamiento de los ecosistemas individuales, que “mueve” la Biosfera. Esta energía entra en los ecosistemas a través de los organismos **autótrofos** o **productores primarios**. Principalmente se trata de plantas verdes, algas y bacterias con clorofila, las cuales son capaces de capturar energía solar y usarla para transformar CO₂ atmosférico en compuestos de carbono mediante el proceso de la fotosíntesis. Los compuestos de carbono constituyen tanto los “ladrillos”, con los que estos organismos fabrican sus cuerpos, como el combustible que utilizan para alimentar su metabolismo. A pesar de que la mayor parte de productores primarios son organismos que realizan la fotosíntesis, existen organismos, denominados genéricamente **quimioautótrofos**, que son capaces de fijar carbono utilizando fuentes de energía distintas a la luz solar.

La energía fijada en forma de carbono por los autótrofos pasa a estar disponible para el resto de organismos, los denominados genéricamente **heterótrofos**, los cuales no son capaces de fabricar sus propios compuestos de carbono. Algunos heterótrofos consumen directamente autótrofos vivos: son los herbívoros. Otros, los carnívoros, consumen herbívoros u otros carnívoros. Finalmente, los detritívoros consumen materia orgánica muerta. Herbívoros, carnívoros y detritívoros se conocen genéricamente como **consumidores**. Existe un último grupo de organismos heterótrofos formado por hongos y bacterias que se alimentan también de materia orgánica muerta y que la destruyen hasta convertirla en compuestos minerales que pueden aprovechar de nuevo los organismos autótrofos: son los organismos **descomponedores**.

Podemos agrupar los organismos consumidores en **niveles tróficos**, según el número de eslabones que los separan de los productores primarios, que ocuparían el primero de los niveles. Una parte de la energía disponible en cada organismo es utilizada en el mantenimiento de su actividad, de manera que ésta acaba disipándose en el ambiente en forma de calor y no es disponible para otros organismos. Es por ello que en cada transferencia entre dos organismos (o niveles) hay una pérdida de energía que hace que la **eficiencia** en el aprovechamiento nunca sea del cien por cien. De la energía disponible en el primer nivel sólo una pequeña parte alcanza los niveles tróficos superiores⁹.

En este capítulo estudiaremos cómo se producen las transferencias de energía, fundamentalmente en forma de carbono, entre los distintos compartimentos del ecosistema. Abordaremos, en primer lugar, la producción primaria y algunos de los métodos que se utilizan para medirla, así como un modelo relativamente detallado de la dinámica del fitoplancton que ilustra algunos aspectos generales de interés. A continuación, trataremos el proceso de descomposición de la materia orgánica. Finalmente, consideraremos la **producción secundaria** y, en general, el modo cómo se organizan los niveles tróficos y cómo se producen las transferencias de energía entre ellos; es decir, la dinámica trófica del ecosistema.

9. Cabe señalar que las divisiones vistas en los dos párrafos anteriores son, hasta cierto punto, arbitrarias y que muchos organismos se resisten a ser encasillados. Veamos dos ejemplos: (1) Los animales omnívoros consumen organismos de distintos niveles tróficos. Las personas somos un buen ejemplo de ellos, pero también lo son los osos o las hormigas. De hecho, un análisis detallado de las dietas muestra que muchísimos animales son omnívoros hasta cierto punto. (2) La función de respiración y de reciclado de nutrientes minerales que realizan los descomponedores también la efectúan, en menor grado, todo tipo de consumidores.



Peter Vitousek



Peter Vitousek nació en 1949 en Hawái, y es en estas islas donde ha desarrollado la mayor parte de su labor científica, centrada en tres aspectos: (1) entender y comunicar la importancia del nitrógeno en los ecosistemas terrestres, (2) evaluar el impacto ecológico de la introducción de especies exóticas, y (3) valorar, en el sentido más amplio posible, el impacto del hombre en la Biosfera. Vitousek comenzó estudiando ciencias políticas en el Amherst College (EE.UU.), pero la lectura de un libro de Charles Elton (*The ecology of invasions by plants and animals*, 1958) despertaría su vocación por la ecología y le llevaría a estudiar biología. Desde 1984 Vitousek es profesor de ecología en la universidad de Stanford (California, EE.UU.), aunque la mayor parte del trabajo de campo lo realiza en el Parque Nacional de los Volcanes, en Hawái. Sus contribuciones a la ciencia ecológica han sido muchas. Vitousek fue uno de los primeros investigadores en darse cuenta del enorme impacto que la introducción de especies exóticas y la alteración antrópica del ciclo del nitrógeno pueden tener sobre el funcionamiento de los ecosistemas (tanto a nivel local como a escala global) y, actualmente, es una de las mayores autoridades mundiales en ambos campos. Una de las características de su actividad investigadora consiste en

haber sabido utilizar la información obtenida en estudios muy detallados a nivel local (a menudo en Hawái) para desarrollar ideas y modelos aplicables a la Biosfera en su conjunto. En un famoso artículo publicado en 1986 en la revista *BioScience* junto con Paul y Anne Ehrlich y Pamela Matson, Vitousek introdujo el concepto de apropiación humana de los productos de la fotosíntesis (HANPP en sus siglas inglesas) como medida de la intensidad con que los humanos utilizamos los recursos biológicos de la Tierra. Este concepto y sus derivados, como el de huella ecológica, ocupan actualmente un lugar central en las ciencias ambientales.

13.1. PRODUCCIÓN PRIMARIA

La **producción primaria bruta (PPB)** es la suma de la fotosíntesis producida por todos los organismos de un ecosistema. En el caso de un ecosistema terrestre sería fundamentalmente la suma de la fotosíntesis de todas las hojas de todas las plantas; en el caso de un ecosistema planctónico sería la suma de la fotosíntesis de todas las células del fitoplancton. Normalmente se integra esta producción a escalas temporales de días o años. Una parte importante de la PPB es respirada por los propios vegetales (R_p) para el mantenimiento de su metabolismo (Figura 13.1).

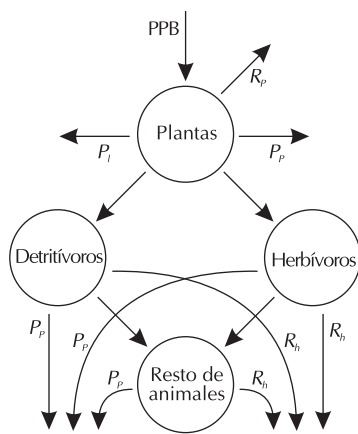


Figura 13.1. Esquema del flujo de energía en los ecosistemas (significado de los símbolos en el texto).

La diferencia entre PPB y R_p se denomina **producción primaria neta** (PPN) y es la ganancia neta de carbono por el conjunto de productores primarios del ecosistema; es decir, la energía disponible para los siguientes niveles tróficos.

$$PPN = PPB - R_p \quad 13.1$$

Una parte de la PPN será consumida por herbívoros, mientras otra parte se convertirá en materia orgánica muerta (caída de hojarasca, exudación de C por las raíces, ...) y será aprovechada por los organismos detritívoros. La **producción neta del ecosistema** (PNE) es la acumulación neta de carbono por el ecosistema en su conjunto (no únicamente por los vegetales). Su magnitud es igual a la PPN menos (1) las pérdidas por respiración del conjunto de organismos heterótrofos del ecosistema (R_b), (2) las pérdidas regulares por volatilización, por lavado hacia las aguas subterráneas (ecosistemas terrestres), o por sedimentación (ecosistemas acuáticos) (P_l) y (3) las pérdidas que ocurren, de forma esporádica y con intensidad muy variable, como consecuencia de las perturbaciones (P_p)

$$PNE = PPN - R_b - P_l - P_p \quad 13.2$$

Medida de la PPN

La ecuación simplificada del proceso de la fotosíntesis es



La reacción es endotérmica (se requiere un aporte de energía, solar en el caso de la fotosíntesis). Esta ecuación sugiere ya distintos métodos para la estimación de la producción primaria de un ecosistema: (1) Midiendo el consumo de CO_2 en la atmósfera que circunda el vegetal. (2) Midiendo el aumento de concentración de O_2 en la atmósfera circundante. (3) Midiendo la materia orgánica (CH_2O) acumulada en el ecosistema en distintos momentos. El agua, también presente en la ecuación anterior, no nos sirve, ya que en los ecosistemas acuáticos es demasiado abundante como para medir cambios en su concentración y, en los terrestres, el flujo de agua está dominado por procesos distintos de la fotosíntesis (transpiración de las plantas). Veamos alguno de los métodos anteriores con un poco más de detalle.

– **Método 1.** Se mide la diferencia de **concentración de CO_2** entre el aire que entra y el que sale de una cámara en la que se encuentra una planta o parte de ella. En ecosistemas terrestres enteros se utiliza una técnica parecida (*eddy covariance*), con la que a partir de la medición de las variaciones en la concentración de CO_2 y del componente vertical de la velocidad del viento, se estima el flujo neto de CO_2 entre el ecosistema y la atmósfera que lo rodea. Cabe señalar que este método no mide exactamente ni la PPN ni la PNE, puesto que sí incluye R_b , pero no P_l ni, normalmente, P_p .

Problema 13.1. Se ha introducido una planta entera en una cubeta transparente e impermeable a los gases para medir su fotosíntesis. Con un IRGA (*Infra-red gas analyzer*) se ha podido determinar que el aire que entra en la cámara contiene 370 ppmv de CO_2 y el de salida 330 ppmv. El flujo de aire es de $5 \text{ l} \cdot \text{min}^{-1}$. ¿Cuál es la fotosíntesis neta de la planta en $\text{mg C} \cdot \text{hora}^{-1}$? Supondremos que las medidas se realizan a 25°C y a $0,1 \text{ MPa}$ de presión; en estas condiciones 1 mol de un gas ocupa un volumen de $24,0 \text{ l}$.

Solución. El carbono fijado por la planta será la diferencia entre las concentraciones de entrada y salida, es decir 40 ppmv . La producción será este valor multiplicado por el flujo de aire

$$PPN = 40 \frac{\mu\text{l } CO_2}{1 \text{ l aire}} \cdot \frac{5 \text{ l aire}}{1 \text{ min}} \cdot \frac{60 \text{ min}}{1 \text{ hora}} \cdot \frac{1 \mu\text{mol } CO_2}{24,0 \mu\text{l } CO_2} \cdot \frac{12 \mu\text{g C}}{1 \mu\text{mol } CO_2} \cdot \frac{1 \text{ mg C}}{1000 \mu\text{g C}} = 6,0 \frac{\text{mgC}}{\text{hora}}$$

– **Método 2.** El **método del O_2** es de poca utilidad en ecosistemas terrestres debido a la elevada concentración de esta molécula en la atmósfera, pero es en cambio ideal en ecosistemas acuáticos, por la baja solubilidad del O_2 en el agua. Existe un método simple que permite medir la PPB, la PPN y la R del plancton mediante la determinación de la concentración de O_2 en distintas condiciones. El método consiste en lo siguiente. Se toma una muestra de agua y se mide su concentración de oxígeno inicial $[O_2]_i$. Con esta misma agua se llenan dos frascos, uno de pared transparente y otro de pared opaca, y se incuban durante un cierto tiempo. Al final de la incubación se determinan sus respectivas concentraciones de O_2 , que denominaremos $[O_2]_l$ y $[O_2]_o$ para los frascos iluminado y oscuro, respectivamente.

Analicemos lo que ha ocurrido en cada una de los frascos durante la incubación. En el frasco iluminado los organismos del plancton han podido realizar sus funciones habituales, es decir la fotosíntesis y la respiración, por lo que al final del período de incubación, la concentración inicial de O_2 habrá aumentado en una medida igual a la PPN: $[O_2]_f = [O_2]_i + PPN$. En el frasco mantenido a oscuras se ha impedido la fotosíntesis, de modo que los organismos del frasco sólo habrán respirado. Al final del período de incubación, la concentración inicial de O_2 habrá disminuido en una medida igual a R : $[O_2]_o = [O_2]_i - R$. Por lo tanto

$$PPN = [O_2]_f - [O_2]_i \quad 13.4$$

$$R = [O_2]_i - [O_2]_o \quad 13.5$$

El método nos permite además estimar la PPB

$$PPB = PPN + R = ([O_2]_f - [O_2]_i) + ([O_2]_i - [O_2]_o) = [O_2]_f - [O_2]_o \quad 13.6$$

Debemos señalar que la respiración así estimada no es únicamente la del fitoplancton, sino que también incluye la de bacterias y animales presentes en el agua. Por tanto, la estimación de la producción neta se acerca más a PNE que a PPN.

Problema 13.2. En un lago eutrófico (rico en nutrientes) se ha medido la producción primaria con el método de las incubaciones *in situ* y la determinación del oxígeno disuelto. Las incubaciones han durado 4 horas y los resultados de las determinaciones de O_2 han sido los siguientes: $[O_2]_i = 9 \text{ mg } O_2 \cdot l^{-1}$, $[O_2]_f = 10 \text{ mg } O_2 \cdot l^{-1}$ y $[O_2]_o = 8 \text{ mg } O_2 \cdot l^{-1}$. (a) Si la zona fótica del lago tiene 5 m de profundidad, ¿cuál es la PPN y la PPB del lago en $g \text{ C} \cdot m^{-2} \cdot hora^{-1}$? (b) ¿Y en $g \text{ C} \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$? Supondremos que el día tiene 12 horas de luz y que la medición realizada es representativa de las horas diurnas.

Solución

(a) Las ecuaciones anteriores (13.4-13.6) nos permiten calcular PPN, R y PPB:

$$PPN = [O_2]_f - [O_2]_i = 10 - 9 = 1 \text{ mg } O_2 \cdot l^{-1}$$

$$R = [O_2]_i - [O_2]_o = 9 - 8 = 1 \text{ mg } O_2 \cdot l^{-1}$$

$$PPB = PPN + R = 1 + 1 = 2 \text{ mg } O_2 \cdot l^{-1}$$

Recordemos que el periodo de incubación ha sido de 4 horas. Para transformar los resultados anteriores a las unidades solicitadas debemos tener en cuenta la ecuación de la fotosíntesis y la profundidad de la zona iluminada del lago

$$PPN = \frac{1 \text{ mg } O_2}{1 \cdot 4 \text{ horas}} \cdot \frac{1 \text{ mol } O_2}{32.000 \text{ mg } O_2} \cdot \frac{1 \text{ mol C}}{1 \text{ mol } O_2} \cdot \frac{12 \text{ g C}}{1 \text{ mol C}} \cdot \frac{1000 \text{ l}}{1 \text{ m}^3} \cdot 5 \text{ m} = 0,47 \frac{\text{g C}}{\text{m}^2 \cdot \text{hora}}$$

La respiración tendrá un valor igual al de la PPN. La PPB es dos veces la PPN, es decir $0,94 \text{ g C} \cdot m^{-2} \cdot hora^{-1}$.

(b) El cálculo de la producción referida a día y no a hora es más difícil, puesto que hay que tener en cuenta que la fotosíntesis tiene lugar únicamente con luz, mientras que la respiración tiene lugar tanto con luz como en la oscuridad. Puesto que el lago está iluminado durante 12 horas, la PPB de un día será 12 veces la de una hora: $PPB = 11,3 \text{ g C} \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$. En cambio, la respiración (suponemos que tiene lugar a la misma tasa de día que de noche) será 24 veces la de una hora: $R = 11,3 \text{ g C} \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$. La PPN es la diferencia entre PPB y R, es decir $0 \text{ g C} \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$ en nuestro caso. Este resultado no debe sorprendernos; la PPN podría incluso tomar valores negativos, en cuyo caso el ecosistema estaría perdiendo C en lugar de ganarlo. Por el contrario, PPB y R siempre toman valores mayores o iguales a cero, nunca negativos.

– **Método 3.** El método de las cosechas sucesivas consiste en medir la cantidad de biomasa en el ecosistema en dos momentos sucesivos. Se hace la suposición de que la PPN es cercana al incremento neto de biomasa (ΔB) por unidad de tiempo

$$PPN \approx \frac{\Delta B}{\Delta t} = \frac{B_{\text{final}} - B_{\text{inicial}}}{t_{\text{final}} - t_{\text{inicial}}} \quad 13.7$$

Este método es muy utilizado en el estudio de la vegetación terrestre. En ecosistemas de poco porte (herbáceos básicamente) es posible cortar y pesar toda la biomasa de una cierta superficie en dos momentos distintos. En ecosistemas de mayor porte esto no es posible y se recurre a métodos indirectos

como el análisis dimensional (véase apartado 12.1). Se sabe actualmente que este método subestima la PPN en una fracción importante, que puede ser del orden del 50% en algunos casos. Una estimación más exacta de la PPN debería incluir también las pérdidas de biomasa por muerte de partes de las plantas (L , de *litter*, hojarasca) y el consumo por herbívoros (G , de *grazing*, ramoneo)

$$PPN = \Delta B + L + G \quad 13.8$$

Además, dada la dificultad de estimar de manera fiable la biomasa de las raíces, a menudo se ignora la **biomasa subterránea**, por lo que muchos estudios ofrecen una visión ciertamente muy parcial de la producción de los ecosistemas terrestres. El componente subterráneo puede representar del orden del 50% (o más en ecosistemas áridos) de la biomasa total de un ecosistema.

Problema 13.3. Consideremos la parcela de bosque del problema 12.2. En los últimos 5 años (entre 1995 y 2000) el crecimiento radial del tronco ha sido de 1,0 cm. Supongamos, para simplificar, que el grosor de la corteza no ha variado en este periodo (4,4 mm). Calcular la producción anual de madera, de corteza, de ramas y de hojas en este bosque.

Solución. Lo que haremos será calcular la producción como la diferencia entre la biomasa en el año 2000 y el año 1995. La biomasa del año 2000 ya la conocemos por el problema 12.2. Dividiremos el cálculo en dos partes, la primera para los troncos y la segunda para ramas y hojas:

Troncos. Por el enunciado sabemos que en el año 1995:

$$\begin{aligned} DN &= 12,5 - (2 \cdot 1,0) = 10,5 \text{ cm} \\ DN^* &= 10,5 - (2 \cdot 0,44) = 9,6 \text{ cm} \end{aligned}$$

De forma análoga al problema 12.2, con estos nuevos diámetros DN y DN* obtenemos una biomasa de madera de 26,5 t·ha⁻¹ y una biomasa de corteza de 4,9 t·ha⁻¹.

Ramas y hojas. La biomasa de éstas se calcula directamente a partir de ecuaciones alométricas (Tabla 12.1), utilizando el diámetro de 1995 (10,5 cm):

$$\begin{aligned} \text{Biomasa de hojas (en kg)} &= 0,032 \cdot 10,5^{1,67} = 1,6 \text{ kg de hojas} \\ \text{Biomasa de ramas (en kg)} &= 0,081 \cdot 10,5^{1,99} = 8,7 \text{ kg de ramas (con hojas)} \\ \text{Estos valores equivalen a } &2,4 \text{ t·ha}^{-1} \text{ de hojas y a } 13,1 \text{ t·ha}^{-1} \text{ de ramas (con hojas).} \end{aligned}$$

Ahora pongamos las biomásas del año 2000 y las de 1995 en una tabla. Su diferencia será el incremento de biomasa (ΔB) en 5 años.

	B_{2000} (t·ha ⁻¹)	B_{1995} (t·ha ⁻¹)	ΔB (t·ha ⁻¹ ·5 años ⁻¹)	ΔB (t·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)
Madera	42,0	26,5	15,5	3,10
Corteza	6,5	4,9	1,6	0,32
Ramas (con hojas)	18,5	13,1	5,4	1,08
Hojas	3,3	2,4	0,9	0,18
Total	67,0	44,5	22,5	4,50

El valor de ΔB por unidad de tiempo proporciona una primera estima de la PPN (aérea). Sin embargo, para obtener un valor más exacto habría que añadir la muerte de partes del árbol y el consumo por herbívoros. Del primer factor la parte más importante corresponde a la caída de hojarasca que en esta especie, por ser caducifolia, podemos suponer que es igual a la biomasa de hojas (aunque, de hecho, no es así, ya que una parte del C, almidón sobre todo, se reabsorbe antes de la abscisión foliar). En nuestro caso podemos calcularla fácilmente con la ecuación alométrica que se nos ha proporcionado. Para ello podemos utilizar un valor de DN promedio entre el del año 2000 y el de 1995 (= 11,5 cm):

$$\text{Biomasa de hojas promedio producida por año (en kg)} = 0,032 \cdot 11,5^{1,67} = 1,9 \text{ kg}$$

Esta cantidad de hojas representa 2,8 t·ha⁻¹, lo cual deberíamos añadir a los 4,5 t·ha⁻¹·año⁻¹ calculados anteriormente, con lo que obtenemos 7,3 t·ha⁻¹·año⁻¹. Ésta sería nuestra mejor estima de la PPN (aérea), puesto que nada sabemos del consumo por herbívoros.

Eficiencia de los productores primarios

Los ecosistemas son relativamente poco eficientes en la captura de la energía solar: la energía fijada en la PPN representa siempre una fracción muy pequeña de la radiación solar incidente, típicamente del orden de entre el 0,01 y el 0,2%. Existen dos razones básicas que explican esta eficiencia tan baja: (1) el sistema de captación de energía de que disponen las plantas es poco eficiente *per se*; y (2) la producción primaria a menudo se encuentra limitada por otros factores: estrés hídrico, bajas temperaturas o falta de nutrientes en ecosistemas terrestres, y por falta de nutrientes o un exceso de herbívoros en ecosistemas acuáticos. Veamos con un poco más de detalle lo que le ocurre a la energía que llega del sol, partiendo de un valor para la constante solar¹⁰ (la radiación que llega a la alta atmósfera) de aproximadamente $340 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ (Figura 13.2).

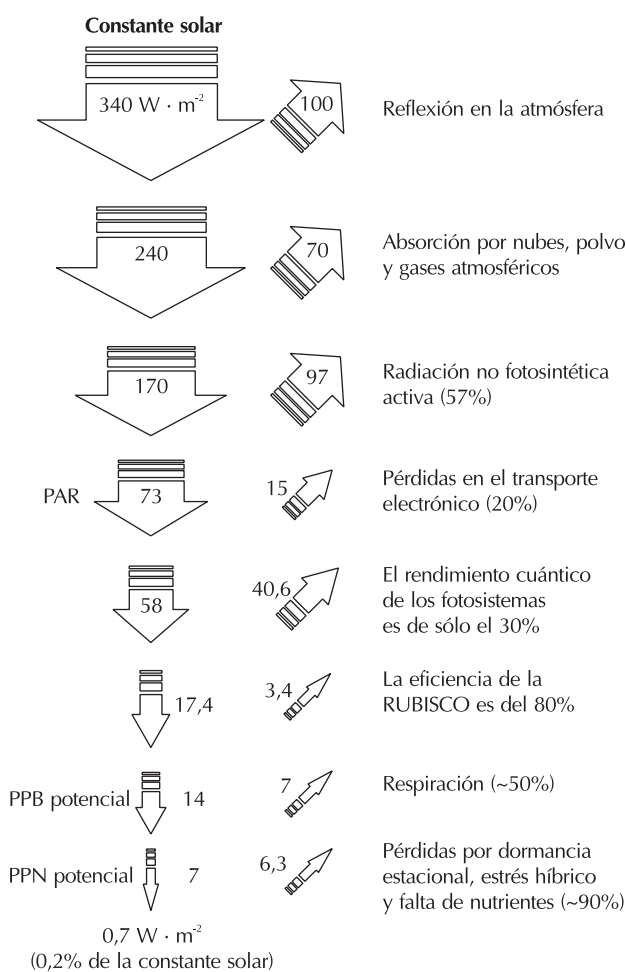


Figura 13.2. Esquema de la transferencia de energía solar desde que llega a la alta atmósfera hasta su incorporación en los organismos como producción primaria neta (dibujado a partir de datos de Volk 2000).

10. La constante solar presenta en realidad una cierta variabilidad a cualquier escala temporal considerada.

Con estos valores vemos que la máxima eficiencia fotosintética neta posible es del orden del 2% (PPN potencial/Constante solar), pero estas eficiencias únicamente se consiguen en condiciones de laboratorio. En condiciones reales las eficiencias tienden a ser, como máximo, un orden de magnitud menores (PPN/Constante solar = 0,2%). El ejemplo de la figura 13.2 hace referencia a la vegetación terrestre; en sistemas acuáticos la eficiencia energética es todavía menor.

Problema 13.4. Calcular la eficiencia fotosintética de la Tierra a partir de los siguientes datos (tomado, en parte, de Cohen 1994): (1) Constante solar: $1367 \text{ J}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (energía que llegaría a un disco de diámetro igual al de la Tierra; su valor es cuatro veces el valor usado en la figura 13.2 porque la Tierra es una esfera). (2) Radio de la Tierra: 6378 km. (3) Superficie de los océanos: 71% de la de toda la Tierra. (4) PPN continentes: $330 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$. (5) PPN océanos: $69 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$.

Solución. La eficiencia fotosintética de la Tierra se puede definir como el cociente entre la energía fijada por las plantas en el proceso de la fotosíntesis (PPN) y la energía que llega a la Tierra procedente del sol (S). Calculemos en primer lugar la PPN considerando que la superficie de la Tierra vale $4 \cdot \pi \cdot \text{radio}^2 = 4 \cdot \pi \cdot 6.378.000^2 = 5,11 \cdot 10^{14} \text{ m}^2$

$$\text{PPN continentes} = \frac{330 \text{ g C}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}} \cdot \frac{29}{100} \cdot 5,11 \cdot 10^{14} \text{ m}^2 = 4,89 \cdot 10^{16} \frac{\text{g C}}{\text{año}}$$

$$\text{PPN océanos} = \frac{69 \text{ g C}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}} \cdot \frac{71}{100} \cdot 5,11 \cdot 10^{14} \text{ m}^2 = 2,50 \cdot 10^{16} \frac{\text{g C}}{\text{año}}$$

Por lo que la PPN del planeta entero es de $7,39 \cdot 10^{16} \text{ g C}\cdot\text{año}^{-1}$. Esta cantidad expresada en unidades de energía equivale a

$$\text{PPN} = \frac{7,39 \cdot 10^{16} \text{ g C}}{\text{año}} \cdot \frac{2,4 \text{ g MO}}{1 \text{ g C}} \cdot \frac{18.000 \text{ J}}{1 \text{ g MO}} = 3,19 \cdot 10^{21} \frac{\text{J}}{\text{año}}$$

Por otra parte, la energía que llega a la Tierra es la constante solar, proporcionada en el enunciado, multiplicada por la superficie de un disco de radio igual al radio de la Tierra

$$S = \frac{1367 \text{ J}}{\text{s} \cdot \text{m}^2} \cdot \pi \cdot 6.378.000^2 \text{ m}^2 \cdot \frac{31.536.000 \text{ s}}{1 \text{ año}} = 5,51 \cdot 10^{24} \frac{\text{J}}{\text{año}}$$

La eficiencia será el cociente entre estas dos cantidades: $\text{PPN}/S = 0,00058$ o, lo que es lo mismo, un 0,058%.

La producción primaria a lo largo de la sucesión

En ecosistemas terrestres, la PPB de la vegetación aumenta rápidamente durante las primeras etapas de la sucesión, para luego alcanzar un valor más o menos constante. Es lógico que sea así puesto que la energía entra en el ecosistema por la superficie de las hojas y, una vez se ha alcanzado un cierto valor de índice foliar, las plantas ya no siguen acumulando hojas, puesto que no serían funcionales (no podrían absorber más radiación). La PPB máxima alcanzable en una determinada localidad depende normalmente de otros factores ambientales, como la disponibilidad de agua y de nutrientes. Por otra parte, la respiración también aumenta a lo largo de la sucesión, pero más lentamente y durante más tiempo. En general, la diferencia $\text{PPB} - R$, PPN, aumenta a buen ritmo en las etapas iniciales de la sucesión (PPB alta, R aún baja) para luego ir disminuyendo paulatinamente hasta hacerse cero cuando $\text{PPB} = R$. A partir de este momento el ecosistema ya no acumula más biomasa. Aunque la explicación clásica de la reducción de PPN es el incremento de R con la biomasa del ecosistema, estudios recientes indican que esto a menudo no es así (en bosques, por ejemplo, la mayor acumulación de biomasa se produce en un tejido, la madera, con una tasa de respiración muy baja). La realidad es también más compleja en el sentido que se producen fluctuaciones temporales de PPB, R y PPN (causadas, por ejemplo, por incendios) que son difíciles de capturar en un modelo sencillo. El problema siguiente presenta un modelo idealizado de la dinámica de PPB, R y PPN a lo largo de la sucesión (basado en las ideas de Odum 1969); en problemas posteriores (p. ej., 13.12) veremos situaciones más realistas.

Problema 13.5. Supongamos que un ecosistema terrestre tiene una PPB constante a lo largo del tiempo de $0,5 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$, y que la respiración anual es el 40% de su biomasa. Actualmente la biomasa del ecosistema es de $1 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$. ¿Cuál será la PPN y la biomasa al cabo de 1 año? ¿y de 10 años? ¿y en el equilibrio?

Solución. Se puede modelar este proceso de la misma forma que se ha hecho en el capítulo anterior con un depósito con entrada constante de agua (PPB en nuestro caso) y salida (R en nuestro caso) proporcional al volumen del momento (apartado 12.3). Si utilizamos la ecuación 12.6, tenemos

$$B_t = \frac{\text{PPB} \cdot (e^{k \cdot t} - 1) + k \cdot B_0}{k \cdot e^{k \cdot t}}$$

donde k es la tasa de respiración del ecosistema, $k = 0,4 \text{ año}^{-1}$. Basta introducir los valores correspondientes de t en la ecuación anterior para obtener las biomásas solicitadas

$$\text{Al cabo de un año: } B_1 = \frac{0,5 \cdot (e^{0,4 \cdot 1} - 1) + 0,4 \cdot 1}{0,4 \cdot e^{0,4 \cdot 1}} = 1,08 \frac{\text{kg}}{\text{m}^2}$$

$$\text{Al cabo de 10 años: } B_{10} = \frac{0,5 \cdot (e^{0,4 \cdot 10} - 1) + 0,4 \cdot 1}{0,4 \cdot e^{0,4 \cdot 10}} = 1,25 \frac{\text{kg}}{\text{m}^2}$$

La PPN al cabo de 1 y 10 años se puede obtener fácilmente una vez conocidas las biomásas:

$$\text{Un año: PPN} = \text{PPB} - R = \text{PPB} - (k \cdot B_1) = 0,5 - (0,4 \cdot 1,08) = 0,07 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$$

$$\text{Diez años: PPN} = \text{PPB} - R = \text{PPB} - (k \cdot B_{10}) = 0,5 - (0,4 \cdot 1,25) = 0 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$$

Observemos que según este modelo la PPN disminuye con el paso del tiempo, y que para $t = 10$ años ya se ha llegado al equilibrio, puesto que la PPN es nula.

13.2. MODELO INTEGRADO DE DINÁMICA DEL FITOPLANCTON DE MARGALEF

La producción primaria de los ecosistemas responde a mecanismos ciertamente más complejos que los que hemos visto en el apartado anterior. En este libro, como un pequeño homenaje a la memoria del ecólogo Ramon Margalef, introduciremos un modelo de dinámica del fitoplancton que él propuso (Margalef 1983) y que introduce mayor complejidad (y realismo) a la visión que hemos dado hasta ahora. Este modelo incluye tres factores decisivos en la dinámica del fitoplancton y, por ende, en la producción primaria de los sistemas acuáticos: (1) **Sedimentación**. Las células del fitoplancton son partículas y como tales se ven afectadas por la ley de la gravedad y sedimentan inexorablemente. (2) **Turbulencia**. La turbulencia mezcla los distintos estratos (de un lago, por ejemplo), con lo que se homogeniza la columna de agua. Así mismo, la turbulencia transporta velozmente agua, solutos y células de un estrato a otro, de modo que lo que antes estaba iluminado ahora puede estar a oscuras y viceversa. (3) **Reproducción**. Las células del plancton se reproducen a una cierta tasa que depende, principalmente, de la disponibilidad de nutrientes y de la radiación.

El modelo no es complejo, aunque para situaciones realistas requiere realizar una gran cantidad de cálculos, y es por ello que se ha programado en el *applet* 13.1. El proceso que se sigue es el siguiente:

- (1) Dividimos el lago en n estratos verticales.
- (2) Creamos un vector **Chl** que contenga la biomasa de fitoplancton (expresada, en nuestro caso, como concentración de clorofila, [Chl]) en cada estrato.
- (3) Construimos una matriz de sedimentación **S** (cuadrada de orden n). Se trata de una matriz de probabilidad (en el sentido del capítulo 10) que contiene las probabilidades de que una partícula que está en el estrato i se encuentre, en el siguiente paso de tiempo, en el mismo estrato i o haya alcanzado el estrato $i + 1$. La matriz **S** se parametriza en nuestro modelo a partir de una velocidad de sedimentación s de las células del fitoplancton.

(4) Construimos una matriz de turbulencia T , también de dimensión $n \times n$. La matriz T es igualmente una matriz de probabilidad, que indica como se dispersa en un paso de tiempo el contenido del estrato i -ésimo.

(5) Construimos la matriz de producción P . Se trata de una matriz diagonal de orden n . En cada posición de la matriz se indica la producción del plancton de aquel estrato, la cual está modulada por la radiación que llega y por la concentración de nutrientes, especialmente de fósforo (P). La producción de fitoplancton, p , se calcula como

$$p = p_{\text{máx}} \cdot \frac{S}{S + Km_S} \cdot \frac{[P]}{[P] + Km_P} \quad 13.9$$

donde $p_{\text{máx}}$ es la producción máxima del fitoplancton (unidades: $\text{g C} \cdot \text{g Chl}^{-1} \cdot \text{hora}^{-1}$), S la radiación que llega al estrato considerado, Km_S el parámetro que modula el efecto de la radiación sobre la producción, $[P]$ la concentración de P en el agua, y Km_P el parámetro que regula el efecto de la $[P]$ sobre la producción.

(6) Introducimos la pérdida de plancton entre dos pasos de tiempo como una proporción constante ($= 1 - c$). Esta pérdida es debida en su mayor parte al consumo por depredación.

(7) Definimos una relación entre la cantidad de Chl y la de fitoplancton (normalmente $0,04 \text{ g de Chl por gramo de carbono}$).

(8) La radiación que llega a una cierta profundidad (z) se calcula mediante una ley exponencial de extinción de la radiación, del tipo: $S_z = S_0 \cdot e^{-\mu_S \cdot z}$. En el modelo, el coeficiente de extinción de la luz se calcula para cada estrato como: $\mu_S = 0,03 + 0,015 \cdot [\text{Chl}]$, donde la $[\text{Chl}]$ se expresa en $\text{mg Chl} \cdot \text{m}^{-3}$ y μ en m^{-1} .

(9) El orden en el que se efectúan los cálculos en el *applet* es el siguiente: (i) pérdida de clorofila por consumo; (ii) reproducción del plancton; (iii) sedimentación; y (iv) turbulencia. Este orden afecta el resultado final, pero si el paso de tiempo es suficientemente pequeño las diferencias no son importantes. Veamos como se realizan los cálculos anteriores en un caso trivial (para situaciones más realistas es necesario recurrir al *applet* 13.1).

Problema 13.6. Tenemos un lago de 3 m de profundidad que dividimos en tres estratos de 1 m cada uno. La concentración inicial de clorofila y las matrices de sedimentación y de turbulencia del modelo de Margalef son las siguientes:

$$S = \begin{bmatrix} 0,9 & 0 & 0 \\ 0,1 & 0,9 & 0 \\ 0 & 0,1 & 1 \end{bmatrix}; \quad T = \begin{bmatrix} 0,7 & 0,15 & 0,05 \\ 0,2 & 0,80 & 0,05 \\ 0,1 & 0,05 & 0,90 \end{bmatrix}; \quad \text{Chl}_{t=0} = \begin{bmatrix} 10 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

Otros parámetros del modelo son: $c = 0,99$; $p_{\text{máx}} = 5 \text{ g C} \cdot \text{g Chl}^{-1} \cdot \text{hora}^{-1}$; $Km_P = 0,4 \text{ mg PO}_4^{3-} \cdot \text{l}^{-1}$; $Km_S = 100 \text{ } \mu\text{mol fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; $S_0 = 1000 \text{ } \mu\text{mol fotones} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; $[P] = 0,1 \text{ mg PO}_4^{3-} \cdot \text{l}^{-1}$, uniforme en todo el lago. ¿Cuál será la distribución de clorofila en el lago al cabo de una hora? [Nota: supondremos que el paso de tiempo correspondiente a las matrices S , T y P es de una hora.]

Solución. Aplicaremos secuencialmente los 4 pasos del apartado (9) anterior:

(i) Pérdida de clorofila

$$\text{Chl}_{t=0'} = c \cdot \text{Chl}_{t=0} = 0,99 \cdot \begin{bmatrix} 10 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 9,9 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

(ii) Reproducción. Veamos el primer estrato. Su producción, p_0 , vale

$$p_0 = 5 \cdot \frac{1000}{1000 + 100} \cdot \frac{0,1}{0,1 + 0,4} = 5 \cdot 0,909 \cdot 0,2 = 0,909 \frac{\text{g C}}{\text{g Chl} \cdot \text{hora}}$$

Para calcular p_1 previamente debemos conocer la radiación que llega a esta profundidad (S_1), y para ello hay que calcular el coeficiente de absorción de la radiación en el estrato superior:

$$\begin{aligned}\mu_{S_0} &= 0,03 + 0,015 \cdot [\text{Chl}]_0 = 0,03 + 0,015 \cdot 9,9 = 0,1785 \text{ m}^{-1} \\ S_1 &= S_0 \cdot e^{-\mu_{S_0} \cdot z_1} = 1000 \cdot e^{-0,1785 \cdot 1} = 837 \frac{\mu\text{mol}}{\text{m}^2 \cdot \text{s}} \\ p_1 &= 5 \cdot \frac{837}{837 + 100} \cdot \frac{0,1}{0,1 + 0,4} = 5 \cdot 0,893 \cdot 0,2 = 0,893 \frac{\text{g C}}{\text{g Chl} \cdot \text{hora}}\end{aligned}$$

Finalmente, para el tercer y último estrato:

$$\begin{aligned}\mu_{S_1} &= 0,03 + 0,015 \cdot [\text{Chl}]_1 = 0,03 + 0,015 \cdot 0 = 0,03 \text{ m}^{-1} \\ S_2 &= S_1 \cdot e^{-\mu_{S_1} \cdot (z_2 - z_1)} = 837 \cdot e^{-0,03 \cdot 1} = 812 \frac{\mu\text{mol}}{\text{m}^2 \cdot \text{s}} \\ p_2 &= 5 \cdot \frac{812}{812 + 100} \cdot \frac{0,1}{0,1 + 0,4} = 5 \cdot 0,890 \cdot 0,2 = 0,890 \frac{\text{g C}}{\text{g Chl} \cdot \text{hora}}\end{aligned}$$

Por tanto, la matriz de producción \mathbf{P} vale

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 0,909 & 0 & 0 \\ 0 & 0,893 & 0 \\ 0 & 0 & 0,890 \end{bmatrix}$$

Si multiplicamos la matriz de producción por la concentración de clorofila en cada estrato tendremos la producción en este momento

$$\mathbf{Prod} = \mathbf{P} \cdot \mathbf{Chl}_{t=0} = \begin{bmatrix} 0,909 & 0 & 0 \\ 0 & 0,893 & 0 \\ 0 & 0 & 0,890 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 9,9 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 9,0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

Las unidades de producción son $\text{g C} \cdot \text{hora}^{-1}$. Para transformarlas nuevamente a clorofila empleamos el factor $0,04 \text{ g Chl} \cdot \text{g C}^{-1}$. Hecho esto sumamos la clorofila producida a la clorofila que ya teníamos

$$\mathbf{Chl}_{t=0''} = 0,04 \cdot \mathbf{Prod} + \mathbf{Chl}_{t=0} = 0,04 \cdot \begin{bmatrix} 9,0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 9,9 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 10,3 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

(iii) A continuación introducimos el efecto de la sedimentación

$$\mathbf{Chl}_{t=0'''} = \mathbf{S} \cdot \mathbf{Chl}_{t=0''} = \begin{bmatrix} 0,9 & 0 & 0 \\ 0,1 & 0,9 & 0 \\ 0 & 0,1 & 1 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 10,3 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 9,3 \\ 1,0 \\ 0 \end{bmatrix}$$

(iv) Y, finalmente, el de la turbulencia. Con ello completamos el ciclo y obtenemos la concentración de clorofila en el perfil vertical del lago al cabo de un paso de tiempo, una hora en este caso

$$\mathbf{Chl}_{t=1} = \mathbf{T} \cdot \mathbf{Chl}_{t=0'''} = \begin{bmatrix} 0,7 & 0,15 & 0,05 \\ 0,2 & 0,80 & 0,05 \\ 0,1 & 0,05 & 0,90 \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} 9,3 \\ 1,0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 6,66 \\ 2,66 \\ 0,98 \end{bmatrix}$$

Si se deseara conocer la concentración de clorofila una hora después deberíamos repetir nuevamente los pasos i-iv con el nuevo vector de concentración de clorofila $\mathbf{Chl}_{t=1}$. Este ejemplo ilustra la dificultad del cálculo manual de este modelo. Para cualquier aplicación mínimamente realista es necesario recurrir a *software* de manejo de matrices o a un programa especializado, como el *applet* 13.1.

13.3. DESCOMPOSICIÓN DE LA MATERIA ORGÁNICA

La mayor parte de la PPN se convierte en materia orgánica muerta y es consumida por organismos detritívoros o descomponedores. Es la denominada **vía de los detritívoros**, por comparación con la vía de los herbívoros que trataremos en el siguiente apartado. En los ecosistemas terrestres se calcula que alrededor del 10% de la energía de la PPN es aprovechada por los herbívoros, quedando el 90% restante para los detritívoros y descomponedores. En los ecosistemas acuáticos la diferencia no es tan grande, pero la vía de los detritívoros sigue siendo la más importante.

La descomposición es el proceso de conversión de la materia orgánica muerta en CO_2 y otros nutrientes inorgánicos, y acostumbra a proceder a través de distintos mecanismos: algunos compuestos solubles son eliminados por lavado; los animales trocean la materia orgánica (hojas en el suelo, por ejemplo), con lo que facilitan la colonización de la superficie vegetal por bacterias y hongos, las cuales acaban por descomponer químicamente la materia orgánica. A pesar de la complejidad del proceso de la descomposición, su dinámica se puede aproximar por un modelo relativamente simple, suponiendo que la descomposición aumenta linealmente con la cantidad de materia orgánica disponible. Siempre que la tasa de variación de una variable es una proporción constante de dicha variable aparece una ley exponencial, y este caso no es una excepción (dejamos al lector la tarea de comprobarlo). Efectivamente, según este modelo, si partimos de una cierta cantidad de biomasa inicial H_0 (p. ej., hojarasca), al cabo de un tiempo t tendremos una cantidad de materia orgánica (H_t) igual a

$$H_t = H_0 \cdot e^{-k \cdot t} \quad 13.10$$

donde k es la **tasa de descomposición**. Este modelo es un caso particular del modelo de compartimentos y flujos desarrollado en el capítulo anterior (apartado 12.3) y, trasladado al campo de la ecología forestal, corresponde al **modelo de Olson** de descomposición de la hojarasca.

La velocidad de descomposición de la materia orgánica depende básicamente de los siguientes factores: (1) **Composición** de la misma. Dentro de una planta, por ejemplo, hay moléculas más lábiles (azúcares, proteínas) y moléculas más resistentes (celulosa, lignina). Hay diferencias en la velocidad de descomposición entre especies, entre partes de una planta y entre moléculas dentro de un mismo tejido. (2) **Condiciones climáticas**. La más importante es la temperatura, la cual acelera la descomposición de forma exponencial (véase capítulo 2) con una Q_{10} cercana a 2, aunque variable. Como consecuencia, en regiones frías (bosques boreales, por ejemplo) la MO se acumula en el suelo en mayor cantidad que en regiones más cálidas. La existencia de un cierto grado de humedad también es importante: en ecosistemas áridos, la descomposición de la hojarasca se frena en verano por falta de agua. En estos ecosistemas las tasas de descomposición máximas se dan en pulsos que siguen a las esporádicas lluvias veraniegas, puesto que en esos momentos tanto la temperatura como la humedad son adecuadas. (3) **Disponibilidad de O_2** . Puesto que la respiración es un proceso aerobio (existe la respiración basada en NO_3^- , pero es mucho menos importante), en ambientes anaerobios o con poco O_2 la materia orgánica se descompone muy lentamente y se acumula. Es el caso de marismas y pantanos. (4) **De la composición y tamaño de las poblaciones** de organismos descomponedores.

Problema 13.7. El método de la bolsa de hojarasca para la determinación de la tasa de descomposición consiste en preparar un cierto número de bolsas de malla de una luz tal que impida que escapen las hojas y a la vez permita el acceso de la fauna edáfica que las trocea y se alimenta de ellas. Se introduce una cantidad conocida de hojarasca en cada una de las bolsas y éstas se colocan en el suelo del bosque (o en el hábitat que se desee estudiar). Las bolsas se van recogiendo a determinados intervalos de tiempo y se pesa su contenido. Lógicamente, la masa será cada vez menor, puesto que la materia orgánica se irá descomponiendo. Este método se aplicó a hojarasca de encina en el Montseny y se observó que al cabo de 14 meses quedaba el 80% de la masa inicial en las bolsas. (a) ¿Cuál es la tasa de descomposición de la hojarasca de encina en esta localidad? (b) ¿Cuánto tiempo deberá transcurrir para que el contenido de las bolsas sea la mitad del inicial?

Solución

(a) Podemos aislar fácilmente k en la ecuación 13.10

$$k = \frac{-\ln \frac{H_t}{H_0}}{t}$$

Por tanto,

$$k = \frac{-\ln 0,80}{14 \text{ meses}} \cdot \frac{12 \text{ meses}}{1 \text{ año}} = 0,191 \text{ año}^{-1}$$

(b) El tiempo necesario para que la masa se haya reducido a la mitad ($t_{1/2}$) es

$$t_{1/2} = \frac{-\ln 0,5}{k} = \frac{-\ln 0,5}{0,191} = 3,63 \text{ años}$$

13.4. PRODUCCIÓN SECUNDARIA Y DINÁMICA TRÓFICA DEL ECOSISTEMA

Una parte de la PPN es consumida por los **herbívoros**. De ésta, una parte es aprovechada como alimento y otra es devuelta al medio en forma de excrementos. Finalmente, de la energía aprovechada una parte se invierte en el mantenimiento de la actividad metabólica y el resto en crecimiento y reproducción. Ésta última (crecimiento + reproducción) se conoce con el nombre de **producción secundaria** (deberíamos añadir neta, aunque no suele usarse el adjetivo). La producción secundaria neta de los herbívoros es a su vez utilizada por organismos **carnívoros** que acaban teniendo una cierta producción secundaria. Se suele denominar P_1 a la PPN, P_2 a la producción secundaria de los herbívoros, P_3 a la de los carnívoros que comen herbívoros, y así sucesivamente. En general P_i será la producción neta del nivel trófico i -ésimo. Cada transferencia entre niveles tróficos tiene asociada una cierta eficiencia. Estas eficiencias (Figura 13.3) se denominan, en conjunto, **eficiencias ecológicas**, y las podemos desglosar en:

– **Eficiencia de consumo** (E_C). Es la proporción de la producción neta del nivel trófico inferior (P_{i-1}) que es ingerida por el nivel trófico considerado (C_i)

$$E_C = \frac{C_i}{P_{i-1}} \quad 13.11$$

La E_C del nivel trófico de los herbívoros depende sobre todo del tipo de ecosistema que se trate. Es elevada en el océano (0,6-0,9), intermedia en ecosistemas terrestres dominados por plantas herbáceas (0,1-0,5) y muy baja en bosques ($< 0,05$). Recordemos que la E_C de los herbívoros es precisamente la fracción de la PPN que circula por la vía de los herbívoros y que $1 - E_C$ corresponde a la que circula por la vía de los detritívoros. La E_C de los carnívoros suele ser superior a la de los herbívoros: del orden de 0,5-1 en vertebrados y de 0,05-0,25 en invertebrados. Estas cifras son sólo indicativas, puesto que existe una gran variabilidad en los valores de E_C .

– **Eficiencia de asimilación** (E_A). Es la proporción del alimento consumido (C_i) que es finalmente digerido y asimilado (A_i)

$$E_A = \frac{A_i}{C_i} \quad 13.12$$

El valor de E_A depende, sobre todo, de la calidad del alimento. Es relativamente bajo para vegetales y detritos y elevado cuando el alimento es un animal (Tabla 13.1). Esto refleja el hecho que la carne de un animal es más aprovechable para el consumidor que los tejidos de una planta (hojas, madera). El alimento no asimilado, $1 - E_A$, se incorpora al compartimento de materia orgánica muerta y será procesado más adelante por otros detritívoros y descomponedores.

– **Eficiencia de producción (E_P)**. Es la proporción de la energía asimilada (A_i) que es convertida en nueva producción animal (crecimiento y reproducción)

$$E_P = \frac{P_i}{A_i} \tag{13.13}$$

El valor de E_P depende básicamente de la fisiología del consumidor. Es muy baja en vertebrados endotermos (mamíferos y aves, ya que éstos han de invertir mucha energía metabólica en el mantenimiento de la temperatura corporal), intermedia en vertebrados ectotermos y más elevada en invertebrados (Tabla 13.1).

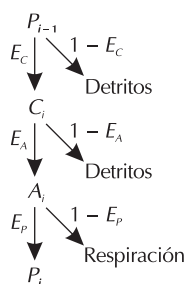


Figura 13.3. Esquema del flujo de energía entre dos niveles tróficos consecutivos de un ecosistema (significado de los símbolos en el texto).

Tabla 13.1. Eficiencias aproximadas de asimilación y de producción según el metabolismo de los organismos y su alimentación (aproximadamente, de Heal & MacLean *in* Begon *et al.* 1999).

(valores en %)	Herbívoros		Carnívoros		Detritívoros	
	E_A	E_P	E_A	E_P	E_A	E_P
Invertebrados	40	40	80	30	20	40
Vertebrados ectotermos	50	10	80	10		
Vertebrados endotermos	50	2	80	2		

El producto de las tres eficiencias anteriores se denomina **eficiencia trófica (E_T)** y proporciona la eficiencia en la transferencia de energía entre un nivel trófico y el siguiente:

$$E_T = E_C \cdot E_A \cdot E_P = \frac{C_i}{P_{i-1}} \cdot \frac{A_i}{C_i} \cdot \frac{P_i}{A_i} = \frac{P_i}{P_{i-1}} \tag{13.14}$$

Es evidente que $P_i < P_{i-1}$, por lo que, inevitablemente, si ordenamos de abajo arriba las producciones netas de los distintos niveles tróficos obtenemos una figura piramidal (Figura 13.4). A menudo se usa un valor genérico de E_T de 0,1. Sin embargo, compilaciones recientes revelan que existe una elevada variabilidad entre especies y ecosistemas ($0,02 < E_T < 0,25$), aunque es cierto que el valor medio es cercano a 0,1.

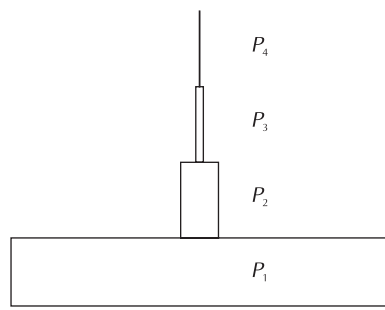


Figura 13.4. Pirámide de energía de un ecosistema. La anchura de cada escalón es proporcional a la producción neta de cada nivel trófico.

Como ya hemos mencionado en la introducción del capítulo, el nivel trófico y su estructuración en una **pirámide trófica** es una simplificación de una realidad más compleja. Un mismo animal puede consumir organismos de distintos niveles tróficos y el omnivorismo, lejos de ser una rareza, es muy frecuente. En este sentido, es más adecuado pensar en el nivel trófico de un animal como un número real que como un número entero; el nivel trófico se calcularía como la media ponderada de los niveles tróficos de sus presas. Dentro de los ecosistemas existen multitud de interacciones, por lo que es más adecuado pensar en **redes tróficas** que no en cadenas tróficas lineales. Sin embargo, hay algo que sí se cumple siempre: al producirse la interacción trófica, la eficiencia es siempre menor del cien por cien, por lo que parte de la energía disponible se pierde. Al alargarse las cadenas (o redes) tróficas, la energía disponible en la materia orgánica de los organismos es cada vez menor.

Problema 13.8. Utilizar los valores genéricos que se proporcionan en la Tabla 13.1 (y en el resto del apartado), para determinar: (a) ¿Qué producción secundaria de herbívoros podríamos esperar de un prado que produce $300 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$? (b) Supongamos que una cuarta parte de la producción primaria es consumida por herbívoros, mientras que el resto entra directamente en la vía de los detritívoros. Si todos los herbívoros fueran conejos, ¿qué producción secundaria de conejos esperaríamos? (c) Supongamos, como antes, que una cuarta parte de la producción primaria se deriva hacia la vía de los herbívoros y el resto hacia la de los detritívoros. Si todos los herbívoros fueran insectos, ¿qué producción secundaria de insectos fitófagos esperaríamos en promedio?

Solución

(a) En este caso, con la poca información que tenemos hemos de suponer que la eficiencia trófica (E_T) de los productores primarios a los herbívoros es del 10%. Con ello

$$\text{prod. herbívoros} = 300 \frac{\text{g C PPN}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}} \cdot \frac{10 \text{ g C}}{100 \text{ g C PPN}} = 30 \frac{\text{g C}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}}$$

(b) Utilizando los datos del enunciado y las eficiencias de asimilación y de producción de la Tabla 13.1 obtenemos

$$\text{prod. conejos} = 300 \frac{\text{g C PPN}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}} \cdot \frac{1 \text{ g C consumido}}{4 \text{ g C PPN}} \cdot \frac{50 \text{ g C asimilado}}{100 \text{ g C consumido}} \cdot \frac{2 \text{ g C producido}}{100 \text{ g C asimilado}} = 0,75 \frac{\text{g C}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}}$$

(c) De forma análoga

$$\text{prod. insectos} = 300 \frac{\text{g C PPN}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}} \cdot \frac{1 \text{ g C consumido}}{4 \text{ g C PPN}} \cdot \frac{40 \text{ g C asimilado}}{100 \text{ g C consumido}} \cdot \frac{40 \text{ g C producido}}{100 \text{ g C asimilado}} = 12 \frac{\text{g C}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}}$$

Obsérvese que es mucho mayor la producción secundaria de herbívoros si éstos son insectos que si son conejos, lo cual se debe a la mayor eficiencia de producción de los invertebrados en relación a los vertebrados endotermos.

Además de la determinación de las distintas eficiencias tróficas, la producción secundaria también se puede estimar conociendo la **demografía** (nacimientos y muertes) de la población (o poblaciones) implicadas y el peso de los individuos al principio y al final del período considerado. Este método es el equivalente para poblaciones animales del método de las cosechas sucesivas para los productores primarios (apartado 13.1). La producción secundaria neta se puede calcular de las siguientes dos formas:

- (1) Producción = crecimiento + natalidad
- (2) Producción = cambio neto de biomasa + pérdidas por mortalidad

Veámoslo con un ejemplo sencillo.

Problema 13.9. Se ha muestreado una población animal cada tres meses durante un año. En cada muestreo se contaban los individuos (adultos y crías) y se pesaban. Los resultados se encuentran en la tabla siguiente. ¿Cuál ha sido la producción secundaria de esta población durante el año 2004?

Muestreo	Adultos		Crías	
	N	Peso (kg.ind. ⁻¹)	N	Peso (kg.ind. ⁻¹)
1-enero-04	20	10	0	
1-abril-04	20	8	0	
1-julio-04	18	8	0	
1-octubre-04	18	12	5	1
1-enero-05	18	11	4	5

Solución. En primer lugar completemos la tabla con el peso de todos los individuos y las diferencias entre un muestreo y el anterior, tanto en lo que respecta al crecimiento como a la natalidad y las pérdidas por mortalidad.

Muestreo	Adultos					Crías					
	N	Peso ind. (kg)	Peso total (kg)	Crec. (kg)	Mort. (kg)	N	Peso ind. (kg)	Peso total (kg)	Crec. (kg)	Nat. (kg)	Mort. (kg)
1-enero-04	20	10	200			0					
1-abril-04	20	8	160	-40	0	0			0	0	0
1-julio-04	18	8	144		16	0			0	0	0
1-octubre-04	18	12	216	+72	0	5	1	5	0	+5	0
1-enero-05	18	11	198	-18	0	4	5	20	+16	0	1

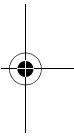
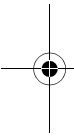
A continuación apliquemos las dos ecuaciones anteriores:

- (1) Crecimiento = -40 (adultos abril) + 72 (adultos octubre) - 18 (adultos enero) + 16 (crías enero) = 30 kg
 Natalidad = 5 kg
 Producción = crecimiento + natalidad = $30 + 5 = 35$ kg
- (2) Cambio neto de biomasa = $B_{2005} - B_{2004} = (198 + 20) - 200 = 18$ kg
 Mortalidad = 16 kg (adultos) + 1 kg (crías) = 17 kg
 Producción = cambio neto de biomasa + pérdidas por mortalidad = $18 + 17 = 35$ kg



13.5. SÍNTESIS

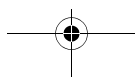
En este capítulo hemos estudiado el modo como la energía fluye en los ecosistemas. Todo sistema vivo, desde un organismo individual a un ecosistema o la Biosfera en su conjunto, depende del aporte de energía externa. En general, cuando hablamos de energía en ecología nos referiremos indistintamente a energía propiamente dicha o a compuestos de carbono, ya que son éstos los que almacenan la energía metabólica en prácticamente todos los seres vivos. Existen organismos (los autótrofos) capaces de incorporar directamente energía solar y utilizarla en reacciones químicas para fabricar los compuestos de carbono que utilizarán para construir su cuerpo y para obtener energía metabólica. Otros organismos (los heterótrofos) deben incorporar estos compuestos de carbono en forma orgánica y, por tanto, consumen otros organismos, ya sean vivos o muertos. Los descomponedores tienen un papel esencial en el ecosistema, ya que convierten los compuestos orgánicos nuevamente en moléculas inorgánicas, aprovechables por los autótrofos, aunque esta función también la realizan, en menor grado, todos los consumidores. Las diferencias en la manera de incorporar la energía determinan en buena medida las relaciones entre las especies y de éstas con el medio y, por ende, la estructura del ecosistema. Así, organizamos las especies que componen un ecosistema en niveles tróficos, cada uno de los cuales obtiene la energía (el carbono) del nivel inmediatamente inferior, de modo que el primer nivel corresponde, obviamente, a los autótrofos, capaces de usar directamente la energía solar. Cada transferencia de energía (o carbono) entre niveles tróficos implica pérdidas, en el sentido que parte de la energía contenida en un determinado nivel es utilizada en el metabolismo de los organismos que lo componen (respiración) y, finalmente, es disipada al ambiente en forma de calor. Es por ello que cada transferencia lleva asociada una determinada eficiencia trófica, que depende de las características de los organismos implicados. El conjunto de la producción de los organismos autótrofos recibe el nombre de producción primaria bruta; la parte de ésta que está disponible para los heterótrofos es la producción primaria neta. Cada nivel trófico superior da lugar a una producción secundaria, progresivamente menor a medida que subimos de nivel (de ahí que hablemos de pirámides tróficas). En este capítulo hemos visto algunos modelos simples que nos permiten estimar estas producciones y cuantificar procesos tan importantes como la descomposición de la materia orgánica. Estos modelos, algunos de ellos basados en modelos de compartimentos y flujos como los vistos en el capítulo 12, se basan en suposiciones, más o menos simplificadoras de la realidad, las cuales hemos de considerar siempre antes de aplicarlos.



13.6. APPLLET DEL MODELO

Applet 13.1. Modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef

Este *applet* permite realizar de forma cómoda los largos cálculos del modelo matricial de dinámica del fitoplancton de Margalef (1983), expuesto en el apartado 13.2. Este modelo incluye tres factores decisivos en la dinámica del fitoplancton y en la producción primaria de los ecosistemas acuáticos: (1) la sedimentación de las células del fitoplancton, (2) la mezcla entre estratos producida por la turbulencia, y (3) la reproducción del fitoplancton según la disponibilidad de nutrientes y las condiciones de radiación. El modelo simula una columna de agua de un lago o del mar de hasta 100 metros de profundidad, la cual se discretiza de metro en metro. El *applet* permite avanzar el modelo de hora en hora o de día en día, aunque los cálculos siempre se realizan cada hora. La salida proporciona la variación temporal de la biomasa planctónica, de la radiación y de la producción primaria en el perfil vertical del ecosistema.



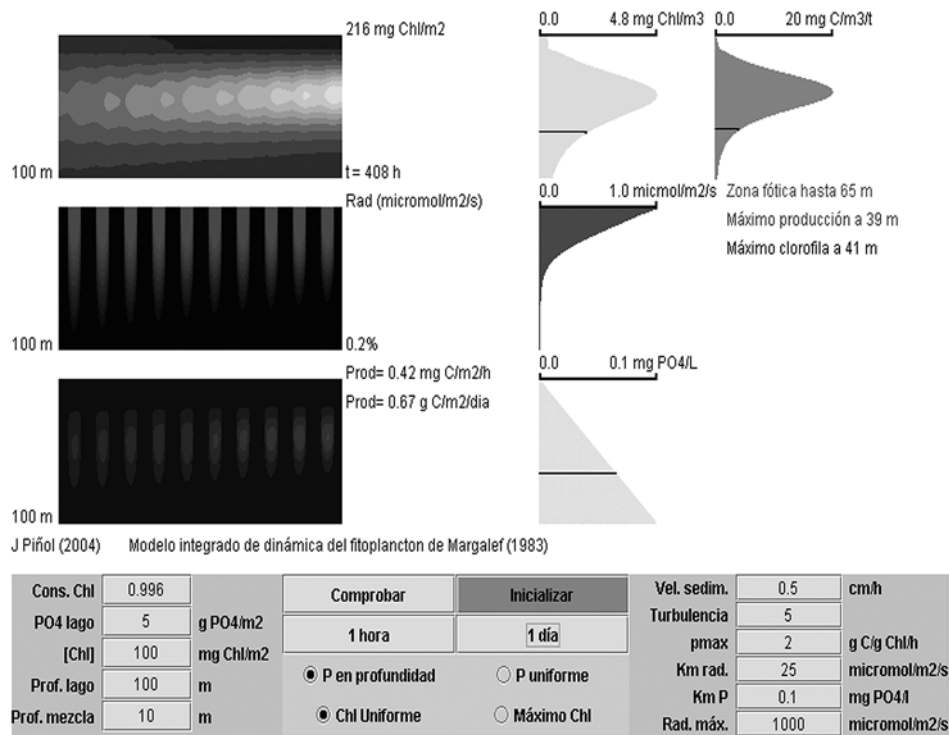


Figura 13.5. Ejemplo de ejecución del applet 13.1.

13.7. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 13.10. Tenemos un sistema de acuarios experimentales donde se estudia el plancton. Cada uno de los acuarios es un cilindro de 1 m de radio y 3 m de altura. En ellos se midió la producción primaria con el método del O_2 a $14^\circ C$ y a $20^\circ C$ con incubaciones de 3 horas de duración. Los resultados fueron los siguientes (concentraciones de O_2 en $mg \cdot l^{-1}$):

$T (^\circ C)$	$[O_2]_i$	$[O_2]_f$	$[O_2]_o$
14	8,50	9,36	7,60
20	8,00	8,69	6,44

(a) Calcular la PPB y la PPN de los acuarios a $14^\circ C$ y a $20^\circ C$ (en $g \cdot C \cdot m^{-2} \cdot día^{-1}$). Supondremos al hacerlo que los resultados de la tabla son representativos de toda la columna de agua. (b) Se sabe que la PPB y la R de esta comunidad planctónica varían exponencialmente con la temperatura, y que esta relación es válida entre $2^\circ C$ y $32^\circ C$. ¿A qué temperatura se esperaría que la PPN fuera máxima?

Solución

(a) A 14°C tenemos
 $R = [O_2]_i - [O_2]_o = 8,50 - 7,60 = 0,90 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$
 $PPN = [O_2]_f - [O_2]_i = 9,36 - 8,50 = 0,86 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$
 $PPB = PPN + R = 0,86 + 0,90 = 1,76 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$

Y a 20°C
 $R = [O_2]_i - [O_2]_o = 8,00 - 6,44 = 1,56 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$
 $PPN = [O_2]_f - [O_2]_i = 8,69 - 8,00 = 0,69 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$
 $PPB = PPN + R = 0,69 + 1,56 = 2,25 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$

Debemos dar el resultado en $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$. El factor de paso de unas unidades a otras es

$$x \frac{\text{mg O}_2}{\text{l}} \cdot \frac{1}{3 \text{ horas}} \cdot \frac{24 \text{ horas}}{1 \text{ día}} \cdot \frac{1 \text{ mol O}_2}{32.000 \text{ mg O}_2} \cdot \frac{1 \text{ mol C}}{1 \text{ mol O}_2} \cdot \frac{12 \text{ g C}}{1 \text{ mol C}} \cdot \frac{1000 \text{ l}}{1 \text{ m}^3} \cdot 3 \text{ m} = 9x \frac{\text{g C}}{\text{día} \cdot \text{m}^2}$$

Por tanto, para pasar a las unidades deseadas basta con multiplicar cada uno de los resultados anteriores por 9:

T (°C)	R ($\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$)	PPN ($\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$)	PPB ($\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$)
14	8,1	7,74	15,84
20	14,04	6,21	20,25

(b) Si la velocidad de estos procesos crece exponencialmente con la temperatura quiere decir que

$$PPB_T = PPB_0 \cdot e^{\mu_{PPB} \cdot T} \quad \text{y} \quad R_T = R_0 \cdot e^{\mu_R \cdot T}$$

Podemos utilizar los resultados del apartado anterior para calcular los valores de los parámetros. Para la PPB tenemos

$$\frac{20,25}{15,84} = \frac{PPB_{20}}{PPB_{14}} = \frac{PPB_0 \cdot e^{\mu_{PPB} \cdot 20}}{PPB_0 \cdot e^{\mu_{PPB} \cdot 14}} = e^{\mu_{PPB} \cdot 6} \Rightarrow \mu_{PPB} = \frac{\ln \frac{20,25}{15,84}}{6} = 0,0409 \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$$

El parámetro PPB_0 podemos calcularlo, por ejemplo, con los datos correspondientes a 20°C

$$PPB_{20} = PPB_0 \cdot e^{\mu_{PPB} \cdot 20} \Rightarrow PPB_0 = \frac{20,25}{e^{0,0409 \cdot 20}} = 8,930 \frac{\text{g C}}{\text{día} \cdot \text{m}^2}$$

Cálculos análogos para R proporcionan $\mu_R = 0,0917 \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ y $R_0 = 2,244 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$. La PPN se puede expresar, pues, como

$$PPN = PPB - R = PPB_0 \cdot e^{\mu_{PPB} \cdot T} - R_0 \cdot e^{\mu_R \cdot T}$$

Esta función tiene un máximo allí donde se anula su primera derivada (en principio podría tratarse de un mínimo, pero el análisis gráfico o la segunda derivada confirman que se trata de un máximo)

$$PPN' = PPB_0 \cdot \mu_{PPB} \cdot e^{\mu_{PPB} \cdot T} - R_0 \cdot \mu_R \cdot e^{\mu_R \cdot T} = 0$$

$$\frac{PPB_0 \cdot \mu_{PPB}}{R_0 \cdot \mu_R} = e^{T \cdot (\mu_R - \mu_{PPB})} \Rightarrow T = \frac{\ln \frac{PPB_0 \cdot \mu_{PPB}}{R_0 \cdot \mu_R}}{\mu_R - \mu_{PPB}} = \frac{\ln \frac{8,930 \cdot 0,0409}{2,244 \cdot 0,0917}}{0,0917 - 0,0409} = 11,33 \text{ } ^\circ\text{C}$$

Problema 13.11. Un ecosistema terrestre tiene una producción primaria bruta anual constante a lo largo del tiempo de $1 \text{ t MO}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. La respiración anual equivale al 10% de la biomasa acumulada. (a) ¿Qué biomasa alcanzará este ecosistema en el equilibrio? (b) ¿Cuál es la producción neta de O_2 de este ecosistema en el equilibrio?

Solución

(a) La variación de biomasa con el tiempo se puede aproximar como

$$\frac{dB}{dt} = \text{PPB} - R = \text{PPB} - (k \cdot B)$$

En el equilibrio

$$B = \frac{\text{PPB}}{k} = \frac{1 \text{ t}}{0,1 \text{ año}^{-1}} = \frac{10 \text{ t}}{\text{ha}}$$

La biomasa del ecosistema en el equilibrio será de $10 \text{ t MO}\cdot\text{ha}^{-1}$.

(b) Por definición, en el equilibrio la PPB es igual a la respiración, por lo que la producción neta de oxígeno de este ecosistema es nula. Los ecosistemas muy maduros, que se encuentran en una situación cercana al equilibrio, no producen O_2 ni extraen CO_2 de la atmósfera de forma neta; por el contrario, son los ecosistemas jóvenes, que acumulan biomasa con rapidez, los que liberan una cantidad importante de O_2 y extraen CO_2 de la atmósfera. La creencia extendida de que los bosques viejos, en particular los tropicales, son los pulmones (en el sentido de ser una fuente de O_2) de la Tierra es falsa. Estos bosques ciertamente son vitales para el funcionamiento de la Biosfera y prestan múltiples servicios, pero no son fuentes importantes de O_2 ni sumideros de CO_2 .

Problema 13.12. La producción primaria neta (aérea) de los bosques disminuye una vez se cierra el dosel. Aunque este patrón parece ser universal todavía no se conoce con exactitud cuáles son los mecanismos principales que lo causan. En uno de los estudios más detallados que se han realizado del proceso, Ryan *et al.* (2004) siguieron el desarrollo de una plantación de eucaliptos (*Eucalyptus saligna*) en Hawai durante seis años. Aunque este periodo puede parecer corto, esta especie tiene unas tasas de crecimiento elevadísimas, de modo que el dosel se cerró al cabo del primer año, y la altura media de los árboles al final del experimento era de 25 m. El estudio incluye multitud de experimentos y tratamientos para esclarecer el mecanismo de la disminución en la producción del bosque, aunque aquí sólo trataremos lo ocurrido en las parcelas control, cuyos resultados se presentan en la tabla siguiente. Se indica el índice de área foliar (LAI), la producción primaria bruta (PPB), la respiración de hojas y madera (R) y la asignación de carbono a las raíces (TBCA); todas por unidad de superficie de suelo.

Año	LAI	PPB ($\text{kg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$)	R ($\text{kg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$)	TBCA ($\text{kg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$)
0	0,0	0,0	0,0	0,0
1	6,9	5,5	1,1	2,6
2	6,2	5,0	1,3	2,4
3	5,6	4,2	1,2	2,1
4	5,2	3,3	1,1	1,8
5	5,5	2,8	0,8	1,4
6	5,0	2,3	0,9	1,2

(a) ¿Disminuye la producción primaria neta (aérea) de este bosque? (b) ¿Se pueden atribuir los cambios en la producción a las variaciones en la superficie foliar? (c) ¿Qué componente del balance de carbono es el

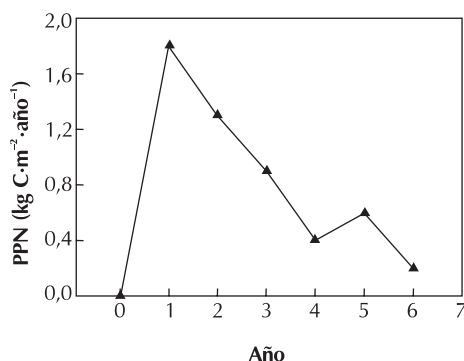
principal causante de las variaciones de la PPN (aérea) con el tiempo? (d) ¿Qué mecanismos pueden explicar las variaciones en este componente?

Solución

(a) La producción primaria neta de la parte aérea corresponderá a la producción primaria bruta (aérea) menos la respiración aérea menos el carbono asignado a las raíces

$$PPN = PPB - R - TBCA$$

Calculemos la PPN en nuestro caso y representemos su variación con el tiempo. Observamos que la PPN disminuye claramente.



(b) El LAI disminuye ligeramente con el tiempo a partir del primer año. Sin embargo, su disminución es mucho menor que la de la producción primaria, por lo que la reducción de ésta parece estar causada fundamentalmente por otro mecanismo. En efecto, vemos que si representamos gráficamente la PPN por unidad de área foliar (PPN por unidad de área de suelo dividida por el LAI), ésta disminuye también de manera muy marcada.

(c) La disminución en la PPN aérea está causada fundamentalmente por una disminución en la PPB. De hecho, la respiración de las partes aéreas se mantiene aproximadamente constante (a partir del primer año), mientras que la asignación de carbono a las raíces disminuye claramente.

(d) Una disminución en la PPB implica una reducción en la fotosíntesis. Ésta puede estar causada, por ejemplo, por una reducción en la concentración de nutrientes (nitrógeno, en particular) en el aparato fotosintético, causada a su vez por una reducción en la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Otra posibilidad estaría ligada al aumento en la talla de los árboles, con el consiguiente aumento en la resistencia al transporte de agua a las hojas, lo cual podría dar lugar a limitaciones hidráulicas como las que hemos tratado en el capítulo 2. Animamos al lector a consultar el artículo original y ver cuál es la interpretación que dan los autores.

Problema 13.13. ☉ Analizar el papel de la sedimentación y de la turbulencia en la dinámica del plancton en un lago utilizando el modelo de Margalef. Para ello considerar un lago de 50 m de profundidad, con una profundidad de mezcla de 10 m, una cantidad inicial de clorofila de 100 mg·m⁻² (situada toda ella en superficie), sin pérdida de clorofila por consumo ni mortalidad y sin producción primaria. Considerar los siguientes casos, todos ellos hipotéticos: (a) sin sedimentación y sin turbulencia; (b) con sedimentación pero sin turbulencia; (c) sin sedimentación pero con turbulencia; (d) con sedimentación y con turbulencia.

Solución

(a) En primer lugar hemos de parametrizar el modelo del *applet* 13.1. Sin pérdida de clorofila por consumo ni mortalidad implica que "Cons Chl" = 1,0, y sin producción primaria implica "P_{máx}" = 0. Igualmente, hemos de fijar "vel sedim" = 0 cm·h⁻¹ (sin sedimentación) y "Turbulencia" = 0 (sin turbulencia). Si ejecutamos el *applet* obtenemos que los 100 mg iniciales permanecen en la superficie todo el tiempo, puesto que no hay ningún mecanismo que aumente, disminuya, o mueva la clorofila (el fitoplancton).

(b) Utilicemos, por ejemplo, una velocidad de sedimentación de 4,2 cm·hora⁻¹, equivalente a 1 m·día⁻¹. Observemos que ahora el fitoplancton que originalmente estaba en la superficie, se va hundiendo. Cada día

el centro de gravedad de la clorofila se hunde 1 m. Obsérvese como esto cambia la penetración de la radiación en el lago. A partir del día 34 (816 horas) la clorofila del lago empieza a disminuir, puesto que alcanza el fondo (se deposita). Eventualmente, el lago pierde toda la clorofila (en nuestro caso, al cabo de 76 días). Por tanto, el efecto de la sedimentación es un transporte del fitoplancton de arriba hacia abajo, llevándolo, inexorablemente, al sedimento, lejos de la luz del sol.

(c) Utilicemos un parámetro de turbulencia igual a 4 (con “vel sedim” = 0 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$). El efecto de ésta es repartir la clorofila por toda la zona de mezcla (10 m en nuestro caso). Al cabo de unos seis días la concentración de clorofila es uniforme en los 10 m de la zona de mezcla del lago. La clorofila no desciende más abajo ya que el modelo sólo mezcla el agua hasta la profundidad de mezcla, dado que no se produce sedimentación.

(d) Utilicemos, ahora a la vez, una velocidad de sedimentación de 4,2 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ y un parámetro de turbulencia igual a 4. En este caso los dos efectos anteriores se combinan, pero domina el efecto direccional de la sedimentación: a partir del día 31 la clorofila alcanza el sedimento y, eventualmente, toda acaba en él (en nuestro caso al cabo de unos 109 días). Esto es así aunque se utilice la máxima turbulencia permitida (25). También es así si el lago se mezcla hasta el fondo (“Prof mezcla” = 50 m), aunque en este caso la supervivencia del plancton se alarga.

Problema 13.14. ☉ Comparar la dinámica del fitoplancton en un lago oligotrófico (pobre en nutrientes) durante el periodo de **estratificación** estival y durante el periodo de mezcla. Utilizar los siguientes parámetros para inicializar el modelo de fitoplancton de Margalef (*applet* 13.1). Los parámetros que se proporcionan corresponden, aproximadamente, al Estany Redó, un lago muy estudiado del Pirineo de Lérida (Catalán 2000). ¿Cuál es la producción primaria del lago? ¿A qué profundidad se da el máximo de producción primaria y el máximo de concentración de clorofila?

Parámetro	Valor	Unidades
Conservación clorofila	0,999	hora ⁻¹
Cantidad de P	1,5	g PO ₄ ·m ⁻²
Cantidad inicial de Chl	100	mg Chl·m ⁻²
Profundidad lago	70	m
Profundidad mezcla (periodo estratificación / mezcla)	10 / 70	m
Velocidad sedimentación	1	cm·h ⁻¹
Turbulencia	5	
pmáx	1	g C·g Chl ⁻¹ ·h ⁻¹
Km rad	100	μmol·m ⁻² ·s ⁻¹
Km P	0,1	mg PO ₄ ·l ⁻¹
Radiación máxima	1000	μmol·m ⁻² ·s ⁻¹
Posición Chl inicial	Chl unif.	
Gradiente P (periodo estratificación/mezcla)	Prof./Unif.	

Solución. Cuando el lago está estratificado hay una capa de agua (10 m en este ejemplo) más caliente que flota sobre el resto de lago (más frío y denso). Esta zona se mezcla bien por efecto del viento, pero la diferencia de densidades impide que la turbulencia llegue más abajo. Además, hay pocos nutrientes cerca de la superficie. En estas condiciones, y si corremos el modelo durante 30 días (720 horas), el modelo simula una producción primaria de 0,09 g C·m⁻²·día⁻¹. El máximo de producción se sitúa a 34 m y el de clorofila a 36 m de profundidad. Cuando el lago no está estratificado la mezcla llega hasta el fondo, con lo que las condiciones físicoquímicas del lago se uniformizan. En concreto, hay un aporte de P a las capas superiores del lago que antes no existía, el cual hace que aumente sensiblemente la producción primaria (0,13 g C·m⁻²·día⁻¹ a las 720 horas). El máximo de producción se encuentra ahora en la superficie del lago y el de clorofila cerca de

ella, a 10 m. El comportamiento que simula el modelo es característico de lagos oligotróficos, con aguas limpias y poco productivas.

Problema 13.15. ☉ Visto desde el espacio, el estallido (*bloom*) primaveral de producción en el Atlántico Norte es uno de los fenómenos más espectaculares del planeta. La mancha de clorofila avanza a una velocidad de 20 km-día⁻¹ y alcanza escalas de más de 2000 km. En invierno, el Atlántico Norte es un mar frío, muy agitado y poco productivo. Con la llegada del buen tiempo suceden dos fenómenos que aumentan espectacularmente la productividad del océano: por una parte aumenta la radiación incidente, lo cual permite que aumente la fotosíntesis del plancton (siendo todos los demás factores iguales; **modelo de Sverdrup**); por otra parte, el agua se calienta, por lo que se estratifica la columna de agua, de forma que se reduce la profundidad de mezcla y disminuye la pérdida de fitoplancton a zonas poco iluminadas. Utilizar el *applet* 13.1 para simular la situación invernal y ambos fenómenos (aumento de radiación y estratificación), primero por separado y, luego, conjuntamente. ¿Cuál de los dos fenómenos parece ser más importante? Utilizar los parámetros de la tabla siguiente.

Parámetro	Valor	Unidades
Conservación clorofila	0,999	hora ⁻¹
Cantidad de P	5	g PO ₄ ·m ⁻²
Cantidad inicial de Chl	100	mg Chl·m ⁻²
Profundidad lago	100	m
Prof. mezcla (no estr. / estr.)	100 / 20	m
Rad. (invierno / primavera)	500 / 1000	μmol·m ⁻² ·s ⁻¹
Gradiente P	P unif.	
Vel. sedimentación	1	cm·h ⁻¹
Turbulencia	15	
pmáx	1	g C·g Chl ⁻¹ ·h ⁻¹
Km rad	100	μmol·m ⁻² ·s ⁻¹
Km P	0,1	mg PO ₄ ·l ⁻¹
Posición Chl inicial	Unif.	

Solución. Si utilizamos los parámetros de la tabla anterior obtenemos las siguientes producciones diarias calculadas al cabo de 720 horas de simulación (30 días):

- producción invernal (radiación baja, sin estratificación): 0,16 g C·m⁻²·día⁻¹
- producción primaveral (radiación elevada, sin estratificación): 0,26 g C·m⁻²·día⁻¹
- producción primaveral (radiación baja, con estratificación): 0,24 g C·m⁻²·día⁻¹
- producción primaveral (radiación elevada, con estratificación): 0,39 g C·m⁻²·día⁻¹.

Tanto el aumento de la radiación como la estratificación de la columna de agua comportan un importante aumento (50-60%) de la producción primaria. Cuando ambos factores se consideran a la vez sus efectos se multiplican y el aumento es mucho más importante (144%). Parece ser que buena parte de la abundante pesca del Atlántico Norte (bacalao, por ejemplo) es atribuible al proceso simulado en este ejercicio.

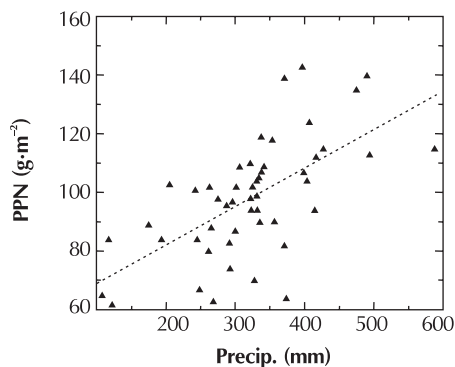
Problema 13.16. ■ Lauenroth & Sala (1992) estudiaron la producción aérea de una pradera en Colorado (EE.UU.) entre 1939 y 1990. Sus datos se presentan a continuación, junto con las precipitaciones y las temperaturas medias anuales medidas en la zona. (a) ¿Qué variable ambiental, temperatura o precipitación, determina en mayor medida la producción de esta pradera? (b) ☞ ¿Existe una relación entre la producción

de un año y la precipitación del año anterior? ¿es esto razonable? ¿por qué? (c) ¿Se observa alguna tendencia climática en esta zona? ¿a qué puede ser debida?

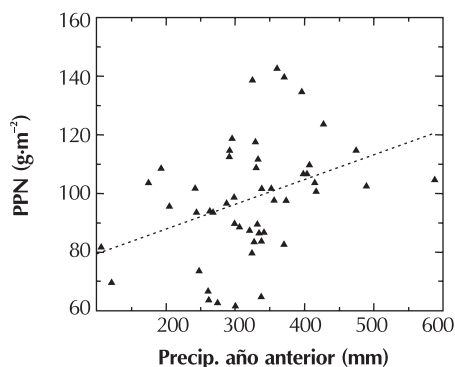
Año	PPN (g·cm ⁻²)	Precip. (mm)	Temp. (°C)	Año	PPN (g·cm ⁻²)	Precip. (mm)	Temp. (°C)
1939	84	117	9,30	1965	82	371	7,63
1940		339	8,85	1966	83	292	7,77
1941	102	325	8,43	1967	115	588	7,62
1942	139	371	8,07	1968	105	333	7,69
1943	140	490	8,80	1969	112	417	7,89
1944	103	205	8,29	1970	101	242	8,02
1945	96	288	8,00	1971	102	262	8,16
1946	97	296	8,77	1972	64	374	8,32
1947	119	338	8,26	1973	98	275	8,36
1948	84	193	8,42	1974	63	268	9,30
1949	109	341	8,56	1975	94	324	8,88
1950	87	299	8,63	1976	80	261	9,42
1951	99	330	7,74	1977	67	248	9,92
1952	118	353	8,82	1978	74	292	9,08
1953	102	301	9,38	1979	113	494	8,94
1954	62	122	9,92	1980		360	9,60
1955	70	328	8,21	1981	143	397	10,09
1956	84	244	8,94	1982	135	475	9,17
1957	94	415	8,29	1983	115	428	9,02
1958	104	331	8,71	1984	124	407	9,81
1959	109	307	8,40	1985	110	321	9,07
1960	89	175	8,44	1986	88	265	10,92
1961	104	404	8,20	1987	94	332	10,52
1962	107	399	8,20	1988	90	335	10,23
1963	107	338	8,50	1989	87	300	9,93
1964	65	107	7,64	1990	90	357	10,21

Solución

(a) Si entramos los datos en una hoja de cálculo y realizamos un análisis de regresión obtenemos que mientras que no existe asociación entre la PPN y la temperatura ($R^2 = 0,007$), la relación es muy clara entre la PPN y las precipitaciones ($R^2 = 0,392$), en el sentido que años más lluviosos implican una mayor productividad. Ésta es una situación típica en zonas áridas o semiáridas, donde la disponibilidad de agua es el principal factor que controla el funcionamiento de los ecosistemas.



(b) Si hacemos un análisis análogo para la relación entre la PPN de un año y las precipitaciones del año anterior observamos que sigue habiendo una relación ($R^2 = 0,138$, $P < 0,05$), aunque menos marcada que la que existía con las precipitaciones del mismo año. Este fenómeno puede deberse a dos causas: la primera es que se trate de un mero artefacto causado por el hecho de que las precipitaciones en años contiguos tienden a ser parecidas; la segunda tiene mayor interés ecológico e implicaría un “efecto memoria”: después de un año muy seco, por ejemplo, las plantas tardarían un tiempo (más de un año) en recuperarse y, por tanto, no responderían de la misma manera ante las precipitaciones del año siguiente. Una manera sencilla de discriminar entre ambas explicaciones consiste en determinar si existe relación entre la producción de un año y las precipitaciones del año siguiente, ya que si ésta existe deberíamos descartar la segunda de las explicaciones anteriores. ¿Existe esta relación?



(c) Hay un claro aumento de las temperaturas, particularmente a partir de la década de 1970. De hecho, los años de 1986 a 1990 contienen cinco de los seis años más cálidos de todo el registro. Este aumento térmico es general en prácticamente toda la Tierra y es atribuible al cambio climático causado por las emisiones antropicas de gases de efecto invernadero, particularmente CO_2 (véase capítulo 15).

Problema 13.17. ■ Pergent *et al.* (1994) estudiaron la descomposición de hojas de posidonia (*Posidonia oceanica*) en una localidad de la costa de Nápoles utilizando el método de la bolsa de hojarasca. En la tabla siguiente se presentan los resultados correspondientes a dos profundidades distintas (5 y 20 m). (a) Calcular las tasas de descomposición en ambos casos. (b) ¿Cuánto tardará la cantidad de hojas en reducirse en un 90%?

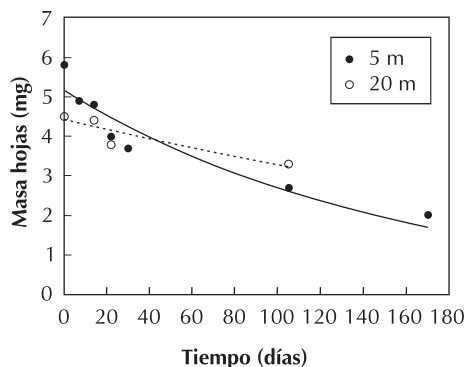
Profundidad (m)	Masa inicial (mg)	A los 7 días (mg)	A los 14 días (mg)	A los 22 días (mg)	A los 30 días (mg)	A los 105 días (mg)	A los 170 días (mg)
5	5,8	4,9	4,8	4,0	3,7	2,7	2,0
20	4,5		4,4	3,8		3,3	

Solución

(a) Si entramos los datos correspondientes a ambas profundidades en una hoja de cálculo vemos que éstos se ajustan a una ley de decrecimiento exponencial, del tipo

$$H_t = H_0 \cdot e^{-k \cdot t}$$

El valor ajustado del exponente de esta relación corresponde a la tasa de descomposición estimada (k). En nuestro caso, $k_{5\text{ m}} = 0,0057 \text{ día}^{-1}$ y $k_{20\text{ m}} = 0,0028 \text{ día}^{-1}$. La tasa es aproximadamente el doble a 5 m de profundidad que a 20 m.



(b) Basta con reordenar la ecuación anterior y sustituir los valores de k en ambos casos

$$t_{5\text{ m}} = \frac{\ln \frac{H_t}{H_0}}{-k_{5\text{ m}}} = \frac{\ln 0,1}{-0,0057} = 404 \text{ días} \quad \text{y} \quad t_{20\text{ m}} = \frac{\ln \frac{H_t}{H_0}}{-k_{20\text{ m}}} = \frac{\ln 0,1}{-0,0028} = 822 \text{ días}$$

Problema 13.18. Como hemos visto en capítulos anteriores (capítulos 9 y 10), la riqueza de especies de una comunidad a menudo se relaciona con propiedades funcionales de ésta o del ecosistema del que forma parte. En un importante trabajo (Hector *et al.* 1999) estudiaron la relación entre riqueza de especies y productividad en pastos experimentales localizados en diversos países europeos. En cada experimento, las parcelas fueron plantadas simultáneamente con el mismo número de semillas, pero distribuidas en más o menos especies, y su biomasa se midió al cabo de tres años. Las especies que componían cada parcela se eligieron al azar de un conjunto regional de especies. Los resultados mostraron una relación positiva entre riqueza y productividad en casi todas las localidades. A menudo, las comunidades más ricas en especies presentaban una productividad mayor que los monocultivos más productivos de cualquiera de las especies. Los autores determinaron también la riqueza de grupos funcionales (conjuntos de especies con un mismo rol ecológico) de cada comunidad, y la relacionaron con la productividad. Sus resultados indicaron que la biomasa promedio al final del experimento era de $590 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ en las parcelas con tres grupos funcionales, de $510 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ en las que tenían dos, y de $420 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ en las que contenían un único grupo funcional. ¿Cómo se pueden interpretar los resultados?

Solución. Las especies difieren en sus atributos, tanto en lo que respecta a sus requerimientos (el nicho ecológico) como a su papel en el funcionamiento de la comunidad. Ambos aspectos pueden explicar los resultados obtenidos. Por una parte, el hecho de que haya más especies que ocupen más nichos distintos implica probablemente una mayor eficiencia en el uso de los recursos a nivel del ecosistema. Por otra parte, la mayor complejidad de las comunidades más ricas ofrece mayores posibilidades para la existencia de interacciones positivas entre especies, de manera que la presencia de una determinada especie favorezca el crecimiento (y por tanto la productividad) de las otras. Un posible problema con la interpretación anterior es que en la naturaleza la productividad de las especies es muy variable y, a menudo, la productividad de un ecosistema está dominada por unas pocas especies. Dado que en los experimentos las especies a plantar se eligen al azar, la probabilidad de incluir una especie muy productiva aumenta a medida que aumentamos el número de especies (la riqueza). Este efecto estadístico, difícil de controlar, ha generado mucha controversia en la interpretación de los resultados de estudios como el que presenta el problema.

13.8. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 13.19. ■ La técnica de covariancia de remolinos (*eddy covariance*) permite medir el intercambio neto de carbono en ecosistemas terrestres a escalas espaciales del orden de centenares de hectáreas. Esta técnica micrometeorológica, basada en la medición de las variaciones en la concentración de CO₂ y del componente vertical de la velocidad del viento, es actualmente muy utilizada. Valentini *et al.* (2000) pusieron en común los datos correspondientes al conjunto de la red europea de torres de medición de estos flujos en bosques. En la tabla siguiente se presenta la producción neta del ecosistema (PNE) y la respiración total (R) medida en cada una de las localidades, así como su latitud, elevación, temperatura media y precipitación anual. (a) De acuerdo con estos datos, ¿están creciendo los bosques europeos? (b) ¿Cuál es el componente principal de la producción bruta del ecosistema (PBE)? ¿qué proporción de ésta representa, en promedio, la respiración? (c) ¿Existe una relación entre la PNE y la latitud? ¿qué variable climática explica la mayor parte de la variación en la PPN? (d) ¿y en la PBE? [Nota: por convención, en este tipo de estudios una PNE negativa indica que el ecosistema absorbe carbono.]

Localidad	Latitud	Altitud (m)	Temperat. (°C)	Precipit. (mm)	PNE (t C·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)	R (t C·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)
Italia #2	41°45'	3	15,3	770	-6,6	
Italia #1	41°52'	1560	6,2	1180	-6,6	6,4
Francia #2	44°05'	60	13,7	936	-4,3	8,0
Italia ext.	46°18'	1720	4,1	1010	-4,5	4,5
Francia #1	48°40'	300	9,2	772	-2,4	8,9
Alemania #1	50°09'	780	5,8	885	-0,8	13,0
Bélgica #1	50°18'	450	7,5	792	-4,3	10,1
Alemania #2	50°58'	380	8,3	724	-4,5	9,2
Bélgica #2	51°18'	10	10,4	662	-1,6	
Alemania ext.	51°46'	505	6,6	1045	-4,0	9,0
Holanda #1	52°10'	25	9,8	786	-2,1	13,4
Dinamarca #1	55°29'	40	8,3	524	-1,3	10,5
Suecia #1	60°05'	45	6,6	470	0,5	13,4
Finlandia	61°51'	170	4,2	669	-2,5	7,6
Suecia #2	64°07'	225	4,4	480	-1,9	10,7

Problema 13.20. ■ Una de las parcelas del Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña se realizó en el municipio leridano de Cerbi. En una parcela de 10 m de radio se encontraron 55 pies de abedules (*Betula pendula*), 32 de los cuales tenían un diámetro normal comprendido entre 5 y 7,5 cm, 18 entre 7,5 y 10 cm, 3 entre 10 y 12,5 cm y 2 entre 12,5 y 15 cm (Gracia *et al.* 2000-2004). La parcela se visitó de nuevo al cabo de 5 años y se observó que el diámetro normal de los árboles habían aumentado 1,2 cm de promedio. Utilizar las relaciones alométricas de la Tabla 12.1 para: (a) calcular la biomasa de madera y la biomasa aérea total en el momento de realizar el inventario, y (b) estimar la producción media de madera y aérea total en los últimos 5 años. [Nota: suponer que todos los árboles de una clase de tamaño son idénticos y su diámetro es igual al valor medio de los límites inferior y superior de la clase.]

Problema 13.21. ■ ■ ■ En la década de 1970 se establecieron en el Montseny (Barcelona) y en la Sierra de Prades (Tarragona) unas estaciones permanentes para estudios de ecología, hidrología y bio-

geoquímica forestal. El modelo de estos estudios fue el desarrollado en Hubbard Brook en la década anterior por Bormann y Likens, entre otros, en el NE de EE.UU.. Inicialmente, los investigadores principales del proyecto fueron Margalef y Bormann, pero muy pronto tomaron el liderazgo Jaime Terradas (UAB) y Antoni Escarré (Univ. de Alicante). En estas zonas de Prades y del Montseny han realizado sus tesis o tesinas multitud de ecólogos, entre los que se cuentan los dos autores de este libro. Entre muchas otras cosas, se estableció una parcela permanente en el hayedo de Santa Fe del Montseny que se ha seguido estudiando hasta hoy día. La tabla siguiente contiene los diámetros de una subparcela de 15×20 m², medida en 5 ocasiones entre 1979 y 2003. Con ayuda de los datos de la Tabla 12.1 calcular: (a) La biomasa aérea del hayedo en 1979, 1987, 1993, 1999 y 2003 (en t·ha⁻¹). (b) La producción de madera (en t·ha⁻¹·año⁻¹) para cada uno de los intervalos en que se efectuaron las medidas; ¿ha variado de forma apreciable esta variable a lo largo del tiempo? (c) La producción aérea neta (en t·ha⁻¹·año⁻¹) en el periodo 1999-2003. (d) Representar en un gráfico el peso medio de las hayas respecto a la densidad de hayas en la parcela; ¿qué proceso poblacional muestran estos datos? (e) ¿Crecen todos los árboles por un igual? ¿existe relación entre el diámetro del árbol y el crecimiento diametral del mismo? (utilizar el periodo 1979-1987). (f) Comparar el crecimiento diametral (periodo 1979-1987) y la mortalidad (periodo 1979-2003) de los árboles dominantes (D en la segunda columna de la tabla) y de los árboles suprimidos (S). (g) Calcular el índice de área foliar del hayedo en el año 2003. [Nota: los árboles muertos se indican con una M.] (Rodà datos inéditos.)

Pie	D/S	1979	1987	1993	1999	2003	Pie	D/S	1979	1987	1993	1999	2003
1	D	25,70	30,20	33,50	36,40	38,30	18	D	15,95	17,00	17,20	18,25	18,90
2	D	23,60	28,60	32,30	35,85	38,25	19	S	11,60	11,70	11,70	11,75	11,70
3	D	25,90	30,70	33,10	35,60	37,35	20	S	10,50	10,80	10,80	10,85	10,85
4	D	24,70	28,80	31,50	33,80	35,40	21	D	6,45	8,40	8,70	8,75	8,75
5	D	23,50	27,20	30,00	32,30	33,70	22	S	7,85	8,10	8,10	8,15	8,15
6	D	25,80	28,20	30,00	31,70	32,70	23	S	6,00	6,10	6,20	6,25	6,30
7	D	19,60	23,40	26,40	29,20	31,65	24	D	18,00	18,80	18,90	19,35	19,45
8	D	20,50	23,40	25,40	27,60	29,05	25	S	5,25	5,30	5,30	5,35	M
9	D	20,90	23,60	25,10	26,80	27,60	26	S	7,40	7,50	7,50	7,45	M
10	D	19,80	22,40	24,10	25,65	26,55	27	S	8,25	8,30	8,40	8,35	M
11	D	19,00	21,40	23,30	25,10	26,45	28	D	15,55	16,70	17,20	M	M
12	D	22,60	24,00	24,90	25,75	26,40	29	D	27,30	30,50	32,20	M	M
13	D	15,20	19,40	21,90	24,20	25,65	30	S	16,40	16,50	16,50	M	M
14	D	17,50	19,70	21,50	23,20	24,15	31	S	5,60	5,60	5,60	M	M
15	D	18,95	20,80	22,00	23,30	24,10	32	S	5,40	5,50	5,50	M	M
16	D	15,90	18,20	19,10	19,65	19,75	33	S	9,10	9,20	9,10	M	M
17	D	17,60	18,40	18,90	19,25	19,45							

Problema 13.22. En enero de 2001 una población de ratones de campo constaba de 1000 individuos de 100 g de peso cada uno. Al final del primer año habían muerto la mitad de estos 1000 individuos adultos. En ese tiempo, las hembras produjeron 2000 crías de 10 g de peso medio, de las cuales murieron 1000 al poco tiempo. A final de año el peso de los adultos era igual a 110 g. ¿Cuál fue la producción secundaria de la especie durante el año 2001? [Nota: suponemos que (1) los adultos pesan 100 g en el momento que mueren; (2) las crías pesan 10 g en el momento que mueren; y (3) todas las crías se convierten en adultos al final del año.]

Problema 13.23. El producto de la pesca en todos los océanos del mundo es de alrededor de 27 millones de toneladas de MO seca. (a) Si la producción primaria neta media de los océanos vale $142 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ (Schlesinger 1997), ¿qué fracción de esta PPN se extrae en forma de pesca? (b) ¿Cómo se explica que esta fracción sea tan pequeña y que, al mismo tiempo, se esté cerca (o se haya llegado ya) al límite de las capturas? Superficie de los océanos: 363 millones de km^2 .

Problema 13.24. Utilizar el *applet* 13.1 para analizar el efecto que tiene un aumento de la cantidad de fósforo total sobre la producción primaria y sobre la profundidad de la zona fótica de un lago. [Nota: utilizar los parámetros del problema 13.14 en condiciones de estratificación con las siguientes cantidades de P: 1,5, 3, 6, 12, 24, 48, 96, 192, 384 y $768 \text{ g PO}_4\cdot\text{m}^{-2}$; realizar la simulación hasta los 30 días.]

Problema 13.25. Estudiar el efecto de la profundidad del lago sobre su producción primaria. Para ello inicializar el *applet* 13.1 con los datos del problema anterior, pero con $2 \text{ g PO}_4\cdot\text{m}^{-2}$ en el lago distribuidos uniformemente en el perfil vertical. A continuación realizar simulaciones con profundidades de entre 10 y 100 m, considerando en cada caso que la mezcla llega hasta el fondo. ¿Cómo varía la producción primaria del lago? [Nota: considerar un horizonte temporal de 30 días como en el problema anterior.]

Problema 13.26. Hemos visto en el problema anterior que la producción primaria disminuye con la profundidad del lago y que la principal causa es la disminución de la concentración de P cuando aumenta su profundidad. Diseñar un experimento con el *applet* que permita averiguar si existe un efecto de la profundidad sobre la producción primaria que no sea debido a una menor concentración de P.

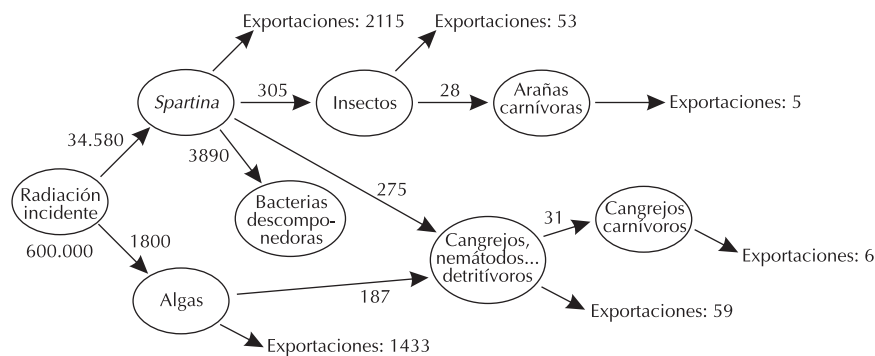
Problema 13.27. En su tesis doctoral, Guasch (1995) estudió la producción primaria en la riera de la Solana, un tributario del río Ter. Entre otras cosas, midió una producción primaria bruta (PPB) de $433 \text{ g O}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ en unos biofilms sometidos a unas condiciones normales (control) y de $974 \text{ g O}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ en condiciones de enriquecimiento de nutrientes. Este torrente recibe una radiación anual de $80 \text{ Kcal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$. ¿Cuál es la eficiencia de conversión de la energía solar en biomasa de los productores primarios de los biofilms en las dos condiciones estudiadas?

Problema 13.28. Se ha determinado que la descomposición de las hojas de encina tiene una constante de descomposición $k = 0,60 \text{ año}^{-1}$ a 25°C y que ésta varía exponencialmente con la temperatura con $Q_{10} = 2,1$. En el encinar de Poblet (Tarragona) la temperatura media de invierno (enero a marzo) es de $5,5^\circ\text{C}$, la de primavera (abril a junio) de $13,5^\circ\text{C}$, la de verano (julio a septiembre) $19,8^\circ\text{C}$ y la de otoño (octubre a diciembre) de $9,0^\circ\text{C}$. Si preparásemos una cierta cantidad M de hojarasca de encina el primer día de invierno y la dispusiéramos en bolsas de descomposición en el suelo del bosque, ¿qué cantidad se esperaría encontrar al final de cada una de las cuatro estaciones del año?

Problema 13.29. García-Pausas *et al.* (2004) aplicaron el método de la bolsa de hojarasca para estimar las tasas de descomposición de hojas de pino carrasco (*Pinus halepensis*) en Maials (Lérida) y en Montesquiu (Barcelona). Se observó que, al cabo de 16 meses, en Maials quedaba el 87% de la masa inicial de las muestras, mientras que en Montesquiu el porcentaje era del 63%. (a) ¿Cuál es la tasa de descomposición de la hojarasca de pino carrasco en estas dos localidades? (b) ¿Cuánto tiempo deberá transcurrir para que el contenido de las bolsas sea la mitad del inicial? ¿a qué se pueden deber las diferencias entre las dos zonas?

Problema 13.30. Gallardo & Merino (1993) estudiaron la descomposición de hojas de distintas especies en Doñana (500 mm de precipitación anual) y en la Saucedá (1600 mm). Para *Fraxinus angustifolia* al cabo de 2 años quedaba el 38% de la masa de hojas inicial en Doñana y el 6% en la Saucedá; para *Cistus libanotis*, los valores fueron del 73% y del 49% en Doñana y la Saucedá, respectivamente. ¿Cuál es el valor de la tasa de descomposición para estas dos especies en las dos localidades? Buscar el artículo original e interpretar los resultados.

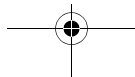
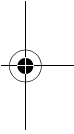
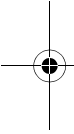
Problema 13.31. En la figura siguiente se presentan los resultados de uno de los primeros estudios sistemáticos del flujo de energía en un ecosistema, correspondiente a una zona húmeda en Georgia, EE.UU. (Teal 1962). [Nota: sólo se representan los flujos principales entre niveles tróficos o grupos de organismos, no las pérdidas por respiración. Las exportaciones se refieren a exportaciones de energía fuera del ecosistema estudiado. Las unidades son $\text{kcal}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$.] Determinar: (a) ¿cuál es la producción primaria bruta de este ecosistema? ¿y la neta? (b) ¿cuál es la eficiencia de los productores primarios en relación a la radiación solar incidente? (c) ¿cuánto vale la producción secundaria del ecosistema (incluyendo los animales comedores de detritos vegetales)? (d) ¿cuál es la eficiencia trófica de los insectos? ¿y la de los cangrejos carnívoros? (e) ¿cuánto valen las pérdidas por respiración de *Spartina*? ¿y las de las arañas carnívoras? (f) En el diagrama se han representado sólo los flujos principales. ¿Se podría añadir alguna flecha más que, aunque pequeña, seguro que existe?

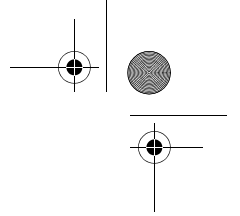


Problema 13.32. Rey *et al.* (2002) estudiaron en detalle la respiración del suelo de un bosque de *Quercus cerris* en el centro de Italia. Para estudiar los distintos componentes de la respiración del suelo establecieron cuatro tratamientos: control, eliminación de las raíces de las parcelas, eliminación de la hojarasca, y eliminación de raíces y hojarasca; y de esta manera estimaron la contribución individual de las raíces, la hojarasca y la materia orgánica del suelo (MOS). A partir de estos experimentos, los autores calcularon los exponentes (μ) de las relaciones entre la respiración de los distintos componentes y la temperatura: $0,084^{\circ}\text{C}^{-1}$ para la respiración total, $0,075^{\circ}\text{C}^{-1}$ para la de las raíces, $0,126^{\circ}\text{C}^{-1}$ para la de la hojarasca, y $0,107^{\circ}\text{C}^{-1}$ para la de la materia orgánica del suelo. (a) Calcular las Q_{10} correspondientes. ¿Qué proceso es más sensible a la temperatura? (b) Sabiendo que en general la respiración del suelo supone el mayor componente de la respiración de un bosque (véase también el problema 13.19), ¿qué implicaciones se pueden sacar de estos resultados en relación a los posibles efectos del cambio climático?

Problema 13.33. En reconocimiento a la extraordinaria trayectoria científica de Ramon Margalef, la Generalitat de Cataluña instituyó en 2005 el premio “Ramon Margalef” de Ecología y Ciencias Ambientales. En su primera edición se premió al prestigioso ecólogo marino norteamericano Paul K. Dayton, que ha desarrollado la mayor parte de su carrera científica en la Scripps Institution of Oceanography de California. Dayton cuenta con contribuciones muy importantes en el ámbito de la dinámica de comunidades, especialmente en el estudio de los efectos de las interacciones biológicas (depredación, competencia) y de las perturbaciones en las comunidades bénticas de la costa del Pacífico en Estados Unidos (Dayton 1971, por ejemplo) y de la Antártida. En algunos estudios, como el que inspira este problema, se ocupó también de las transferencias de energía entre niveles tróficos. Dayton *et al.* (1974) midieron la energía utilizada en respiración, crecimiento y reproducción en varias especies de depredadores (todos asteroideos, excepto *Austrodoris mcmurdensis*, que es un nudibranquio) de una comunidad dominada por esponjas en las costas antárticas. A partir de los datos de la tabla siguiente, calcular: (a) La eficiencia de producción para cada especie y para el conjunto de todas ellas. (b) La producción secundaria del conjunto de depredadores (en $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$).

Especie	Energía utilizada ($\text{kcal}\cdot 100 \text{ m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$)			Total consumido por los depredadores
	Respiración	Crecimiento	Reproducción	
<i>Odontaster meridionalis</i>	7,69	1,27	4,21	17,56
<i>Odontaster validus</i>	377,00	67,31	196,08	853,85
<i>Acodontaster conspicuus</i>	172,47	150,49	353,47	901,92
<i>Acodontaster hodgsoni</i>	1,26	0,54	2,12	5,24
<i>Perknaster fuscus antarcticus</i> (adulto)	7,03	11,05	19,74	50,43
<i>Perknaster fuscus antarcticus</i> (juvenil)	1,52	1,80	3,19	8,68
<i>Austrodoris mcmurdensis</i>	13,76	2,03	19,93	54,12





14. CICLOS DE MATERIA EN LOS ECOSISTEMAS

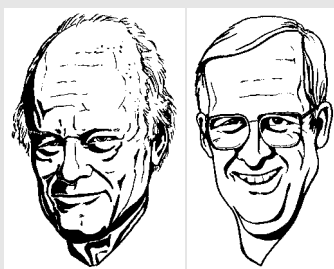
Como hemos visto en el capítulo anterior, el flujo de energía en los ecosistemas es, esencialmente, un flujo de carbono. Pero los organismos no están constituidos únicamente de carbono, sino que contienen muchos otros elementos químicos en cantidades importantes, los cuales conocemos con el nombre genérico de **nutrientes**. El punto de entrada de los nutrientes en el ecosistema es también a través de los productores primarios. A partir de éstos la circulación de nutrientes sigue la misma ruta que la energía: cuando un animal come a otro organismo está adquiriendo la energía contenida en sus enlaces de carbono, pero también está tomando su nitrógeno, fósforo, azufre, etc. El punto clave de la circulación de nutrientes radica en el hecho de que las plantas pueden adquirir nutrientes en su **forma mineral**, pero no en su forma orgánica: una planta necesita nitrógeno en forma de NO_3^- o de NH_4^+ y fósforo en forma de PO_4^{3-} , por ejemplo; de nada le sirve una buena ración de proteínas. Los nutrientes contenidos en la materia orgánica deben ser **mineralizados** (transformados en sus formas minerales) para que las plantas los puedan aprovechar de nuevo.

En efecto, la principal diferencia entre el flujo de energía y el de materia en los ecosistemas es que el primero es unidireccional, mientras que el segundo es **cíclico**. La energía procede de la luz del sol, fluye a través de la cadena trófica y se acaba disipando como energía térmica. Por el contrario, los nutrientes son reutilizados una y otra vez, en una circulación cíclica. Ciertamente es que si se apagara la luz del sol la mayor parte de la vida de la Tierra desaparecería por carecer las plantas de la energía que les da vida. Pero no es menos cierto que sin los organismos descomponedores de la materia orgánica nos encontraríamos en la misma situación, puesto que a los productores primarios les faltarían muchas de las piezas con que fabricar sus cuerpos. En este capítulo trataremos la circulación de nutrientes en los ecosistemas, tanto terrestres como acuáticos. Los modelos que utilizaremos son los mismos modelos de compartimentos y flujos que hemos tratado en los dos capítulos precedentes.

14.1. ESTRUCTURACIÓN DE ECOSISTEMAS TERRESTRES Y ACUÁTICOS

Para que tenga lugar la producción primaria deben coincidir en el espacio y en el tiempo tres factores: (1) luz, (2) nutrientes y (3) algún organismo capaz de realizar la fotosíntesis. Los ecosistemas reciben la luz por arriba, de modo que, siendo lo demás igual, la fotosíntesis será mayor en los estratos superiores. Normalmente se distingue en el ecosistema una zona iluminada (o fótica) y una zona oscura (o afótica); la frontera entre ambas se suele establecer, de forma arbitraria, allí donde llega el 1% de la radiación solar incidente. Los nutrientes, por el contrario, tienden a estar en los estratos inferiores de los ecosistemas, ya que cuando forman parte de partículas la gravedad los empuja hacia abajo (sedimentación en lagos, caída de hojarasca en bosques). En la parte superior del ecosistema domina la producción sobre la respiración (es una zona autótrofa), mientras que en la parte inferior ocurre lo contrario (es una zona heterótrofa). La tendencia natural es, pues, que donde hay luz haya pocos nutrientes (arriba) y donde hay nutrientes haya poca luz (abajo). El eje vertical, que se suele denominar también eje luz-gravedad por las razones antes aludidas, es el principal factor de estructuración de los ecosistemas. Evidentemente, los organismos prosperarán mayoritariamente allí donde coincidan luz y

F. Herbert Bormann y Gene E. Likens



A estos dos ecólogos estadounidenses (Bormann nació en 1922 en Nueva York; Likens en 1935 en Pierceton, Indiana) les debemos una contribución que revolucionó completamente el estudio de los ecosistemas. En 1960, siendo profesor de botánica en el Dartmouth College (New Hampshire), Bormann concibió la idea de establecer el balance de nutrientes de un ecosistema utilizando una cuenca hidrológica impermeable como unidad de estudio y midiendo las entradas con la lluvia y las salidas con el agua de drenaje. Un año más tarde, Likens, por aquel entonces un joven limnólogo que todavía no había acabado el doctorado, llegó al Dartmouth College. De

esta manera comenzó una de las colaboraciones más largas (más de 40 años) y fructíferas de la historia de la ecología. La genial idea de Bormann se plasmó en el establecimiento, en 1963, de las cuencas experimentales de Hubbard Brook; estación experimental que sigue en activo y que ha revolucionado nuestra manera de estudiar y entender los ecosistemas. Entre las muchas contribuciones de los estudios realizados en esta estación, destaca el haber demostrado empíricamente que es posible estudiar la circulación de nutrientes a nivel del ecosistema, haber establecido los efectos que diversos tipos de perturbaciones tienen sobre el balance de nutrientes de los bosques, y haber descubierto la lluvia ácida en Estados Unidos. A partir de la década de 1970 se establecieron muchas cuencas experimentales por todo el mundo siguiendo el ejemplo de Hubbard Brook; algunas de ellas en España (sierra de Prades y Montseny).

nutrientes. El **transporte vertical** (hacia arriba) de estos últimos es, pues, fundamental. Todo lo anterior es válido tanto para ecosistemas terrestres como para ecosistemas acuáticos (Figura 14.1), pero hay otras características que los diferencian:

(1) **Espesores de la zona iluminada y de la zona oscura.** La luz es absorbida por los organismos fotosintetizadores y por el medio. El aire absorbe poco la luz, mientras que el agua la absorbe mucho más. En los ecosistemas acuáticos, aunque no haya organismos, la zona fótica nunca se extiende más allá de 200 metros, y normalmente es mucho menos profunda. En los ecosistemas terrestres la zona iluminada suele llegar hasta el suelo, y su profundidad viene determinada por la altura de los árboles más altos (unos 100 metros como máximo). Por el contrario, la zona oscura es mucho mayor en los ecosistemas acuáticos que en los terrestres: los océanos tienen, en promedio, varios kilómetros de profundidad, mientras que la capa viva de los ecosistemas terrestres no alcanza más allá de unos pocos metros de suelo. Este hecho tiene importantes consecuencias para el reciclaje de los nutrientes: en el océano éstos pueden llegar a estar muy lejos físicamente de la zona iluminada, lo cual dificulta su retorno a ella.

(2) **Sistema de transporte de nutrientes a la zona iluminada.** En los ecosistemas acuáticos (lagos, océanos) son procesos físicos los que provocan el ascenso de los nutrientes. En los ecosistemas terrestres, por el contrario, son los propios organismos los que transportan los nutrientes a la zona iluminada. Los ecosistemas terrestres están dominados por plantas vasculares, organismos con un sistema de transporte muy eficaz, el xilema, que les permite transportar agua, pero también nutrientes, desde las raíces hasta las hojas. Esto confiere a estos organismos, y por extensión a los ecosistemas terrestres, una independencia del medio externo de la que carecen sus homólogos acuáticos.

(3) **Organismos fotosintetizadores.** En los ecosistemas acuáticos los organismos fotosintetizadores son algas y bacterias unicelulares (fitoplancton), mientras que en los terrestres la función fotosintética recae fundamentalmente en las hojas, órgano especializado de organismos mucho mayores y estructuralmente más complejos.

Todo lo anterior pone de manifiesto una cierta superioridad de los ecosistemas terrestres respecto a los acuáticos en lo que atañe a la disponibilidad de nutrientes en la zona iluminada, lo cual se traduce en una mayor producción primaria (véase problema 13.4).

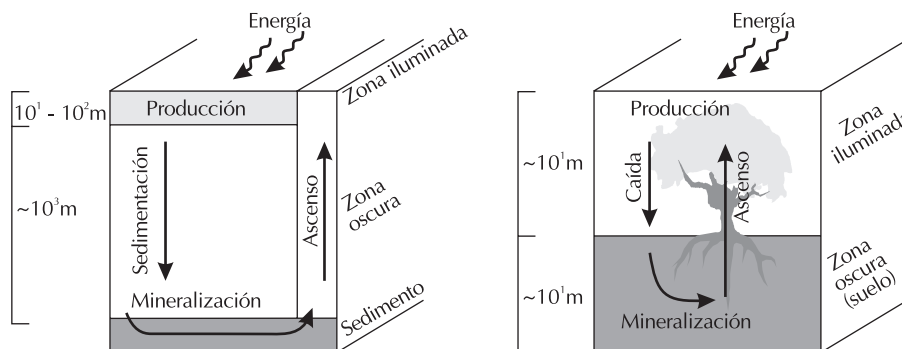


Figura 14.1. Esquema simplificado de la estructura de ecosistemas terrestres y de ecosistemas acuáticos.

Problema 14.1. (a) El mar Mediterráneo tiene una profundidad media de 1500 m y la zona fótica suele alcanzar los 100 m. La concentración de P en la zona fótica es de alrededor de $2 \mu\text{g P l}^{-1}$ y en la zona afótica de $8 \mu\text{g P l}^{-1}$. Calcular la proporción de P que se encuentra en una y otra zona (Margalef 1974). (b) En un encinar de Prades (Tarragona) la biomasa aérea tiene 77 kg P ha^{-1} , la biomasa subterránea 81 kg P ha^{-1} , y la materia orgánica del suelo 41 kg P ha^{-1} (Escarré *et al.* 1999). Comparar la concentración de P total de este encinar con la del mar Mediterráneo, y calcular también qué proporción de P se encuentra en la zona fótica.

Solución

(a) En un m^2 de la zona fótica habrá la siguiente cantidad de P

$$\frac{2 \mu\text{g P}}{\text{l}} \cdot \frac{1000 \text{ l}}{1 \text{ m}^3} \cdot 100 \text{ m} \cdot \frac{1 \text{ g P}}{10^6 \mu\text{g P}} = 0,2 \frac{\text{g P}}{\text{m}^2}$$

Un cálculo análogo para la zona afótica proporciona un valor de $11,2 \text{ g P m}^{-2}$. Únicamente el 1,75% del P del mar Mediterráneo está en la zona iluminada y puede contribuir a la producción primaria.

(b) El P total es $77 + 81 + 41 = 199 \text{ kg P ha}^{-1}$, lo cual equivale a $19,9 \text{ g P m}^{-2}$, no muy diferente del valor para el Mediterráneo. Por lo que respecta a la fracción de este fósforo que se encuentra en la zona iluminada, ésta sería: $77/199 = 0,39$ (39%). Sin embargo, debemos añadir que el suelo mineral contiene una cantidad mucho mayor de P (del orden de 50-100 veces más) en forma de minerales insolubles que no son directamente aprovechables por la vegetación.

14.2. CICLO INTERNO DE NUTRIENTES EN ECOSISTEMAS TERRESTRES

Las plantas necesitan nutrientes minerales para poder vivir. Todos los nutrientes, excepto el C, son absorbidos mayoritariamente de la solución del suelo por las raíces. A este flujo de nutrientes se le conoce con el nombre genérico de **absorción** (Figura 14.2). Aunque fácil de definir, la absorción es muy difícil de medir, por lo que en general se estima por balance a partir del resto de flujos de nutrientes que veremos a continuación. Una parte de los nutrientes absorbidos los retiene la planta en sus partes perennes (**retención** en troncos, raíces, etc.), mientras que otra parte retorna al ecosistema (**retorno**). Este retorno se da por diversos mecanismos: (1) **senescencia y caída de tejidos**. La pérdida de partes de la planta (caída de hojarasca) o de la planta entera por senescencia y muerte es el principal mecanismo de retorno de nutrientes al suelo. A menudo, la planta reabsorbe una parte de los nutrientes de las hojas antes de que éstas caigan (**retranslocación o reciclaje**). (2) **Lavado**. El agua de lluvia disuelve o arrastra nutrientes hacia el suelo: son los flujos de trascolación (goteo directo de las copas al suelo) y de escorrentía cortical (agua que resbala por los troncos). (3) **Consumo por herbívoros**. Éstos suelen consumir una pequeña proporción de la producción primaria neta (1-10%), aunque la fracción puede ser mayor en praderas o en pastos para el ganado. De este flujo, sólo el material consumido que no se traduce

en producción secundaria de herbívoros corresponde a retorno de nutrientes (véase apartado 13.4). (4) **Perturbaciones.** Las perturbaciones en general y los incendios en particular son otra vía de retorno de los nutrientes al suelo; su importancia depende de la magnitud y frecuencia de las perturbaciones.

En general, los nutrientes que han retornado por una u otra vía al suelo aún no son aprovechables por las plantas, ya que se encuentran en sus formas orgánicas (una excepción es el caso de los incendios). Es necesario, pues, que se produzca la **mineralización** de estos nutrientes. Este proceso lo empiezan animales que comen y trocean la materia orgánica muerta y lo finalizan hongos y bacterias que utilizan una parte de los nutrientes para producir sus cuerpos y el resto lo excretan en forma de compuestos inorgánicos a la solución del suelo, desde donde pueden ser absorbidos de nuevo por las plantas.

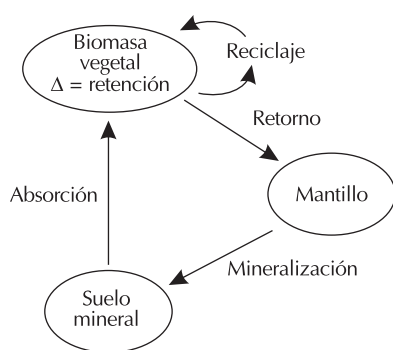


Figura 14.2. Esquema simplificado del ciclo interno de nutrientes en ecosistemas terrestres.

Resumiendo, en un ecosistema forestal o arbustivo se pueden establecer las siguientes relaciones entre los anteriores flujos de nutrientes:

- (1) Retorno = caída de hojarasca + lavado de copas + consumo herbívoros + perturbaciones
- (2) Retención = nutrientes en la madera producida cada año
- (3) Absorción = Retención + Retorno
- (4) Requerimiento = Retención + nutrientes en las hojas, flores y frutos del año
- (5) Reciclaje = Requerimiento – Absorción

Problema 14.2. Schlesinger (1997) recoge los principales flujos de N de la parte aérea de un chaparral de 22 años de edad cerca de Santa Bárbara, California. Calcular el retorno, la retención, la absorción, el requerimiento y el reciclaje de N en la parte aérea de este ecosistema.

Flujo	kg N·ha ⁻¹ ·año ⁻¹
Retención en troncos	1,66
Retención en ramas	1,18
Incorporación a hojas nuevas	9,35
Incorporación a flores y frutos	0,92
Caída de hojarasca	6,65
Mortalidad de ramas	0,22
Lavado de copas	0,43

Solución

(1) Retorno = caída de hojarasca + lavado de copas + mortalidad ramas = $6,65 + 0,43 + 0,22 = 7,30$ kg N·ha⁻¹·año⁻¹

En el retorno no hemos tenido en cuenta el consumo de herbívoros (bajo en este matorral) ni las perturbaciones (no hubo ninguna de importancia en el periodo estudiado).

(2) Retención = retención en troncos + retención en ramas = $1,66 + 1,18 = 2,84$ kg N·ha⁻¹·año⁻¹

(3) Absorción = Retención + Retorno = $2,84 + 7,30 = 10,14$ kg N·ha⁻¹·año⁻¹

(4) Requerimiento = Retención + inc. hojas nuevas + inc. flores y frutos = $2,84 + 9,35 + 0,92 = 13,11$ kg N·ha⁻¹·año⁻¹

(5) Reciclaje = Requerimiento – Absorción = $13,11 - 10,14 = 2,97$ kg N·ha⁻¹·año⁻¹ (el 23% del requerimiento).

Cabe recordar que todos estos flujos de nutrientes se refieren únicamente a la parte aérea; la subterránea es menos conocida, aunque también importante, particularmente en un matorral seco como éste.

14.3. ENTRADAS Y SALIDAS DE NUTRIENTES EN ECOSISTEMAS TERRESTRES

El ciclo interno de nutrientes visto en el apartado anterior no es perfecto, ya que, en general, una parte de los nutrientes se pierde fuera del ecosistema. De modo análogo, el ecosistema recibe nutrientes del exterior que pueden compensar dichas pérdidas. El estudio del balance de nutrientes en ecosistemas terrestres era un tema de muy difícil abordaje hasta que a unos investigadores norteamericanos (Bormann y Likens, entre otros) se les ocurrió utilizar **cuencas hidrológicas** como unidades de estudio. El balance de agua de una cuenca hidrológica se puede descomponer en los siguientes flujos

$$P = Q + E_A + G + \Delta S \quad 14.1$$

Donde P es la precipitación, Q el drenaje superficial, E_A la **evapotranspiración real**, G la recarga de los acuíferos subterráneos y ΔS la variación del contenido de agua en el suelo entre el inicio y el final del periodo considerado. Si la cuenca se encuentra en una zona de rocas impermeables, G será próxima a cero. Además, si el balance se establece para periodos de tiempo suficientemente largos, con una humedad del suelo parecida al inicio y al final (años hidrológicos), también ΔS será cercana a cero, con lo cual

$$P \approx Q + E_A \quad 14.2$$

De estos tres flujos, P y Q son fáciles de medir en una cuenca; E_A , por el contrario, es muy difícil de medir. Así, a menudo se utiliza el balance de agua en cuencas hidrológicas impermeables para la estimación de E_A . Este término incluye la transpiración de las plantas y la evaporación de agua del suelo, de la superficie de las plantas mojadas y del agua libre en caso de haberla.

La evapotranspiración real es un flujo de agua sin nutrientes asociados. Por tanto, la medida de P y Q y de las concentraciones de nutrientes en estos dos flujos permite estimar el balance de nutrientes de la cuenca, al menos de aquellos que no tengan un componente gaseoso importante. En los ecosistemas templados y húmedos una gran parte de las entradas y salidas de la mayoría de nutrientes ocurre con el flujo de agua. La lluvia, lejos de ser agua destilada, contiene, al igual que el agua de drenaje de la cuenca, gran cantidad de nutrientes particulados y en solución.

Además de las entradas y salidas de nutrientes con el agua de lluvia y la escorrentía, hay otros flujos importantes de nutrientes entre los ecosistemas y el exterior (Figura 14.3). Para algunos elementos (P, Ca, Mg, K), el flujo más importante es la descomposición de los minerales de las rocas en formas solubles aprovechables por las plantas; proceso que se conoce con el nombre de meteorización. Otros elementos son aportados en cantidades apreciables desde la atmósfera, pero no a través del agua de la lluvia sino mediante la absorción de gases o el impacto de aerosoles y partículas sobre la vegetación. De estos flujos, el más importante es la fijación de N atmosférico que realizan algunas bacterias, ya sean de vida libre o simbióticas (p. ej., *Rhizobium* con plantas leguminosas). El ecosistema también pierde nutrientes en for-

ma gaseosa: C por respiración y N por desnitrificación o por incendios. Finalmente, el ecosistema puede ser explotado (por su madera, por ejemplo), lo cual conlleva una pérdida adicional de nutrientes.

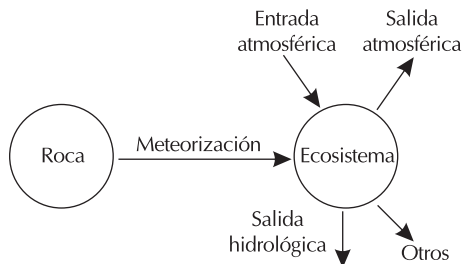


Figura 14.3. Esquema simplificado de los flujos de entrada y salida de nutrientes en los ecosistemas terrestres.

Problema 14.3. En la siguiente tabla se proporciona la concentración de algunas especies químicas en el agua de lluvia y en el agua de escorrentía de una cuenca de encinar de 51,6 ha de superficie en Prades (Tarragona). En el periodo 1986-1988 la precipitación anual fue de 596 l·m⁻² y el caudal medio de 0,72 l·s⁻¹ (Piñol 1990). Calcular: (a) la evapotranspiración real de la cuenca (b) el balance de N, Ca y S del ecosistema (en kg·ha⁻¹·año⁻¹). [Nota: (1) la concentración media en el agua de lluvia está ponderada por el volumen de precipitación de cada evento; (2) la concentración del agua de escorrentía está ponderada por el caudal del momento en que se tomó la muestra; (3) la concentración en la lluvia corresponde en realidad a la deposición global, que es la suma de los aportes con el agua de lluvia más la sedimentación gravitatoria (polvo) sobre los embudos de recogida.]

	Lluvia	Escorrentía
NO ₃ ⁻ (μM)	17	1,6
NH ₄ ⁺ (μM)	21	0
Ca ²⁺ (μM)	37	1411
SO ₄ ²⁻ (μM)	46	389

Solución

(a) El volumen de lluvia (en l·m⁻²) ya lo sabemos. Basta con pasar el de escorrentía a las mismas unidades

$$\text{escorrentía} = 0,72 \frac{\text{l}}{\text{s}} \cdot 51,6 \text{ ha} \cdot \frac{31.536.000 \text{ s}}{1 \text{ año}} \cdot \frac{1 \text{ ha}}{10.000 \text{ m}^2} = 44 \frac{\text{l}}{\text{m}^2 \cdot \text{año}}$$

Por tanto, la evapotranspiración real es

$$E_A = P - Q = 596 - 44 = 552 \frac{\text{l}}{\text{m}^2}$$

La mayor parte de agua de lluvia (93%) se evapora, y sólo una pequeña parte acaba en los arroyos (7%). Estas cifras son características de ecosistemas de zonas áridas y semiáridas, donde las plantas utilizan (transpiran) la práctica totalidad del agua disponible.

(b) Calcularemos el balance de nutrientes como la diferencia entre la entrada con el agua de lluvia y la exportación en el agua de drenaje. El flujo será el producto de la concentración por el caudal correspondiente. Veámoslo en el caso del Ca:

$$\begin{aligned} \text{entradas} = \text{lluvia} \cdot \text{conc.} &= 596 \frac{\text{l}}{\text{año} \cdot \text{m}^2} \cdot \frac{37 \mu\text{mol Ca}^{2+}}{1} \cdot \frac{40 \mu\text{g Ca}}{1 \mu\text{mol Ca}^{2+}} \cdot \frac{1 \text{ kg Ca}}{10^9 \mu\text{g Ca}} \cdot \frac{10^4 \text{ m}^2}{1 \text{ ha}} = \\ &= 8,8 \frac{\text{kg Ca}}{\text{año} \cdot \text{ha}} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{salidas} = \text{escorr.} \cdot \text{conc.} &= 44 \frac{\text{l}}{\text{año} \cdot \text{m}^2} \cdot \frac{1411 \mu\text{mol Ca}^{2+}}{1} \cdot \frac{40 \mu\text{g Ca}}{1 \mu\text{mol Ca}^{2+}} \cdot \frac{1 \text{ kg Ca}}{10^9 \mu\text{g Ca}} \cdot \frac{10^4 \text{ m}^2}{1 \text{ ha}} = \\ &= 24,8 \frac{\text{kg Ca}}{\text{año} \cdot \text{ha}} \end{aligned}$$

Por lo tanto el balance será

$$\text{balance} = \text{entradas} - \text{salidas} = 8,8 - 24,8 = -16,0 \frac{\text{kg Ca}}{\text{año} \cdot \text{ha}}$$

El cálculo para los otros elementos es similar, sólo hay que tener en cuenta que para establecer el balance de N hay que sumar los flujos de NO_3^- y de NH_4^+ . Los resultados están en la tabla siguiente.

	Lluvia	Escorrentía	Balance
N (kg·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)	3,2	0,01	3,2
Ca (kg·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)	8,8	24,8	-16,0
S (kg·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)	4,4	5,5	-1,1

El N es fuertemente retenido en la cuenca, como corresponde a un encinar en crecimiento, ávido de un nutriente esencial como el N. El Ca, en cambio, es exportado en gran cantidad; la mayor parte del flujo de salida proviene de la meteorización de la roca madre. Finalmente, hay una pequeña pérdida de S el cual posiblemente proceda de la deposición seca de S (impacto de aerosoles, absorción de SO_2), puesto que casi no hay S en la roca madre.

14.4. CIRCULACIÓN DE NUTRIENTES EN ECOSISTEMAS AGRÍCOLAS

A pesar de tratarse de ecosistemas terrestres, los ecosistemas agrícolas tienen unas peculiaridades que los hacen especialmente interesantes desde el punto de vista del ciclo de nutrientes. La cosecha rompe el ciclo interno de nutrientes del ecosistema e impide el retorno al suelo de gran parte de éstos. Así, si no se hiciera nada para evitarlo, la provisión de nutrientes disponibles se iría agotando y el rendimiento de los cultivos disminuiría. En realidad, estos nutrientes se reponen mediante la **fertilización** de los campos. En la actualidad el empleo de fertilizantes en la agricultura es uno de los flujos más importantes de nutrientes a nivel planetario, por lo que merece sin duda nuestra atención.

Los principales elementos que se utilizan en fertilización son el N, el P y el K, aunque en algunas zonas y para algunos cultivos determinados son necesarios otros elementos, pero siempre en menor cantidad. Las necesidades de abonado varían según las especies cultivadas y según la productividad de las mismas. Idealmente, la fertilización debería compensar exactamente las pérdidas de nutrientes (básicamente con las cosechas). Si se fertilizara en menor cantidad se estaría limitando la producción futura de la plantación; si se hiciera en exceso se estaría perdiendo dinero y contaminando el suelo, las aguas subterráneas y la atmósfera. Los nutrientes pueden añadirse en su forma mineral (NO_3^- , K^+ , PO_4^{3-} , ...) o en su forma orgánica (estiércol, compost).

Fertilización mineral

Generalmente la concentración de N en un abono mineral se indica como el porcentaje de N, la concentración de P como el porcentaje de P soluble como si todo estuviera en la forma P_2O_5 y la concentración de K como el porcentaje de K soluble como si todo estuviera en la forma K_2O . A menudo los fertilizantes minerales se presentan en formulaciones compuestas, las cuales contienen dos o tres de los nutrientes principales. La concentración de N, P y K se indica con tres cifras, separadas por un guión y siempre en este mismo orden: así, por ejemplo, un fertilizante que fuera 7-5-21 indicaría que contiene un 7% de N, un 5% de P en forma P_2O_5 y un 21% de K en forma K_2O .

Problema 14.4. Un agricultor desea añadir exactamente 100 kg de N, 25 kg de P y 80 kg de K a un campo de 1 ha. Para ello dispone tres fertilizantes distintos: (1) abono compuesto 15-15-15; (2) urea ($CO(NH_2)_2$) comercial de una riqueza del 98%; (3) KCl comercial de una riqueza del 96%. ¿Qué cantidad debe aplicar de cada uno de los tres fertilizantes?

Solución. El único abono que contiene P es el 15-15-15; por lo tanto, añadiremos éste en primer lugar hasta completar la dosis requerida de P

$$25 \text{ kg P} \cdot \frac{142 \text{ kg } P_2O_5}{62 \text{ kg P}} \cdot \frac{100 \text{ kg } 15-15-15}{15 \text{ kg } P_2O_5} = 382 \text{ kg } 15-15-15$$

Estos 382 kg de 15-15-15 también aportan las siguientes cantidades de N y de K:

$$382 \text{ kg } 15-15-15 \cdot \frac{15 \text{ kg N}}{100 \text{ kg } 15-15-15} = 57,3 \text{ kg N}$$

$$382 \text{ kg } 15-15-15 \cdot \frac{15 \text{ kg } K_2O}{100 \text{ kg } 15-15-15} \cdot \frac{78 \text{ kg K}}{94 \text{ kg } K_2O} = 47,5 \text{ kg K}$$

Por lo tanto, si deseáramos añadir 100 kg N y ya ponemos 57,3 con el 15-15-15, basta con añadir la diferencia (42,7 kg) en forma de urea

$$42,7 \text{ kg N} \cdot \frac{60 \text{ kg urea pura}}{28 \text{ kg N}} \cdot \frac{100 \text{ kg urea comercial}}{98 \text{ kg urea pura}} = 93,4 \text{ kg urea comercial}$$

Finalmente, si deseáramos añadir 80 kg K y ya hemos puesto 47,5 con el 15-15-15, falta añadir la diferencia (32,5 kg) con el cloruro de potasio comercial

$$32,5 \text{ kg K} \cdot \frac{74,5 \text{ kg KCl puro}}{39 \text{ kg K}} \cdot \frac{100 \text{ kg KCl comercial}}{96 \text{ kg KCl puro}} = 64,7 \text{ kg KCl comercial}$$

En resumen, el agricultor debe aplicar 382 kg del fertilizante compuesto 15-15-15, 93,4 kg de urea comercial y 64,7 kg de KCl comercial.

Fertilización orgánica

La aplicación en agricultura de nutrientes minerales significa proporcionar lo que la planta necesita en último término: NO_3^- , K^+ , PO_4^{3-} , etc. El inconveniente es que estos compuestos son solubles y se pueden perder por lavado de los suelos; problema que se agudiza si la fertilización no se reparte en el tiempo sino que se limita a una o pocas aplicaciones. Si observamos de nuevo la Figura 14.2, que resume el ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres, veremos que existe una alternativa a la fertilización mineral que no tiene este problema. En efecto, si añadimos materia orgánica obtendremos nutrientes minerales de forma continuada a medida que ésta vaya siendo mineralizada. En la agricultura convencional suele primar la fertilización mineral, mientras que en la agricultura ecológica sólo está permitida la fertilización orgánica (rigurosamente en el caso del N, aunque se permite el uso esporádico de fuentes adicionales y naturales de P y K).

Problema 14.5. Un agricultor desea añadir $100 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ a un campo de cítricos ecológicos de 0,75 ha de superficie. Para ello dispone únicamente de 7000 kg (peso fresco) de estiércol de ovino, el cual contiene un 65% de humedad y un 4% de N (respecto al peso seco). La descomposición del N de este estiércol una vez aplicado sigue una ley de primer orden con una constante de mineralización de $0,6 \text{ año}^{-1}$. ¿Es esta cantidad suficiente?

Solución. Veamos la cantidad de N que contienen los 7000 kg de estiércol

$$\frac{7000 \text{ kg est. fresco}}{0,75 \text{ ha}} \cdot \frac{35 \text{ kg est. seco}}{100 \text{ kg est. fresco}} \cdot \frac{4 \text{ kg N}}{100 \text{ kg est. seco}} = \frac{131 \text{ kg N en forma de estiércol}}{\text{ha}}$$

Pero no todo este nitrógeno se liberará en el primer año después de la aplicación, sino que se liberará según

$$N_t = N_0 \cdot e^{-k \cdot t}$$

donde N_0 es la cantidad de N presente inicialmente en el estiércol, N_t es la cantidad de N al cabo de un tiempo t y k es la constante de mineralización del N del estiércol ($0,6 \text{ año}^{-1}$, en este caso). Por tanto, al cabo de un año todavía quedará la siguiente cantidad de N en el estiércol

$$N_1 = 131 \cdot e^{-0,6 \cdot 1} = 71,9 \frac{\text{kg N en forma de estiércol}}{\text{ha}}$$

La diferencia $131 - 71,9 = 59,1 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1}$ es la cantidad de N liberado durante el primer año. Esta cantidad es menor que el objetivo de fertilización del agricultor ($100 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$) y, por tanto, la cantidad de estiércol disponible no es suficiente. Obsérvese que aunque en el primer año no se cumple el objetivo de fertilización, el resto de N añadido no se pierde, sino que sigue en el campo. En años sucesivos se seguirá mineralizando y aportará nutrientes al cultivo, aunque a una tasa menor. El objetivo final de la agricultura ecológica es retornar la fertilidad a los suelos mediante este proceso de enriquecimiento del suelo en materia orgánica.

14.5. CIRCULACIÓN DE NUTRIENTES EN ECOSISTEMAS ACUÁTICOS

En este apartado consideraremos el ecosistema pelágico de lagos y océanos, dominado por comunidades planctónicas. El esquema básico de circulación de nutrientes es el mismo que en los ecosistemas terrestres, puesto que, en realidad, todos los organismos tienen las mismas necesidades y las leyes de la física son las mismas en todas partes. Como hemos visto ya, lo que diferencia la circulación de nutrientes en los ecosistemas terrestres y en los acuáticos es la importancia relativa de los distintos procesos y los mecanismos concretos por los que éstos se llevan a cabo.

Las algas y bacterias del fitoplancton absorben nutrientes minerales del agua (**absorción**) en el proceso de la producción primaria. Este plancton vegetal es fuertemente consumido por el zooplancton herbívoro (**consumo**), lo cual diferencia estos ecosistemas de los terrestres, en los que el herbivorismo es, en general, menos importante. El consumo de fitoplancton y la propia actividad del zooplancton produce una cierta liberación de nutrientes (**excreción**), los cuales pueden ser utilizados de nuevo por los productores primarios. Fitoplancton, zooplancton y sus detritos particulados tienen tendencia a hundirse (**sedimentación**), por lo que, si la columna de agua tiene una cierta profundidad, acaban desapareciendo de la zona iluminada. Eventualmente, toda la materia orgánica muerta que llega al fondo bien se descompone (**mineralización**), bien acaba incorporándose al sedimento. El ciclo se cierra con el **ascenso** de los nutrientes minerales desde las capas profundas nuevamente hasta la zona iluminada (Figura 14.4). Este ascenso tiene lugar mediante procesos físicos y puede ocurrir en el mismo lugar o en zonas muy alejadas de donde se depositaron los nutrientes. En lagos, la mezcla de agua que se produce cuando se iguala la temperatura de las distintas capas (o estratos) del lago es el principal mecanismo de ascenso de nutrientes. En los océanos el agua profunda se forma preferentemente en algunas zonas del globo (p. ej., Atlántico Norte), viaja grandes distancias y retorna a la superficie en las denominadas **zonas de afloramiento**, de gran productividad planctónica y también pesquera (costa del Sáhara, Perú,...). Las distancias y tiempos implicados en esta circulación son fenomenales, del orden de decenas de miles de kilómetros y miles de años.

La tendencia natural de los ecosistemas acuáticos es a empobrecerse en nutrientes, puesto que una parte de los mismos acaba en las zonas profundas e incluso en el sedimento, lejos del alcance de los productores primarios. Para mantener una cierta fertilidad es necesario el ascenso de los nutrientes de las zonas profundas o el aporte de nutrientes desde fuera del ecosistema. Estos aportes externos provienen, de forma natural, de los ecosistemas terrestres circundantes. El hombre contribuye a acelerar este proceso con la contaminación.

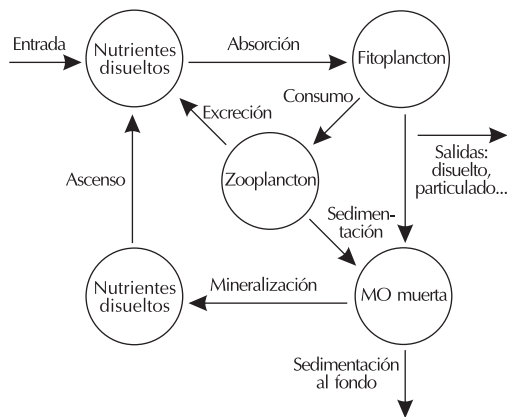


Figura 14.4. Esquema simplificado de la circulación de nutrientes en un lago.

Problema 14.6. En un lago poco profundo se consideran tres compartimentos para el P: X_1 es la cantidad de P inorgánico, X_2 es la cantidad de P en el fitoplancton y X_3 es la cantidad de P en el zooplancton (incluyendo el material detritico). En el equilibrio se tiene: $X_1^* = 0,2 \mu\text{M}$, $X_2^* = 0,3 \mu\text{M}$ y $X_3^* = 2,0 \mu\text{M}$. También se sabe que el tiempo de residencia del P en X_3 es de 4 días. Las transferencias entre el fitoplancton y el zooplancton/material detritico (X_2 a X_3) son proporcionales tanto a la cantidad de fitoplancton como a la de zooplancton. La mineralización de P y la producción primaria siguen una ley de primer orden respecto a X_3 y X_1 , respectivamente. En un determinado momento se añade P inorgánico al lago de forma que, instantáneamente, X_1 pasa a $0,25 \mu\text{M}$. No obstante, los parámetros que afectan las transformaciones de las distintas formas de P no cambian. Cuando se llegue a la nueva situación de equilibrio, ¿qué cantidad de P habrá en cada compartimento? (adaptado de Harte 1985).

Solución. Dibujemos en primer lugar el diagrama del ciclo que describe el enunciado:

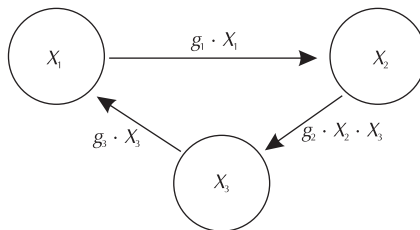


Figura 14.5. Esquema del modelo de compartimentos y flujos del lago del problema 14.6.

Puesto que el lago es poco profundo, consideraremos que la zona fótica llega hasta el fondo y que todo él está mezclado en todo momento. Supondremos también que no hay entradas ni salidas de P en el lago. En el equilibrio el flujo de entrada de cada compartimento es igual al de salida, luego¹¹

$$\begin{aligned} g_3 \cdot X_3 &= g_1 \cdot X_1 \\ g_1 \cdot X_1 &= g_2 \cdot X_2 \cdot X_3 \\ g_2 \cdot X_2 \cdot X_3 &= g_3 \cdot X_3 \end{aligned}$$

11. Para facilitar la notación en este problema se ha obviado el asterisco para designar la situación de equilibrio en los compartimentos.

Utilizaremos la situación inicial, en la que conocemos X_i para calcular los coeficientes g_i , y utilizaremos estos coeficientes para calcular los contenidos de los compartimentos en la nueva situación de equilibrio (X_i'). En primer lugar, como sabemos el tiempo de residencia del P en X_3 podemos calcular g_3

$$\text{tiempo de residencia} = 4 \text{ días} = \frac{\text{contenido}}{\text{flujo}} = \frac{X_3}{g_3 \cdot X_3} \Rightarrow g_3 = 0,25 \text{ día}^{-1}$$

La tercera ecuación anterior nos permite calcular g_2

$$g_2 = \frac{g_3 \cdot X_3}{X_2 \cdot X_3} = \frac{g_3}{X_2} = \frac{0,25}{0,3} = 0,83 \text{ día}^{-1} \cdot \mu\text{M}^{-1}$$

Y con la primera averiguamos el valor de g_1

$$g_1 = \frac{g_3 \cdot X_3}{X_1} = \frac{0,25 \cdot 2}{0,2} = 2,5 \text{ día}^{-1}$$

Ahora ya conocemos las tres g_i . Si añadimos una cierta cantidad de P a X_1 , este P no permanecerá allí sino que empezará a repartirse por el resto de compartimentos siguiendo las reglas que acabamos de deducir. Al cabo de un cierto tiempo tendremos una nueva situación de equilibrio, X_i' . Aunque disponemos de tres ecuaciones con tres incógnitas

$$\begin{aligned} -g_1 \cdot X_1 + g_3 \cdot X_3 &= 0 \\ g_1 \cdot X_1 - g_2 \cdot X_2 \cdot X_3 &= 0 \\ g_2 \cdot X_2 \cdot X_3 - g_3 \cdot X_3 &= 0 \end{aligned}$$

observamos que la suma de la segunda ecuación con la tercera da la primera ecuación cambiada de signo. Por lo tanto, el sistema es indeterminado y admite infinitas soluciones. Afortunadamente, disponemos de una ecuación adicional, ya que el sistema no intercambia P con el exterior

$$P \text{ total} = X_1 + X_2 + X_3$$

En el caso que nos ocupa, descartamos la segunda ecuación y añadimos esta última, con lo que tenemos

$$\begin{aligned} -2,5 \cdot X_1' + 0,25 \cdot X_3' &= 0 \\ 0,83 \cdot X_2' - 0,25 &= 0 \\ X_1' + X_2' + X_3' &= 2,55 \end{aligned}$$

La solución de este sistema de ecuaciones (véase apéndice matemático) nos da la situación en el nuevo equilibrio: $X_1' = 0,20 \mu\text{M}$, $X_2' = 0,30 \mu\text{M}$ y $X_3' = 2,05 \mu\text{M}$.

14.6. CIRCULACIÓN DE NUTRIENTES EN LOS RÍOS

En los ecosistemas terrestres y acuáticos que hemos tratado hasta ahora la circulación de nutrientes tiene lugar fundamentalmente en el eje vertical: en bosques y lagos los nutrientes ascienden y luego sedimentan a un punto no muy alejado del sitio desde el cual ascendieron previamente. En realidad esto no es exactamente así, sino que siempre se produce un cierto **transporte lateral**, en el eje horizontal. En los ríos, el transporte en el eje horizontal pasa a ser dominante sobre el transporte vertical y muchas de las ideas y modelos vistos hasta ahora en este capítulo pierden validez. El estudio de la circulación de nutrientes en los ríos merece, pues, un tratamiento especial (Figura 14.6).

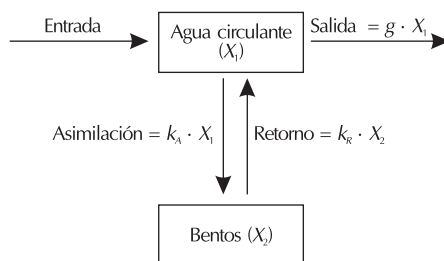


Figura 14.6. Esquema simplificado de la circulación de nutrientes en un río.

Consideremos un modelo de dos compartimentos. El compartimento superior (X_1) es el agua que fluye por el río. Para simplificar, consideraremos que la actividad biológica en X_1 es despreciable. El agua fluye por encima del sustrato del río, al cual están adheridos, para no ser arrastrados por la corriente, la mayor parte de organismos (**bentos**). El bentos está formado por muchos tipos de organismos, algunos de los cuales son autótrofos y otros son heterótrofos. Unos y otros intercambian compuestos con el agua del río. En el caso de los productores primarios (algas, musgos), las sustancias extraídas son los principales nutrientes minerales (CO_2 , NO_3^- , NH_4^+ y PO_4^{3-}). Todos los organismos liberan O_2 y algunos compuestos orgánicos, sea en forma soluble o particulada. Las unidades de los parámetros k_A , k_R y g del modelo son de tiempo⁻¹.

Este modelo elemental de funcionamiento de un río elude una cuestión importante de su organización, que es el tratamiento del eje longitudinal. Los ríos funcionan básicamente como sistemas de transporte y sería deseable disponer de algún parámetro o medida que nos indicara las distancias implicadas en los procesos. Hagámonos la siguiente pregunta sobre el modelo de la Figura 14.6, suponiendo que fuera representativo de un tramo arbitrariamente grande y homogéneo de un río: ¿qué distancia debe viajar una molécula de una especie química hasta que es absorbida por el bentos? Además de un cierto interés conceptual, la pregunta tiene un gran interés aplicado, dada la afición que tenemos a utilizar los ríos como alcantarillas. Veamos cómo podemos responder a esta cuestión.

Reformulemos la pregunta haciéndola más concreta. Supongamos que en un cierto punto del río se aumenta artificialmente, por un vertido puntual por ejemplo, la cantidad de una sustancia hasta una concentración C_0 . Entonces, ¿cómo se reducirá la concentración de esta sustancia río abajo? Si la dinámica de absorción del nutriente es de primer orden (proporcional a la concentración C en el agua del río) obtendremos, como siempre, una ecuación de tipo exponencial

$$C_x = C_0 \cdot e^{-b \cdot x} \quad 14.3$$

donde C_x es la concentración de la sustancia considerada a una distancia x (en m) del punto donde se añade, y b es la **tasa de absorción** (en m^{-1}). El problema es que el modelo que hemos visto anteriormente (Figura 14.6) está en términos de tiempo y no de espacio. Sin embargo, se puede pasar de k_A a b teniendo en cuenta la **velocidad** (v) del agua del río

$$b\left(\frac{1}{\text{m}}\right) = \frac{k_A\left(\frac{1}{\text{hora}}\right)}{v \frac{\text{m}}{\text{hora}}} \quad 14.4$$

Ahora podemos transformar la ecuación 14.3 a los términos conocidos de k_A y v

$$C_x = C_0 \cdot e^{-\frac{k_A}{v} \cdot x} \quad 14.5$$

Como hacemos a menudo con los modelos exponenciales, podemos calcular la distancia a la que C_x se reduce a la mitad de C_0

$$\frac{C_0}{2} = C_0 \cdot e^{-\frac{k_A}{v} \cdot x_{1/2}} \Rightarrow x_{1/2} = \ln 0,5 \cdot \left(-\frac{v}{k_A} \right) \quad 14.6$$

Esta distancia aumenta, lógicamente, con la velocidad del agua del río y disminuye con la tasa de asimilación. Al valor de $1/b$ o de v/k_A se le conoce como la **distancia de asimilación** y es una medida de la eficiencia de un río en asimilar vertidos, sean éstos contaminantes o no.

El modelo de la Figura 14.6 es un modelo “mínimo” de río. Puede considerarse como un modelo razonable de riachuelos y ríos de montaña sobre substrato predominantemente rocoso. Sin embargo, en otras ocasiones, que no desarrollaremos aquí, puede ser necesario tener en cuenta algunas complejidades adicionales: (1) Cuando una parte importante del lecho del río es de material poroso existe un cierto volumen de agua intersticial de características particulares. En estos casos puede ser adecuado considerar un tercer compartimento de **agua intersticial** (X_3) que intercambie sustancias con X_1 o X_2 . (2) En ocasiones se puede llegar a establecer una comunidad planctónica en el mismo río (**potamoplancton**). En estos casos, es razonable considerar un cuarto compartimento planctónico (X_4) que intercambiaría materiales con el agua del río (absorción, excreción) y con el bentos (sedimentación). El potamoplancton aparece en ríos caudalosos, profundos y lentos. También ocurre en embalses, que pueden considerarse ecosistemas intermedios entre ríos y lagos, acercándose más a unos u otros dependiendo de si domina el transporte horizontal o el transporte vertical, respectivamente.

Problema 14.7. Consideremos un tramo de un riachuelo de montaña de 100 m de longitud, 1 m de anchura y una profundidad media de 10 cm. El caudal es de $10 \text{ l}\cdot\text{s}^{-1}$ y la concentración de PO_4^{3-} de $0,1 \text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$, ambos constantes en todo el tramo de río y periodo considerados. Considerar que nos encontramos en una situación de equilibrio, que es aplicable el modelo de la Figura 14.6 y que las constantes k_A y k_R valen $0,02$ y $0,01 \text{ hora}^{-1}$, respectivamente. (a) ¿Cuál será la cantidad de P en X_1 y en X_2 ? (b) ¿Cuál es la tasa de asimilación bruta de P por el bentos del riachuelo? ¿Y la tasa de asimilación neta? (en $\text{mg P}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{hora}^{-1}$) (c) ¿Cuál es la distancia de asimilación para el P? (d) Se instala un sistema de depuración de agua que reduce el aporte de P a la mitad. ¿Cuál será el efecto en la concentración de P en este tramo del río al cabo de 24 horas y al cabo de un mes de haber puesto en marcha el sistema de depuración?

Solución

(a) En el equilibrio, por definición, la cantidad de P en cada uno de los compartimentos no varía. El enunciado mismo nos proporciona la cantidad de P en X_1

$$X_1^* = \text{volumen} \cdot \text{concentración} = (100 \text{ m} \cdot 1 \text{ m} \cdot 0,1 \text{ m}) \cdot \frac{0,1 \text{ mg P}}{1 \text{ l}} \cdot \frac{1000 \text{ l}}{1 \text{ m}^3} \cdot \frac{1 \text{ g P}}{1000 \text{ mg P}} = 1 \text{ g P}$$

La cantidad de P en X_2 varía como

$$\frac{dX_2}{dt} = k_A \cdot X_1 - k_R \cdot X_2$$

Y en el equilibrio

$$k_A \cdot X_1^* - k_R \cdot X_2^* = 0 \Rightarrow X_2^* = \frac{k_A}{k_R} \cdot X_1^* = \frac{0,02}{0,01} \cdot 1 \text{ g P} = 2 \text{ g P}$$

Si lo referimos a superficie del lecho del río tenemos

$$X_2^* = \frac{2 \text{ g P}}{100 \text{ m}^2} \cdot \frac{1000 \text{ mg P}}{1 \text{ g P}} = 20 \frac{\text{mg P}}{\text{m}^2}$$

(b) En el equilibrio la tasa de asimilación bruta es

$$k_A \cdot X_1^* = \frac{0,02}{\text{hora}} \cdot \frac{1 \text{ g P}}{100 \text{ m}^2} \cdot \frac{1000 \text{ mg P}}{1 \text{ g P}} = 0,2 \frac{\text{mg P}}{\text{hora} \cdot \text{m}^2}$$

La asimilación neta es, evidentemente, 0, puesto que nos encontramos en el equilibrio.

(c) Para poder aplicar la ecuación 14.4 nos falta la velocidad del agua del río, la cual se puede calcular como

$$\text{caudal} = \text{velocidad} \cdot \text{sección} \Rightarrow \text{velocidad} = \frac{\text{caudal}}{\text{sección}} = \frac{36.000 \frac{\text{l}}{\text{hora}} \cdot \frac{1 \text{ m}^3}{1000 \text{ l}}}{1 \text{ m} \cdot 0,1 \text{ m}} = 360 \frac{\text{m}}{\text{hora}}$$

Por tanto, la distancia de asimilación será

$$\text{distancia de asimilación} = \frac{360 \frac{\text{m}}{\text{hora}}}{0,02 \text{ hora}^{-1}} \cdot \frac{1 \text{ km}}{1000 \text{ m}} = 18 \text{ km}$$

(d) Como en el resto del libro, recurrimos a los *applets* para resolver situaciones alejadas del equilibrio. Utilizaremos el *applet* 12.1 con dos compartimentos. Entre el enunciado y la resolución del apartado (a) ya conocemos todos los parámetros necesarios, excepto uno, g . Podemos calcular fácilmente g si pensamos por un momento sólo en el agua y olvidamos el P. El volumen de agua en este tramo de río es $100 \text{ m} \cdot 1 \text{ m} \cdot 0,1 \text{ m} = 10 \text{ m}^3$, es decir 10.000 l. El caudal es de $10 \text{ l} \cdot \text{s}^{-1}$ o, lo que es lo mismo, de $36.000 \text{ l} \cdot \text{hora}^{-1}$. Por tanto, el parámetro g vale

$$g = \frac{\text{caudal}}{\text{volumen}} = \frac{36.000 \frac{\text{l}}{\text{hora}}}{10.000 \text{ l}} = 3,6 \text{ hora}^{-1}$$

Ahora volvamos al fósforo y parametricemos el *applet* 12.1:

- de X_1 a X_2 : $k_A = 0,02 \text{ hora}^{-1}$
- de X_2 a X_1 : $k_R = 0,01 \text{ hora}^{-1}$
- de *Exterior* a X_1 (constante, pero ahora con la concentración de P reducida a la mitad)

$$\text{Entrada} = 36.000 \frac{\text{l}}{\text{hora}} \cdot \frac{0,05 \text{ mg P}}{\text{l}} \cdot \frac{1 \text{ g P}}{1000 \text{ mg P}} = 1,8 \frac{\text{g P}}{\text{hora}}$$

- de X_1 a *Exterior*: $g = 3,6 \text{ hora}^{-1}$ (el valor del parámetro es el mismo para el agua que para el P)
- situación inicial: $X_1 = 1 \text{ g P}$; $X_2 = 2 \text{ g P}$.

Ahora ya podemos realizar las simulaciones solicitadas:

- al cabo de 24 horas $X_1 = 0,5 \text{ g P}$; $X_2 = 1,79 \text{ g P}$
- al cabo de 1 mes $X_1 = 0,5 \text{ g P}$; $X_2 = 1,0 \text{ g P}$ (nueva situación de equilibrio).

Observamos que el compartimento X_1 alcanza la nueva situación de equilibrio muy rápidamente (al fin y al cabo se trata de un río) y que el bentos tarda mucho más.

14.7. SÍNTESIS

Si en el capítulo anterior habíamos tratado el flujo de energía en los ecosistemas, íntimamente ligado al flujo de carbono, en este capítulo hemos estudiado cómo se producen las transferencias del resto de materiales (nutrientes) en los ecosistemas. Hemos visto, en primer lugar, que los nutrientes no fluyen direccionalmente como lo hacía la energía sino que su flujo es fundamentalmente cíclico, puesto que existen importantes transferencias que determinan el reciclaje de nutrientes dentro del propio ecosistema. Hemos visto también que la estructuración básica de los ecosistemas responde a la necesidad de hacer coincidir, en el espacio y en el tiempo, luz

(que incide por arriba), nutrientes (que se acumulan en los estratos inferiores) y organismos fotosintéticos. Estos requerimientos son comunes a todos los ecosistemas, aunque, en los ecosistemas terrestres, los esenciales procesos de transporte vertical que transfieren nutrientes a la zona iluminada están en manos de los propios productores primarios (árboles), mientras que en los ecosistemas acuáticos responden a un proceso físico externo a los organismos. Los principales flujos internos de nutrientes en los ecosistemas terrestres son la absorción por parte de la vegetación, el reciclaje interno en las plantas (retranslocación), el retorno al mantillo (lavado, caída de hojas u otros tejidos, consumo por herbívoros, perturbaciones) y la mineralización, que devuelve los nutrientes a su forma mineral, la única utilizable por los productores primarios. Las entradas de nutrientes a los ecosistemas terrestres se producen desde la atmósfera y por mineralización de la roca madre; los nutrientes pueden salir en forma gaseosa a la atmósfera o disueltos en el agua de drenaje (escorrentía). Las cuencas hidrológicas son la unidad de estudio fundamental para establecer los balances de nutrientes en ecosistemas terrestres. Los ecosistemas explotados y, en particular, los agrícolas, presentan una particularidad importante, ya que su provisión de nutrientes se va agotando a medida que son cosechados y, por tanto, son necesarias fuentes adicionales de nutrientes (fertilización). En los ecosistemas acuáticos, por su parte, los principales flujos de nutrientes corresponden a la absorción de nutrientes disueltos por parte del fitoplancton, el consumo de éste por el zooplancton, la excreción de nutrientes por los organismos planctónicos, la sedimentación hacia los estratos profundos, donde los nutrientes pueden incorporarse al sedimento o ser mineralizados, y el ascenso de nuevo hacia las zonas superiores iluminadas, con lo que se cierra el ciclo. Queda claro que los ecosistemas acuáticos tienen tendencia a empobrecerse en nutrientes, por lo que son necesarios aportes externos, que provienen, en general, de los ecosistemas terrestres circundantes (cuencas de drenaje, ríos). Finalmente, hemos tratado el caso particular de los ríos, ecosistemas acuáticos pero con la peculiaridad importante de que el transporte horizontal domina sobre el transporte vertical. Nuevamente, la herramienta básica que hemos utilizado para estudiar todos estos ciclos son los modelos de compartimentos y flujos, introducidos en el capítulo 12. La capacidad explicativa y predictiva de estos modelos dependerá de lo bien que nuestro esquema permita capturar los flujos y compartimentos básicos del ciclo objeto de estudio y de hasta que punto las leyes que determinan las transferencias entre compartimentos en el modelo sean realistas. Pese a sus limitaciones, este tipo de modelos han demostrado una gran utilidad en el estudio del funcionamiento de los ecosistemas, de los “servicios” que éstos aportan a la humanidad, y del modo cómo éstos se pueden ver modificados por las explotaciones o la contaminación.

14.8. APPLETS DE LOS MODELOS

Como en el resto del libro, en este capítulo proponemos resolver las situaciones de equilibrio con lápiz y papel y las situaciones transitorias, alejadas del punto de equilibrio, con ayuda de los *applets*. Los problemas de flujos de materia en ecosistemas pueden resolverse en su mayor parte con el *applet* general de modelos de compartimentos y flujos (*applet* 12.1). Sin embargo, hemos preparado dos *applets* específicos para este capítulo, uno sobre la circulación de nutrientes en ecosistemas terrestres y otro para ecosistemas acuáticos.

Applet 14.1. Circulación de nutrientes en ecosistemas terrestres

El *applet* considera cuatro compartimentos para los nutrientes: (1) vegetación (VEG); (2) materia orgánica muerta (ORG); (3) nutrientes disponibles (DISP); y (4) roca. Y los siguientes flujos: (1) absorción; (2) retorno; (3) mineralización; (4) meteorización; (5) entradas de nutrientes disponibles (lluvia, por ejemplo); (6) salidas de nutrientes minerales (salidas hidrológicas, por ejemplo); (7) fertilización orgánica; (8) fertilización inorgánica; y (9) cosechas (Figura 14.7). El usuario puede establecer las tasas a las que se dan todos los flujos anteriores; si algún parámetro se deja a cero, el flujo desaparece y no se muestra en el esquema del modelo. Algunos de los procesos son de primer orden respecto al compartimento donante (mineralización y salidas), mientras que otros son cantidades constantes por unidad de tiempo (meteorización, fertilización, cosecha, entradas). Finalmente, la absorción se trata de modo especial, ya que se hace depender de un proceso asintótico de crecimiento de la vegetación, controlado por una tasa de crecimiento potencial y por

la disponibilidad de nutrientes minerales. El paso del tiempo de las simulaciones es siempre de un año; sin embargo, el usuario puede hacer avanzar el *applet* en pasos de 1, 10 y 100 años para explorar la dinámica a largo plazo del modelo. Para cada paso temporal, el *applet* proporciona el contenido de todos los compartimentos y el flujo correspondiente a cada transferencia entre éstos. Igualmente, se muestran gráficamente: (1) el reparto de nutrientes entre la vegetación, la MO muerta y los nutrientes minerales; (2) las entradas y salidas del ecosistema; y (3) los principales flujos internos.

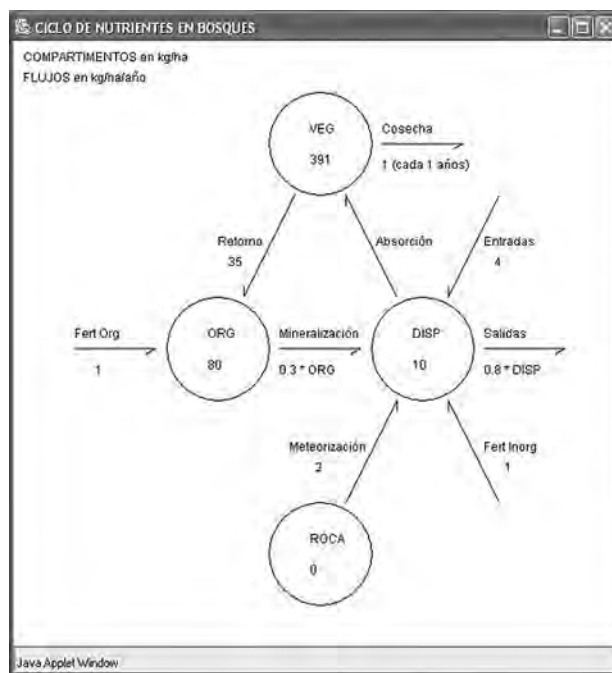


Figura 14.7. Esquema de compartimentos y flujos del *applet* 14.1 de circulación de nutrientes en ecosistemas terrestres.

Applet 14.2. Circulación de nutrientes en ecosistemas acuáticos

Este *applet* considera una columna de agua de un lago o del océano. La columna se divide en dos partes: la superior (zona fótica), donde tiene lugar la producción primaria y que por comodidad equiparamos con el epilimnion, y la inferior (zona afótica), donde tiene lugar la mineralización de nutrientes, pero no hay fotosíntesis y que equiparamos con el hipolimnion. Estas dos capas de agua se pueden mezclar hasta una cierta profundidad, controlada por el usuario. Se consideran seis compartimentos para los nutrientes: (1) nutrientes minerales disueltos en la zona fótica (DIS); (2) fitoplancton (FITO); (3) zooplancton (ZOO); (4) material muerto o detritico (DET); (5) nutrientes minerales disueltos en la zona afótica (DIS) y (6) sedimento del lago (SEDIM). Los flujos incluidos son los siguientes: (1) absorción por el fitoplancton; (2) consumo por el zooplancton; (3) excreción; (4) sedimentación de fitoplancton y zooplancton; (5) mineralización; (6) ascenso de nutrientes con la mezcla vertical del lago; (7) entradas de nutrientes minerales en el epilimnion; (8) salidas del epilimnion; (9) salidas del hipolimnion y (10) incorporación al sedimento del lago (Figura 14.8). El usuario puede establecer las tasas a las que se dan todas estas transferencias. Si algún parámetro se deja a cero, el flujo desaparece y no se muestra en el esquema del modelo. Algunos de los procesos son de primer orden respecto al compartimento donante (excreción, sedimentación, mineralización y salidas), mientras que las entradas son un valor constante por unidad de tiempo y el consumo es un proceso de segundo orden. La absorción se simula según una ley de

Michaelis-Menten respecto a la concentración de nutrientes disueltos, con parámetros $V_{máx}$ y K_m . El paso del tiempo del *applet* es siempre de una semana; sin embargo, el usuario puede hacerlo avanzar en pasos de 1 semana, 1 mes (4 semanas) y 6 meses (24 semanas) para estudiar la dinámica a largo plazo del modelo. Las salidas del *applet* incluyen los valores numéricos de los contenidos y de los flujos. Se proporcionan también tres salidas gráficas: (1) reparto de nutrientes entre los distintos compartimentos; (2) entradas, salidas y balance del ecosistema; y (3) principales flujos internos del epilimnion.

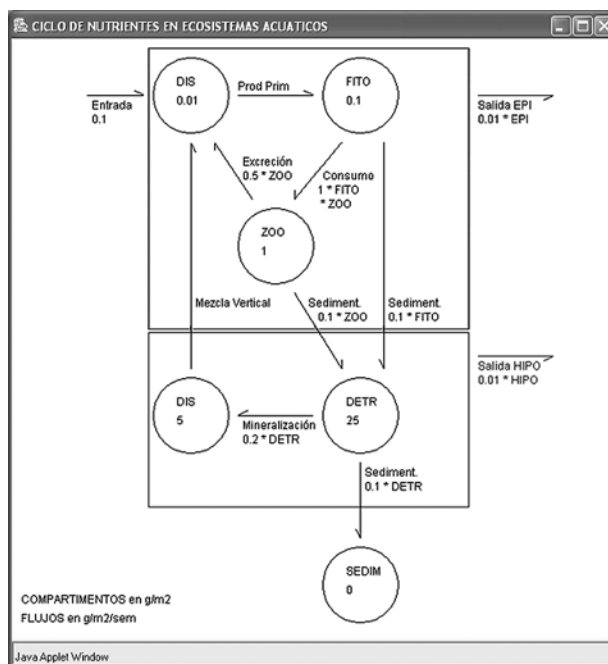


Figura 14.8. Esquema de compartimentos y flujos del *applet* 14.2 de circulación de nutrientes en ecosistemas acuáticos.

14.9. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 14.8. Schlesinger (1997) recopila el tiempo medio de residencia (en años) de la materia orgánica y de varios nutrientes en el mantillo de distintos tipos de bosques. (a) ¿Cómo se puede interpretar la gran variación del tiempo de residencia de la MO en los distintos bosques? (b) ¿Y la diferencia entre los tiempos de residencia de los distintos elementos y el de la materia orgánica?

	MO	N	P	K
Bosque boreal	353	230	324	94
Bosque templado (coníferas)	17	17,9	15,3	2,2
Bosque templado (caducifolios)	4	5,5	5,8	1,3
Bosque mediterráneo	3,8	4,2	3,6	1,4
Bosque tropical	0,4	2,0	1,6	0,7

Solución

(a) La materia orgánica se descompone muy lentamente en los bosques boreales fríos. Conforme la temperatura aumenta la descomposición es más rápida (y los tiempos de residencia menores). Existe también una diferencia importante causada por la calidad (composición) de la hojarasca, de forma que la de las coníferas se descompone con mayor dificultad que la de los caducifolios.

(b) El potasio tiende a desaparecer con mayor rapidez (por lavado) de la materia orgánica muerta que el resto de elementos. El P y especialmente el N, en cambio, se renuevan más lentamente como consecuencia de su inmovilización en los tejidos microbianos.

Problema 14.9. ■ Nuestros compañeros de departamento Anna Àvila y Ferran Rodà han medido durante muchos años la composición química de la lluvia en un encinar del Montseny. La siguiente tabla proporciona la precipitación anual y la concentración de algunos iones de los principales nutrientes (Àvila & Rodà 2002). (a) ¿Cuál es la entrada anual media de N y K con el agua de lluvia (en $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)? (b) ¿Hay más aporte de nutrientes en los años que llueve más? (c) ¿Ha variado el aporte de estos dos nutrientes entre 1983 y 2000?

Precipitación				Precipitación					
Año	($\text{mm}\cdot\text{año}^{-1}$)	NH_4^+	NO_3^-	Año	($\text{mm}\cdot\text{año}^{-1}$)	NH_4^+	NO_3^-	K^+	
		(μM)				(μM)			
1983	710	29,9	18,7	2,2	1992	943	22,7	23,7	5,0
1984	1067	25,1	17,6	2,9	1993	781	20,4	21,7	3,0
1985	635	28,0	23,0	3,9	1994	1067	23,3	16,4	3,0
1986	764	23,4	18,9	2,6	1995	882	29,6	28,0	4,1
1987	1016	22,6	20,5	4,6	1996	1638	21,8	21,1	2,6
1988	887	19,0	17,9	2,9	1997	1082	17,8	19,1	2,8
1989	668	21,5	23,5	6,5	1998	751	25,7	24,1	3,6
1990	834	25,7	24,9	4,6	1999	848	22,6	26,2	3,0
1991	1146	17,6	18,1	5,1	2000	504	18,1	37,1	6,3

Solución

(a) Como ejemplo, calculemos el aporte de K en el año 1983

$$2,2 \frac{\mu\text{mol K}^+}{\text{l}} \cdot 710 \frac{\text{l}}{\text{m}^2} \cdot \frac{10^4 \text{ m}^2}{1 \text{ ha}} \cdot \frac{1 \text{ mol K}^+}{10^6 \mu\text{mol K}^+} \cdot \frac{39,1 \text{ g K}^+}{1 \text{ mol K}^+} \cdot \frac{1 \text{ kg}}{1000 \text{ g}} = 0,61 \frac{\text{kg K}}{\text{ha}}$$

Para el resto de iones y años los cálculos son análogos, por los que es aconsejable utilizar una hoja de cálculo. Del nitrato y amonio sólo nos interesa su suma, expresada en términos de N. Una vez realizados los cálculos obtenemos unos aportes promedio (\pm desviación estándar) de $1,3 \pm 0,4 \text{ kg K}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ y de $5,6 \pm 1,4 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

(b) Para averiguarlo debemos representar el aporte anual respecto a la precipitación anual (P) y luego ajustar una recta de regresión. Si lo hacemos obtenemos los siguientes resultados (véase el apéndice matemático para la interpretación del coeficiente de correlación y de su significación):

	Recta de regresión	R^2	Significación
K	Aporte = $0,59 + 0,0008 \cdot P$	0,21	$P = 0,026$
N	Aporte = $1,36 + 0,0047 \cdot P$	0,77	$P < 0,001$

Observamos que hay una mayor entrada de N los años más lluviosos, mientras que esta relación es mucho menos clara, aunque todavía significativa, en el caso del K. Posiblemente la concentración de K^+ disminuye con la cantidad de precipitación (animamos al lector a comprobarlo). Esto suele ocurrir cuando el elemento es mayoritariamente lavado de la atmósfera por la lluvia, de manera que cuando éste se agota, su concentración en el agua disminuye.

(c) Basta con repetir el mismo análisis anterior pero con el año como variable independiente

	Recta de regresión	R^2	Significación
K	Aporte = $-19,5 + 0,010 \cdot \text{Año}$	0,02	$P = 0,304$
N	Aporte = $-101,9 + 0,054 \cdot \text{Año}$	0,05	$P = 0,200$

Estas rectas de regresión no son significativas. Por tanto, no parece que haya variado (como mínimo no linealmente) el aporte anual de estos dos elementos en el Montseny. Sin embargo, si repetimos el cálculo sólo para los aportes de nitrato encontramos un aumento significativo ($R^2 = 0,31$).

Problema 14.10. Se fertiliza un cultivo de maíz con un compuesto nitrogenado. El suelo tiene una densidad de $1280 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$, una profundidad útil de 0,3 m (donde las plantas pueden enraizar), y contiene un 35% de piedras. La producción esperada del cultivo es de unos $2000 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, y la concentración promedio de N en ésta es de $0,04 \text{ kg N}\cdot\text{kg}^{-1}$ de producción. (a) Calcular las necesidades de N de este cultivo. (b) Si se aplica fertilizante de acuerdo con las necesidades calculadas en el apartado anterior y la producción del primer año es finalmente de $2100 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, ¿cuáles habrán sido las pérdidas de N al cabo de este primer año? [Nota: el análisis químico del suelo reveló que la concentración de N en el suelo al comienzo y al final del año era de 16 y de 12 $\text{mg N}\cdot\text{kg}^{-1}$, respectivamente.]

Solución

(a) Las necesidades corresponden simplemente al contenido total de N en la producción; es decir, a la producción multiplicada por la concentración de N

$$2000 \frac{\text{kg maíz}}{\text{ha}} \cdot 0,04 \frac{\text{kg N}}{\text{kg maíz}} = 80 \frac{\text{kg N}}{\text{ha}}$$

(b) Para resolver este apartado necesitamos conocer, en primer lugar, la masa de suelo útil

$$\frac{10^4 \text{ m}^2}{\text{ha}} \cdot 0,3 \text{ m} \cdot \frac{1280 \text{ kg suelo}}{\text{m}^3} \cdot \left(1 - \frac{35 \text{ kg piedra}}{100 \text{ kg suelo}}\right) = 2,496 \cdot 10^6 \frac{\text{kg suelo útil}}{\text{ha}}$$

Con esto podemos convertir las concentraciones de N a contenidos en el suelo enraizable. Al comienzo del año había

$$16 \frac{\text{mg N}}{\text{kg suelo útil}} \cdot \frac{1 \text{ kg N}}{10^6 \text{ mg N}} \cdot 2,496 \cdot 10^6 \frac{\text{kg suelo útil}}{\text{ha}} = 39,9 \frac{\text{kg N}}{\text{ha}}$$

Y al final

$$12 \frac{\text{mg N}}{\text{kg suelo útil}} \cdot \frac{1 \text{ kg N}}{10^6 \text{ mg N}} \cdot 2,496 \cdot 10^6 \frac{\text{kg suelo útil}}{\text{ha}} = 30,0 \frac{\text{kg N}}{\text{ha}}$$

La absorción de N corresponderá a

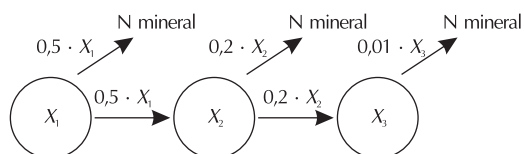
$$2100 \frac{\text{kg maíz}}{\text{ha}} \cdot 0,04 \frac{\text{kg N}}{\text{kg maíz}} = 84 \frac{\text{kg N}}{\text{ha}}$$

El balance de N del suelo nos dice que el cambio en el contenido en el suelo, más las entradas con el fertilizante, menos las salidas con el cultivo corresponderán a pérdidas del sistema. En nuestro caso las pérdidas por erosión o por lavado serán

$$39,9 + 80 - 84 - 30 = 5,9 \frac{\text{kg N}}{\text{ha}}$$

Problema 14.11. En problemas anteriores hemos tratado la fertilización orgánica en agricultura. Sin embargo, la realidad es algo más compleja que lo expuesto hasta ahora. Clasifiquemos el N orgánico del suelo en tres compartimentos: estiércol fresco (X_1), estiércol viejo (X_2) y MO humificada (X_3). En un año, el 50% de X_1 se mineraliza y el resto pasa a X_2 ; el 20% de X_2 se mineraliza, el 20% se humifica, y el resto sigue en X_2 ; finalmente, el 1% de X_3 se mineraliza y el resto permanece como X_3 . Supongamos que tenemos un campo de estas características sin nada de MO al principio, al cual empezamos a añadir estiércol fresco mediante una sola aplicación anual de $150 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. (a) ¿Qué cantidad de N se mineralizaría el primer año? (b) ¿Y en el segundo año? (c) ¿Y al cabo de 100 años? (d) ¿Y en la situación de equilibrio, cuál sería la mineralización anual y cuáles los contenidos de N en cada compartimento?

Solución. Dibujemos en primer lugar un esquema de la circulación del N orgánico en este suelo,



(a) Al no haber MO en el suelo, la situación de partida es $X_1 = X_2 = X_3 = 0 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$. Una vez añadida la primera dosis de estiércol, la situación pasa a ser la siguiente: $X_1 = 150 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$; $X_2 = X_3 = 0 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$. A partir del esquema anterior la mineralización es:

- en X_1 : $0,5 \cdot 150 = 75 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$
- en X_2 : $0,2 \cdot 0 = 0 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$
- en X_3 : $0,01 \cdot 0 = 0 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

En total, $75 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

(b) La situación de partida ahora es distinta, puesto que de los $150 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ inicialmente en X_1 la mitad habrán pasado a X_2 . Como también se añade la misma dosis de estiércol fresco, la situación de partida será: $X_1 = 150 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$; $X_2 = 75 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$; $X_3 = 0 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$. Por lo tanto, la mineralización será:

- en X_1 : $0,5 \cdot 150 = 75 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$
- en X_2 : $0,2 \cdot 75 = 15 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$
- en X_3 : $0,01 \cdot 0 = 0 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

En total, $90 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

(c) Para hacer cálculos a más largo plazo es conveniente utilizar el *applet* 12.1. La parametrización es fácil a partir del esquema anterior. Sólo hay que tener en cuenta que se debe fijar un paso de tiempo de 1 año y marcar como constante la entrada a X_1 desde el exterior. El *applet* proporciona los siguientes contenidos de N orgánico al cabo de 100 años: $X_1 = 150 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$; $X_2 = 187,5 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$; $X_3 = 2327,96 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$. Por lo tanto, la mineralización será:

- en X_1 : $0,5 \cdot 150 = 75 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$
- en X_2 : $0,2 \cdot 187,5 = 37,5 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$
- en X_3 : $0,01 \cdot 2327,96 = 23,3 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

En total, $135,8 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

(d) Podemos calcular la situación de equilibrio haciendo correr el *applet* muchos años, hasta que las concentraciones dejan de cambiar. Si lo ejecutamos durante 5000 años, obtenemos: $X_1 = 150 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$; $X_2 = 187,5 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$; $X_3 = 3750 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$. La mineralización será, pues:

- en X_1 : $0,5 \cdot 150 = 75 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$
- en X_2 : $0,2 \cdot 187,5 = 37,5 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$
- en X_3 : $0,01 \cdot 3750 = 37,5 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

En total, $150 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. Evidentemente, puesto que en el equilibrio los flujos de entrada son iguales a los de salida en todos los compartimentos, se mineraliza todo el N que entra en el sistema.

Problema 14.12. Utilizar el *applet* 14.1 para simular el desarrollo de un bosque sobre un hipotético terreno virgen, es decir sin ningún nutriente en ningún compartimento. El nutriente que consideraremos procede de fuentes externas ($1 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) y de la meteorización de la roca ($1 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). El contenido del nutriente en la roca madre es de $100 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ y la concentración de éste en la MO del 0,1%. La biomasa máxima que puede alcanzar el bosque es de $200 \text{ t MO}\cdot\text{ha}^{-1}$; la mitad de la cual se alcanza a los 50 años. El coeficiente de salidas hidrológicas es de $0,5 \text{ año}^{-1}$ y el de mineralización de la MO muerta de $0,3 \text{ año}^{-1}$. El retorno es de $20 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. El bosque no se tala ni se fertiliza. Ejecutar el *applet* a pasos de 1, 10 o 100 años según convenga y responder las siguientes preguntas: (a) ¿Por qué no hay salidas hidrológicas de este nutriente al principio de la simulación? ¿en qué momento empieza a haberlas y por qué? ¿en qué momento la cuenca empieza a exportar de forma neta este nutriente? ¿qué vale la salida hidrológica a largo plazo de este nutriente y de donde procede? (b) ¿De dónde proceden los nutrientes absorbidos por la vegetación en el año 10, 50, 100 y 500? ¿cuál es la proporción de la mineralización en relación a la absorción total? (c) Repetir la simulación suponiendo que el bosque se fertiliza de modo que tenga siempre nutrientes disponibles y analizar la disminución de crecimiento del bosque atribuible a la falta de nutrientes.

Solución

(a) Al principio no hay salidas hidrológicas porque el nutriente es utilizado exclusivamente en el crecimiento de la vegetación. Las primeras exportaciones hidrológicas aparecen en el año 76 de simulación. La razón es que la suma de la mineralización, la meteorización y las entradas supera por primera vez los requerimientos de la vegetación. En el año 112 de simulación la salida hidrológica supera por primera vez las entradas, con lo que la cuenca se convierte en una exportadora neta de este nutriente. La salida hidrológica a largo plazo vale $2 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ y es igual a la suma de la entrada y de la meteorización; la exportación neta es una medida de la meteorización de la roca.

(b) Las fuentes de nutriente mineral son las entradas, la meteorización y la mineralización (véase esquema con el *applet*). Al cabo de los tiempos indicados, estos flujos valen: .

Año	Absorción ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)	Mineralización ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)	Entradas ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)	Meteorización ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)	Miner./Abs.
10	3,96	1,96	1	1	0,49
50	14,87	12,87	1	1	0,87
100	21,15	20	1	1	0,95
500	20	20	1	1	1,0

La proporción de la mineralización respecto a la absorción va aumentando con el paso del tiempo. La importancia del ciclo intrasistémico (reciclaje) va incrementándose. A muy largo plazo, en un ecosistema ideal como el del *applet*, el bosque funcionaría exclusivamente con sus propios nutrientes (se igualan absorción, retorno y mineralización); y las entradas de nutrientes (hidrológicas y por meteorización) se perderían íntegramente.

(c) Añadamos ahora una cantidad elevada de fertilizante (por ejemplo, $100 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ de fertilizante mineral) y comparemos la biomasa alcanzada a distintas edades con la que se alcanzaba sin la adición del fertilizante:

Año	Sin fertilización	Con fertilización	Diferencia
0	0	0	0
10	12,6	26,0	13,4
50	56,2	100,5	44,3
100	118,5	150,6	32,1
500	199,7	199,8	0,1

El bosque fertilizado crece más rápidamente que el otro, lo cual indica una pérdida importante de producción debida a la falta de nutrientes. Observamos también, sin embargo, que la mayor parte de los nutrientes añadidos en la fertilización se pierden como salidas hidrológicas. A largo plazo, la biomasa acaba siendo la misma en ambos casos.

Problema 14.13. ■ En agosto de 1991 Martí midió la tasa de asimilación de fósforo en la Riera Major, un afluente del río Ter. Para ello añadió P al río a una tasa constante en un cierto punto y analizó la concentración de P aguas abajo. Los experimentos se realizaron de día y de noche. Algunos de los resultados obtenidos se encuentran en la siguiente tabla. Calcular la distancia de asimilación del P en la Riera Major de día y de noche. ¿A qué se puede atribuir la diferencia entre el día y la noche? (modificado de Martí 1995). [Nota: supondremos que en el tramo de río estudiado no se producen concentraciones ni diluciones de los nutrientes por procesos distintos al estudiado. Esto se suele comprobar analizando simultáneamente la concentración de un ión que casi no participa en los procesos biológicos (Cl^-). En caso de que sí sea importante la concentración o la dilución de Cl^- se aplica la corrección correspondiente.]

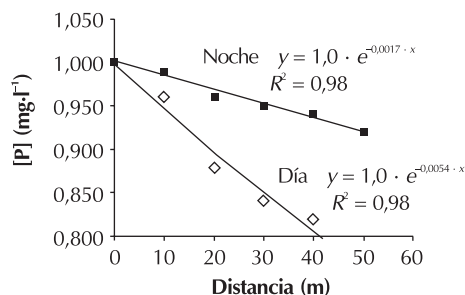
Distancia (m)	Concentración ($mg\ P\ l^{-1}$)	
	día	noche
0	1,00	1,00
10	0,96	0,99
20	0,88	0,96
30	0,84	0,95
40	0,82	0,94
50	0,76	0,92

Solución. La ecuación 14.3 describe cómo desaparece un soluto según la distancia recorrida en el río. Se trata de un modelo exponencial, por lo que si representamos las concentraciones observadas respecto a la distancia, podremos calcular el parámetro b del modelo ajustando una función exponencial a los datos. Observamos que el ajuste es bueno, por lo que podemos aceptar el modelo como válido, con $b_{\text{día}} = 0,0054\ m^{-1}$ y $b_{\text{noche}} = 0,0017\ m^{-1}$. Por tanto, la distancia de asimilación vale

$$\text{distancia de asimilación (día)} = \frac{1}{b_{\text{día}}} = \frac{1}{0,0054} = 185\ m$$

$$\text{distancia de asimilación (noche)} = \frac{1}{b_{\text{noche}}} = \frac{1}{0,0017} = 588\ m$$

El P se asimila mucho más deprisa de día que de noche. La razón estriba en que es absorbido ávidamente por los productores primarios durante el día, pero no por la noche, cuando éstos se hallan inactivos.



Problema 14.14. La circulación de agua entre mares secundarios (como el Mediterráneo y el Báltico) y el océano adyacente determina en buena medida sus características productivas y su grado de contaminación. Así, el Mediterráneo exporta agua profunda hacia el Atlántico y recibe agua superficial, mientras que en el Báltico ocurre lo contrario (Margalef 1992). Con el *applet* 14.2 se pueden simular, en parte, estos fenómenos y sus consecuencias. En concreto, se puede simular el efecto sobre la cantidad de nutrientes y sobre la producción de que la salida de agua sea desde el epilimnion o sea desde el hipolimnion, siendo todos los demás parámetros iguales. Utilizar los parámetros de la tabla siguiente para determinar qué situación es más productiva. Interpretar los resultados.

$V_{\text{máx}}$	0,5 mg·l ⁻¹ ·sem ⁻¹	km	0,01 mg·l ⁻¹	EPI dis	0,001 mg·l ⁻¹
Input	0,01 mg·m ⁻² ·sem ⁻¹	Prof Mezcla	100 m	Fito	0,01 mg·l ⁻¹
Out EPI	0,01 / 0 sem ⁻¹	Out HIPO	0 / 0,01 sem ⁻¹	Zoo	0,02 mg·l ⁻¹
Consumo	0,5 l·mg ⁻¹ ·sem ⁻¹	Mineral	0,2 sem ⁻¹	HIPO Detr	0,5 mg·l ⁻¹
Sedim EPI	0,1 sem ⁻¹	Sedim HIPO	0,1 sem ⁻¹	HIPO Dis	0,1 mg·l ⁻¹
Exc Zoo	0,1 sem ⁻¹			EPI Prof	50 m
				HIPO Prof	100 m

Solución. Si en cada caso (exportación del hipolimnion o del epilimnion) hacemos avanzar el modelo, por ejemplo, durante 240 semanas (unos 5 años) introduciendo un periodo de mezcla anual (cada 48 semanas) y anotamos la producción acumulada y la cantidad total de nutrientes que quedan en el lago al final de cada periodo anual, obtenemos los resultados siguientes:

Semanas	Exportación del hipolimnion		Exportación del epilimnion	
	Producción (g·m ⁻²)	Nutrientes (g·m ⁻²)	Producción (g·m ⁻²)	Nutrientes (g·m ⁻²)
0	0	61,55	0	61,55
48	1,87	29,31	1,73	47,08
96	14,22	17,49	20,83	43,33
144	22,06	10,55	40,17	39,88
192	26,17	6,49	57,93	36,72
240	28,37	4,11	74,11	33,85

En el último año la producción fue de $(28,37 - 26,17) = 2,20$ g·m⁻² cuando la exportación procedía del fondo, y de $(74,11 - 57,93) = 16,18$ g·m⁻² cuando ésta procedía de la superficie; es decir, 7,4 veces más en el segundo caso que en el primero. La razón de esta diferencia se encuentra en el empobrecimiento de nutrientes en el sistema, mucho más rápida cuando se exporta agua profunda (rica en nutrientes) que cuando se exporta agua superficial (más pobre): al cabo de 5 años queda sólo el 6,7% de la cantidad inicial de nutrientes cuando las exportaciones son desde el hipolimnion, mientras que queda el 55,0% de los nutrientes iniciales cuando las exportaciones son desde el epilimnion. A grandes rasgos, el primer caso (exportación desde el hipolimnion) se asemejaría al mar Mediterráneo y el segundo (exportación desde el epilimnion) al mar Báltico. Es por ello que el Mediterráneo tiende a empobrecerse en nutrientes (o a "limpiarse" si pensamos en términos de contaminación), mientras que el Báltico se enriquece. Evidentemente hay otros factores que influyen en el grado de contaminación de los mares y en su productividad (aportaciones de los ríos, entradas desde el océano Atlántico, profundidad...), pero el que hemos tratado en este ejercicio sin duda contribuye a explicar las diferencias entre estos dos mares.

14.10. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 14.15. ■■■ En la tabla siguiente se presentan los flujos de los principales nutrientes de la parte aérea del encinar del bosque de Poblet (Sierra de Prades, Tarragona) (Escarré *et al.* 1999). Calcular la retención, el retorno, la absorción, el requerimiento y el reciclaje de los distintos nutrientes en la parte aérea de este ecosistema.

Flujo (kg·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)	N	P	K	Ca	Mg
Retención en troncos	2,0	0,6	2,0	7,7	0,5
Retención en ramas	1,3	0,3	0,9	3,7	0,2
Incorporación a hojas nuevas	31,5	2,6	14,9	23,5	2,5
Incorporación a flores y frutos	2,5	0,1	2,3	1,0	0,3
Caída de hojarasca	25,5	2,1	20,9	31,8	3,1
Lavado de copas	1,2	0,1	15,2	3,1	1,1

Problema 14.16. ■■■ Schlesinger (1997) no sólo recopila los flujos de N de la parte aérea de un chaparral californiano (problema 14.2), sino también los de otros nutrientes. Además, también proporciona algunos de los flujos de entrada y salida del ecosistema. (a) Calcular el retorno, la retención, la absorción, el requerimiento y el reciclaje de estos nutrientes en la parte aérea de este ecosistema. ¿Para qué elementos es importante el reciclaje? (b) ¿Qué proporción de la absorción anual es atribuible a nutrientes procedentes de fuera del ecosistema? ¿De dónde proceden los nutrientes que absorben las plantas?

Flujo (kg·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)	N	P	K	Ca	Mg
(a) Retención en troncos	1,66	0,12	0,71	1,47	0,16
(b) Retención en ramas	1,18	0,06	0,62	0,71	0,11
(c) Incorporación a hojas nuevas	9,35	0,48	2,81	4,89	1,04
(d) Incorporación a flores y frutos	0,92	0,08	0,47	0,32	0,07
(e) Caída de hojarasca	6,65	0,32	2,10	8,01	1,41
(f) Mortalidad de ramas	0,22	0,01	0,15	0,44	0,02
(g) Lavado de copas	0,43	0	1,81	1,09	0,34
(h) Deposición atmosférica	0,15		0,06	0,19	0,10
(i) Fijación de N	0,11				
(j) Salidas con la escorrentía	0,03	0,01	0,06	0,09	0,06

Problema 14.17. ■ Pese a crecer sobre sustratos relativamente pobres en nutrientes, los bosques tropicales son uno de los biomas más productivos de la Tierra. Esta aparente paradoja se debe, en parte, a la gran capacidad de estos bosques de reciclar nutrientes. En la tabla siguiente se presentan algunos datos de biomasa (*B*) y contenidos de nutrientes correspondientes a distintos bosques tropicales (recopilados por Vitousek & Sanford 1986). Comentar las diferencias entre los distintos bosques en relación a una posible limitación por nutrientes. [Nota: para hacerlo comparar las concentraciones de nutrientes y las relaciones entre biomasa subterránea y aérea de los bosques según la fertilidad del suelo.]

Localidad	Fertilidad suelo	$B_{a\acute{e}rea}$ (t·ha ⁻¹)	N a\acute{e}reo (kg·ha ⁻¹)	P a\acute{e}reo (kg·ha ⁻¹)	$B_{subt.}$ (t·ha ⁻¹)
Panamá	Alta	316		158	11
Venezuela	Alta	402	1980	290	
Ghana	Alta	233	1685	112	25
Costa de Marfil A	Moderada	510	1400	100	
Costa de Marfil B	Moderada	470	1000	70	
Brasil	Moderada	406	2430	59	32
Venezuela A	Moderada	335	1084	40	56
Colombia	Moderada	182	741	27	
Venezuela B	Baja	185	336	32	132
Venezuela C	Baja	180	618	62	124
Venezuela D	Baja	37	212	28	63
Venezuela E	Baja	6	32	2	40

Problema 14.18. El agua de lluvia que lava las copas de los árboles (trascolación, TR) y la que resbala por los troncos hasta el suelo (escorrentía cortical, EC) tiene una composición química diferente a la del agua de lluvia. Por un lado ocurre que no toda el agua de lluvia llega al suelo, sino que una parte es evaporada directamente de las copas húmedas de los árboles (intercepción). Por otro lado, el contacto del agua con las copas y troncos hace que se absorban o liberen algunas sustancias de los tejidos de la planta (lavado) o previamente depositadas en las copas en el período seco anterior al episodio de lluvia (deposición seca). A la diferencia de aportes de nutrientes ($TR + EC - Lluvia$) se le denomina trascolación neta. Rodrigo *et al.* (2003) midieron la composición química del agua de lluvia, de la trascolación y de la escorrentía cortical en dos encinares del Montseny (Barcelona), uno situado en una zona protegida (LC, La Castanya) y otro en una zona más expuesta a la influencia del área metropolitana de Barcelona (RP, Riera de Sant Pere). A partir de los datos de la cantidad y composición química de la deposición global, de la trascolación y de la escorrentía cortical de la tabla calcular las siguientes variables para ambas localidades. (a) Intercepción; ¿qué proporción de la precipitación total representa? (b) Aportes de nutrientes con la deposición global (kg elemento·ha⁻¹·año⁻¹). (c) Aportes de nutrientes al suelo con la suma de trascolación y de escorrentía cortical (kg elemento·ha⁻¹·año⁻¹). (d) Trascolación neta (kg elemento·ha⁻¹·año⁻¹). (e) ¿Cómo se pueden interpretar los resultados anteriores en relación a la mayor o menor exposición a la contaminación? [Nota: el agua de lluvia se refiere en realidad a la deposición global, puesto que contiene una pequeña parte de nutrientes que han sido aportados por la sedimentación gravitatoria sobre los embudos de recogida.]

	mm·año ⁻¹			μM						
	Lluvia	PO ₄ ³⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺
LC (protegido)										
Lluvia	1275	0,34	22,3	19,5	27,9	31,9	18,0	3,5	18,2	3,45
Trascolación	962	2,02	50,0	30,2	25,0	27,5	37,0	12,4	27,5	47,1
Esc. cortical	34	1,38	36,1	20,6	10,2	17,5	23,8	8,1	18,1	41,4
RP (expuesto)										
Lluvia	1048	0,42	30,9	24,1	35,0	37,9	17,5	4,1	21,6	4,26
Trascolación	755	1,7	72,5	46,9	49,4	56,5	53,0	16,5	41,2	89,9
Esc. cortical	56	0,69	66,3	44,6	39,8	42,9	50,5	14,7	37,2	74,7

Problema 14.19. La siguiente tabla proporciona la precipitación y la escorrentía anuales (en $\text{mm}\cdot\text{año}^{-1}$) de cuatro cuencas forestadas: una en Prades (Tarragona), una en el Montseny (Barcelona), una en Gales (Reino Unido) y la de Hubbard Brook (New Hampshire, EE.UU.). (a) Calcular la precipitación, escorrentía y evapotranspiración real anuales medias de las cuatro cuencas. (b) Representar la escorrentía anual y la evapotranspiración real anual respecto a la precipitación anual en cada una de las cuencas. ¿Están correlacionados estos dos pares de variables? (c) ¿Cómo se interpretan las distintas relaciones obtenidas en el apartado anterior? En la interpretación hay que tener en cuenta la evapotranspiración potencial (E_T) media de las cuencas, la cual vale: $910 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ en Prades, $900 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ en el Montseny, $560 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ en Hubbard Brook y $600 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ en la cabecera del río Severn. Recordemos que E_T es una medida de la evapotranspiración que se daría en un lugar si hubiera siempre agua disponible para ser evaporada (datos de Piñol *et al.* 1999; Hudson 1988; Likens *et al.* 1977; Federer *et al.* 1990).

Avic, Prades				TM9, Montseny		Severn, UK			W6, Hubbard Brook			W6, Hubbard Brook		
Año	P	Q		P	Q	Año	P	Q	Año	P	Q	Año	P	Q
1982	594	19				1974	2847	2075	1965	976	495	1977	1402	850
1983	547	95				1975	2122	1454	1966	1281	757	1978	1533	982
1984	586	80				1976	1731	1217	1967	1380	846	1979	1361	851
1985	466	19	873	294		1977	2720	2040	1968	1471	950	1980	1193	708
1986	392	9	719	239		1978	2451	1932	1969	1349	897	1981	1356	780
1987	476	15	808	230		1979	2798	2220	1970	1359	870	1982	1586	1029
1988	715	68	1049	528		1980	2636	2081	1971	1329	828	1983	1410	813
1989	339	8	641	130		1981	2776	2215	1972	1281	742	1984	1638	1003
1990	483	15	689	94					1973	1565	1030	1985	1200	671
1991	593	62	1179	500					1974	1888	1401	1986	1425	913
1992	929	73	1111	423					1975	1308	808	1987	1311	834
1993	496	48	869	275					1976	1770	1188	1988	1290	769
1994	499	22	627	158										
1996			1236	556										

Problema 14.20. En las cuencas experimentales de Hubbard Brook (New Hampshire, EE.UU.) se realizaron algunos experimentos a nivel de ecosistema entero (cuenca). Uno de ellos consistió en deforestar completamente la cuenca W2, dejando los residuos de la tala *in situ*. El experimento tuvo lugar en 1965. (a) Teniendo sólo en cuenta los datos de precipitación anual (P , en $\text{mm}\cdot\text{año}^{-1}$) y de escorrentía anual (Q , en $\text{mm}\cdot\text{año}^{-1}$) de la cuenca experimental W2, cuantificar el efecto de la deforestación sobre el balance de agua de la cuenca. (b) Utilizar conjuntamente los datos de la cuenca experimental W2 y de la cuenca control W3 para responder a la misma pregunta del apartado anterior. Comentar los resultados. Datos de Federer *et al.* (1990).

W2 (experimental)				W3 (control)		W2 (experimental)				W3 (control)	
Año	P	Q		P	Q	Año	P	Q	P	Q	
1958	1168	645		1161	567	1974	1407	998	1410	890	
1959	1483	1012		1479	918	1975	1422	1086	1449	940	
1960	1321	825		1325	752	1976	1512	1143	1516	1022	

W2 (experimental)					W3 (control)				
Año	P	Q	P	Q	Año	P	Q	P	Q
1961	963	470	973	436	1977	1382	966	1388	844
1962	1237	777	1231	699	1978	1088	722	1086	614
1963	1133	774	1145	663	1979	1417	1136	1433	1036
1964	1160	712	1165	630	1980	1088	585	1101	548
1965	1115	599	1121	547	1981	1632	1129	1665	1094
1966	1222	1189	1224	757	1982	1089	803	1114	756
1967	1315	1132	1297	781	1983	1437	917	1452	889
1968	1269	1057	1285	763	1984	1397	1001	1404	971
1969	1368	1348	1403	999	1985	1128	635	1137	628
1970	1185	905	1201	698	1986	1364	988	1373	961
1971	1164	801	1173	676	1987	1223	790	1235	797
1972	1431	1006	1424	886	1988	1004	491	1010	502
1973	1804	1586	1793	1396					

Problema 14.21. El experimento de tala en la cuenca W2 de Hubbard Brook que hemos estudiado en el problema anterior no sólo afectó el balance de agua de la cuenca sino que también modificó dramáticamente los flujos de nutrientes. En la tabla siguiente se dan las concentraciones anuales promedio (en $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) de algunos iones en la escorrentía de las cuencas W2 (experimental) y W6 (control) durante los años 1965 (pre-tala), 1966 y 1967 (Likens *et al.* 1970). Utilizar estos datos junto con los del problema anterior para estimar el cambio neto (en $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) en las salidas de cada uno de los nutrientes. Comentar los resultados.

Ión ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)	W2 (experimental)			W6 (control)		
	1965	1966	1967	1965	1966	1967
Ca^{2+}	1,81	6,45	7,55	1,36	1,27	1,28
Mg^{2+}	0,37	1,35	1,51	0,36	0,35	0,36
K^{+}	0,19	1,92	2,96	0,18	0,20	0,26
Na^{+}	0,87	1,51	1,54	0,83	0,80	0,93
Al^{3+}	0,22	1,50	2,00	0,32	0,33	0,32
NH_4^{+}	0,14	0,07	0,05	0,12	0,05	0,02
NO_3^{-}	0,94	38,4	52,9	0,85	0,69	1,30
SO_4^{2-}	6,80	3,80	3,70	6,20	6,00	6,10
Cl^{-}	0,54	0,89	0,75	0,57	0,55	0,56
HCO_3^{-}	0,80	0,10	0,00	0,10	0,20	0,30

Problema 14.22. ■ ■ Àvila *et al.* (1999) revisaron los numerosos estudios sobre la composición química de la lluvia y la escorrentía en una cuenca de encinar de Prades (Avic) y en dos del Montseny (TM9 y TM0). Calcular (a) la evapotranspiración real, y (b) el balance de K, Ca, Mg, N y S de las tres cuencas (en $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$).

	Avic		TM9		TM0	
	Lluvia	Escorr.	Lluvia	Escorr.	Lluvia	Escorr.
K^+ (μM)	8,1	38	4,3	10,1	4,4	7,1
Ca^{2+} (μM)	29,2	1909	29,7	130	25,2	102
Mg^{2+} (μM)	5,1	390	5,0	83	4,3	67
NO_3^- (μM)	20,4	4,6	21,0	1,2	20,7	1,3
NH_4^+ (μM)	20,6	0	22,6	0	19,0	0
SO_4^{2-} (μM)	22,6	454	22,7	102	19,7	87
Precipitación ($\text{l}\cdot\text{m}^{-2}$)	565		858		1022	
Caudal medio ($\text{l}\cdot\text{s}^{-1}$)		0,74		0,53		21,0
Área cuenca (ha)		51,6		5,9		200

Problema 14.23. ■ ■ Un bosque promedio de *Pinus halepensis* en Cataluña tiene $31,4 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ de madera, $8,9 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ de corteza, $11,9 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ de ramas, y $2,2 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ de hojas. La concentración de los principales nutrientes en estas fracciones se da en la tabla siguiente. (a) Calcular las mineralomasas de los elementos en cada una de las fracciones y la mineralomasa total. ¿Cuál de las 4 fracciones tiene una mineralomasa mayor? (b) Supongamos que un incendio de baja intensidad en un bosque de estas características quema el 80% de las hojas y el 20% de las ramas, y que un incendio de alta intensidad quema todas las hojas y ramas y un 50% de corteza y madera. Si suponemos que los nutrientes se mineralizan al quemarse y permanecen *in situ* (excepto el N, que se volatiliza), ¿qué cantidad de nutrientes se incorporan después del incendio al *pool* de nutrientes disponibles en el suelo en cada caso? (c) El incremento anual de biomasa de ramas y troncos en estos bosques es de unas $2,3 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$; ¿qué proporción del requerimiento anual de cada nutriente representa el aporte originado por el incendio? (supondremos que la producción después del incendio será la misma que antes del mismo). Datos de Gracia *et al.* (2000-2004).

	Concentración del elemento (%)					
	N	P	S	Ca	Mg	K
Madera	0,119	0,005	0,011	0,183	0,023	0,062
Corteza	0,286	0,007	0,028	1,117	0,041	0,038
Hojas	1,219	0,075	0,130	0,832	0,231	0,358
Ramas	0,442	0,032	0,049	1,069	0,106	0,281

Problema 14.24. En la tabla siguiente se presentan los contenidos de N y P (en porcentaje respecto al máximo) en hojas de *Acer monspessulanum* y *Quercus rotundifolia* durante su ciclo vital en una localidad cercana a Salamanca (datos tomados de Mediavilla & Escudero 2003). Interpretar los patrones temporales que muestran los datos y calcular el porcentaje de nutriente retranslocado en cada caso.

<i>Acer monspessulanum</i>			<i>Quercus rotundifolia</i>		
Meses desde la brotación	N (%)	P (%)	Meses desde la brotación	N (%)	P (%)
1	54	33	1	42	47
2	88	100	5	79	80
3	79	87	10	84	76
4	100	96	15	89	83
5	91	62	20	93	87
6	72	48	25	100	100
7	66	32	30	88	91
8	59	26	35	84	85
9	39	26			

Problema 14.25. Un agricultor agrega a sus campos 200 kg de fertilizante 15-15-15, 200 kg de 7-5-21 y 200 kg de 18-46-0 por hectárea. ¿Qué cantidad de N, P₂O₅ y K₂O habrá agregado?

Problema 14.26. El objetivo de fertilización de un cultivo es de 120 kg N·ha⁻¹, 80 kg P₂O₅·ha⁻¹ y 120 kg K₂O·ha⁻¹. Si sólo disponemos de los fertilizantes del problema anterior, ¿qué cantidad se debe aplicar de cada uno de ellos?

Problema 14.27. La capacidad de autodepuración de un río es la propiedad que tiene de eliminar contaminantes por sí solo, de forma natural. La autodepuración tiene lugar por la actividad del bentos que absorbe nutrientes o contaminantes aguas abajo de un vertido puntual. Gracias a esta propiedad, las aguas de un río pueden volver a ser como eran antes del vertido unos pocos kilómetros aguas abajo de éste (siempre, claro está, que no haya otros vertidos, puntuales o difusos). La siguiente tabla muestra como ejemplo la concentración de amonio aguas abajo del vertido de una depuradora de aguas residuales en el río Tordera, en la provincia de Barcelona (aproximadamente, de Merseburger *et al.* 2005). ¿A qué distancia del punto del vertido se ha reducido la concentración de amonio a la mitad en cada uno de los muestreos? ¿A qué podrían ser debidas las diferencias entre los muestreos?

Distancia desde el vertido (m)	Proporción de NH ₄ ⁺ respecto a la concentración en el punto del vértido		
	Septiembre 2001	Enero 2002	Junio 2002
0	1,00	1,00	1,00
100	0,59	0,97	0,80
200	0,34	0,93	0,64
300	0,20	0,90	0,54
400	0,10	0,85	0,42
500	0,07	0,82	0,34

Problema 14.28. ☉ Considerar el ciclo del P en el encinar de Prades (los parámetros se obtienen clicando el botón "P" del *applet* 14.1). Suponer que se tala $70 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ de su biomasa, de las cuales $50 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ se comercializan como leña. Con el resto ($20 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$) se pueden hacer tres cosas: (1) dejarlas allí mismo; (2) quemarlas; (3) retirarlas y llevarlas a otro lugar. Evaluar las consecuencias sobre la producción del bosque y sobre el ciclo del P de estas tres posibles prácticas silvícolas. Considerar las siguientes variables: (a) biomasa del bosque a los 10 años de la tala; (b) años que se tarda en alcanzar de nuevo la biomasa inicial ($115 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$); (c) pérdida de nutrientes con los restos de tala y con las salidas hidrológicas. [Nota: considerar la tala como una cosecha que se realiza el primer año; y que la quema equivale a una fertilización mineral y el dejar los restos *in situ* a una fertilización orgánica que se efectúan el mismo año de la tala.]

Problema 14.29. Para el estudio del N en un encinar se ha considerado un sistema de tres compartimentos: N en la biomasa (X_1), N de la hojarasca del suelo (X_2) y N mineral (X_3). Todos los procesos de transformación del N siguen leyes de primer orden con parámetros g_1 (caída de hojarasca), g_2 (mineralización del N) y g_3 (absorción de N mineral por las plantas). Se ha medido: $g_1 = 0,1 \text{ año}^{-1}$, $g_2 = 0,05 \text{ año}^{-1}$, la absorción de N por las plantas ($30 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$), y la cantidad de N total en el ecosistema ($910 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$). Supondremos que no hay otros compartimentos ni flujos de entrada ni salida del ecosistema y que éste se encuentra en una situación de equilibrio. (a) ¿Qué cantidad de N habrá en cada compartimento en el equilibrio? (b) Se añaden $60 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ como fertilizante mineral. Si el ecosistema retiene todo este fertilizante sin pérdidas, ¿cuál será la nueva distribución de N entre los tres compartimentos en el equilibrio? (c) Volvamos a la situación del apartado (a). Supongamos que la temperatura media en este encinar aumenta 3°C como consecuencia del cambio climático y que, de los procesos que hemos considerado, el calentamiento sólo afecta a la mineralización de N. Si la Q_{10} de este proceso vale 2,0, ¿cuál será la nueva distribución de N entre los tres compartimentos en el equilibrio?

Problema 14.30. ☉ Considerar el bosque del problema anterior (apartado (a)). Parametrizar el *applet* 12.1 con las g_i en unidades de día^{-1} (utilizar 6 decimales para obtener los mismos resultados que en el problema anterior). Inicializar el modelo con el contenido de N de equilibrio en los tres compartimentos. Añadir 60 kg de N mineral por hectárea y seguir el contenido de N en cada compartimento al mes, al año y a los 10 años de haber realizado la fertilización. ¿Se ha llegado ya a una nueva situación de equilibrio al cabo de este tiempo?

Problema 14.31. En un lago no estratificado de 10 m de profundidad, la zona fótica llega hasta el fondo. Para simplificar este ecosistema lo dividimos en fitoplancton (X_2), zooplancton (X_3 , donde también se incluye el material detrítico) y materia disuelta (X_1). Se ha medido una concentración de PO_4^{3-} de $0,01 \mu\text{M}$ y una concentración de P total de $4 \mu\text{M}$. La mineralización de P sigue una ley de primer orden con coeficiente $0,007 \text{ día}^{-1}$. La absorción de PO_4^{3-} por los productores primarios del fitoplancton es proporcional a la concentración de PO_4^{3-} con un coeficiente de $2,0 \text{ día}^{-1}$. Finalmente, el consumo de fitoplancton por el zooplancton se ajusta mejor a un proceso de segundo orden que depende tanto de la cantidad de fitoplancton como de la de zooplancton con un coeficiente g_2 . Supondremos que el sistema se encuentra en equilibrio y que no hay ni entradas ni salidas de nutrientes del lago. (a) ¿Qué proporción de P hay en cada compartimento? (b) ¿Cuál es el tiempo de renovación del P en cada compartimento? (c) Cuando el lago se hiela, la tasa de fotosíntesis disminuye 100 veces. ¿Cuál es la nueva distribución del P en los tres compartimentos?

Problema 14.32. ☉ Estudiar con el *applet* 14.2 la producción primaria de un lago con las características de la tabla siguiente con y sin mezcla vertical del agua. Observar que en este lago no hay entradas ni salidas hidrológicas de nutrientes. Ejecutar el modelo con y sin mezclas de agua cada 6 meses (24 semanas) y anotar la producción acumulada y la cantidad de nutrientes en el epilimnion. (a) ¿Qué ocurre cuando no hay mezcla vertical? (b) ¿Y cuando sí la hay? ¿Se mantiene constante la producción primaria del lago en este segundo caso?

$V_{\text{máx}}$	$0,2 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{sem}^{-1}$	Km	$0,01 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$	EPI dis	$0,001 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$
Input	$0 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sem}^{-1}$	Prof Mezcla	100 m	Fito	$0,01 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$
Out EPI	0 sem^{-1}	Out HIPO	0 sem^{-1}	Zoo	$0,02 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$
Consumo	$0,5 \text{ l}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{sem}^{-1}$	Mineral	$0,2 \text{ sem}^{-1}$	HIPO Detr	$0,02 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$
Sedim EPI	$0,05 \text{ sem}^{-1}$	Sedim HIPO	$0,05 \text{ sem}^{-1}$	HIPO Dis	$0,02 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$
Exc Zoo	$0,1 \text{ sem}^{-1}$			EPI Prof	50 m
				HIPO Prof	100 m

Problema 14.33. ☉ Considerar de nuevo el lago del problema anterior. Analizar el efecto de la mayor o menor sedimentación del fitoplancton y del zooplancton sobre la producción primaria. Considerar unos valores de sedimentación (del epilimnion al hipolimnion) de 0, 0,01, 0,02, 0,04, y 0,08 semana⁻¹. Ejecutar de forma repetida el modelo mezclando el agua cada 6 meses. ¿Cuál es la producción primaria entre las semanas 48 y 96 para cada valor de sedimentación? Comentar los resultados.

Problema 14.34. ☉ En general, el agua de salida de un embalse contiene menos nutrientes que la de entrada. De esta forma, un embalse o, mejor aún, una cadena de embalses, actúa como una eficaz depuradora de los ríos. Los nutrientes, P principalmente, evidentemente no han desaparecido, sino que se han acumulado en el sedimento. Hacia 1970, el embalse de Sau (Barcelona) recibía del río Ter y algunos otros tributarios una carga de alrededor de 100 t PO₄³⁻ · año⁻¹, un 40-90% del cual quedaba retenido en su sedimento (datos de Vidal *in* Margalef 1983). Simular este proceso con el *applet* 14.2 utilizando una parametrización verosímil del embalse de Sau que se da en la tabla siguiente. El embalse suele tener un periodo de mezcla anual. Ejecutar el modelo durante 12 meses y luego mezclar el agua; repetirlo varias veces y anotar los resultados en la semana 240 y en la 288. (a) ¿Qué cantidades de P han entrado y salido del embalse durante ese año? (b) Estudiar el efecto de la cantidad de agua que circula a través del embalse en el coeficiente de retención. Para hacerlo utilizar coeficientes de exportación del epilimnion variables entre 0,01 y 0,15 año⁻¹ (cuanto mayor es el coeficiente más rápidamente se renueva el agua).

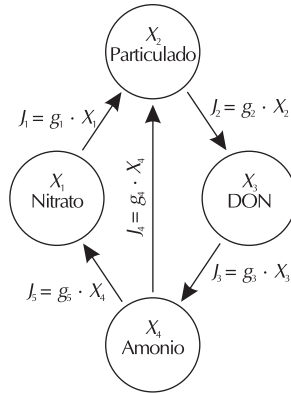
V _{máx}	0,1 mg·l ⁻¹ ·sem ⁻¹	Km	0,01 mg·l ⁻¹	EPI dis	0,1 mg·l ⁻¹
Input	0,4 mg·m ⁻² ·sem ⁻¹	Prof Mezcla	100 m	Fito	0,1 mg·l ⁻¹
Out EPI	0,1 sem ⁻¹	Out HIPO	0,01 sem ⁻¹	Zoo	0,1 mg·l ⁻¹
Consumo	0,5 l·mg ⁻¹ ·sem ⁻¹	Mineral	0,1 sem ⁻¹	HIPO Detr	0,2 mg·l ⁻¹
Sedim EPI	0,2 sem ⁻¹	Sedim HIPO	0,2 sem ⁻¹	HIPO Dis	0,2 mg·l ⁻¹
Exc Zoo	0,1 sem ⁻¹			EPI Prof	6 m
				HIPO Prof	20 m

Problema 14.35. 🦋 Consideremos que el ciclo del nitrógeno en un ecosistema acuático se restringe a los siguientes cuatro compartimentos: nitrato (X₁), nitrógeno particulado en el plancton y los detritus (X₂), nitrógeno orgánico disuelto (DON, X₃) y amonio (X₄). Las transferencias entre los compartimentos anteriores, en el orden descrito, y también la conversión de amonio en nitrógeno particulado, corresponden a procesos de primer orden. En la Bahía de Quinte, en el lago Ontario, se midieron en verano y en invierno las siguientes constantes para los procesos de producción de nitrógeno orgánico disuelto (g₂), para el proceso de amonificación (g₃), para la suma de la asimilación de amonio más nitrificación (g₄ + g₅) y para el cociente entre la asimilación de nitratos y la nitrificación (g₁/g₅):

	g ₂	g ₃	g ₄ + g ₅	g ₁ /g ₅
Verano	4,1	2,0	4,7	5,1
Invierno	8,0	4,4	4,2	0,6

Si suponemos que la cantidad total de N no varía entre el verano y el invierno, ¿cuál es la distribución de N entre los cuatro compartimentos una vez se haya alcanzado la situación de equilibrio en cada caso? (datos

de Liao & Lin *in* Ricklefs 1998). [Nota: considerar el modelo de compartimentos y flujos de la figura adjunta.]





15. CICLOS BIOGEOQUÍMICOS GLOBALES

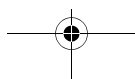
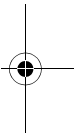
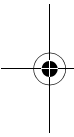
Si en el capítulo anterior veíamos los ciclos de nutrientes en ecosistemas individuales (un lago, un bosque, un campo de cultivo), en este capítulo final estudiaremos los ciclos de los elementos para la Tierra en su conjunto. El estudio de estos ciclos globales presenta dificultades añadidas respecto del estudio de los ciclos en ecosistemas más pequeños. Esto se debe tanto a la magnitud de las dimensiones físicas y temporales implicadas, como a las enormes cantidades de nutrientes almacenados en los compartimentos y a la gran diversidad de procesos relevantes. Sin embargo, el estudio de los ciclos globales es también en algún sentido más simple, ya que el planeta Tierra es un sistema muy bien delimitado y, lo que es todavía más importante, eminentemente **cerrado**, donde las salidas y entradas de materia son negligibles.

En este capítulo trataremos los ciclos del agua y de los principales elementos (C, N, P y S) en la Tierra. Los ciclos de estos elementos se denominan biogeoquímicos por el papel clave que los organismos vivos juegan en ellos. Tradicionalmente se había considerado que la relación entre organismos y medio era fundamentalmente unidireccional: las condiciones ambientales se veían como una realidad fuera del control de los organismos, a la que éstos debían adaptarse para poder sobrevivir. Aunque se reconocía que muchos organismos modifican el medio donde viven, esto se acostumbraba a ver como un fenómeno local. En efecto, cuesta concebir que los organismos determinen las principales características físico-químicas de la Tierra, como la composición química de océanos y atmósfera o la misma temperatura del planeta. Y, sin embargo, todo apunta a que es así. Como veremos, la composición de la atmósfera que respiramos es, en buena medida, el producto histórico de la actividad de los seres vivos. Estas consideraciones llevaron a James Lovelock a presentar, en 1969, la **hipótesis Gaia**. En ella se postula que la vida mantiene las condiciones físico-químicas de la superficie de la Tierra, de la atmósfera y de los océanos a un nivel tal que sean confortables para la propia vida. Esta hipótesis contrasta radicalmente con la visión tradicional que considera que la vida y el planeta evolucionan de forma independiente, y será el objeto del último apartado del libro.

Aunque se puede estar más o menos de acuerdo con la visión orgánica de Gaia que propone Lovelock, es indudable que los seres vivos controlan en buena medida los flujos de energía y de materiales a escala planetaria y, por lo tanto, determinan también las condiciones ambientales presentes y futuras. En este sentido hay una especie que tiene ya bajo su control una parte desproporcionadamente grande de estos flujos. Esta especie es la nuestra, la humana. Efectivamente, la humanidad ha conseguido alterar de forma notable los ciclos de los principales elementos y, con ello, el clima y la composición de la superficie terrestre. Trataremos estas alteraciones y sus consecuencias, potencialmente enormes, dentro de los apartados correspondientes a los ciclos afectados.

15.1. CICLO GLOBAL DEL AGUA

La vida está íntimamente ligada a la presencia de **agua líquida**. Sus propiedades únicas hacen del agua el medio óptimo para el desarrollo de la vida, como lo prueba el hecho que incluso en ecosistemas terrestres, donde el medio externo es necesariamente no acuoso, el medio interno de los organismos sigue estando constituido fundamentalmente por agua líquida. Donde ésta es escasa (desiertos) o no está



James Lovelock



James Lovelock nació en Letchworth (Reino Unido) en 1919. Estudió química en la Universidad de Manchester y recibió sendos doctorados en medicina (1948) y biofísica (1959) en la Escuela de Higiene y Medicina Tropical de Londres y en la Universidad de Londres, respectivamente. Ha desarrollado su labor científica en laboratorios de universidades británicas y norteamericanas, en la NASA y, desde 1964, como investigador independiente manteniendo sólo vínculos honoríficos con la academia. La amplitud de sus contribuciones es colosal, en campos tan dispares como la medicina, la instrumentación científica, la ecología o la geofisiología (campo que él mismo creó). En la década de 1950 Lovelock inventó una serie de detectores de ionización para cromatógrafos de gases; uno de los cuales (el detector de captura de electrones), tuvo un papel fundamental en la detección de residuos de pesticidas en los ecosistemas (lo cual llevó a Rachel Carson a escribir su famoso libro *Silent spring* y al despertar del movimiento ambientalista)

y, posteriormente, en la detección de compuestos como PCBs, CFCs y óxidos de nitrógeno en la atmósfera. Mientras trabajaba para la NASA en la década de 1960 Lovelock ideó una serie de sencillos tests basados en la composición química de la atmósfera que le sirvieron para descartar la presencia de vida en Marte. Estas ideas le llevaron a proponer la hipótesis Gaia, según la cual la Tierra es un sistema autorregulado en el que las condiciones ambientales se mantienen a un nivel adecuado para el mantenimiento de la vida. Lovelock ha dedicado buena parte de sus esfuerzos a partir de la década de 1970 a encontrar evidencias, tanto teóricas como experimentales, en favor de la hipótesis Gaia. Más allá de discusiones de detalle sobre sus postulados, la idea central de la hipótesis, el hecho que la vida regula las condiciones físico-químicas de la superficie terrestre a escala global, es una de las ideas más revolucionarias y con implicaciones más hondas aparecidas en el siglo XX en cualquier ámbito.

disponible (lugares muy fríos), la vida también es escasa o incluso está ausente. El agua sirve también de medio de transporte a gran escala de los nutrientes y, por tanto, trataremos el ciclo del agua en la Tierra antes de abordar el estudio de los ciclos globales de los elementos. De hecho, el ciclo del agua incluye los mayores flujos de materia que tienen lugar en la superficie terrestre.

Los océanos contienen alrededor del 97% de toda el agua de la Tierra (Figura 15.1). Los siguientes compartimentos en importancia son el del hielo de los glaciares y los casquetes polares (sin contar el hielo flotante, que se incluye en el agua oceánica) y el de las aguas subterráneas. Sólo una pequeña cantidad del agua de la Tierra se encuentra en ríos y lagos (0,02% del total). Los principales flujos de agua a escala planetaria son la evaporación desde continentes (transpiración de las plantas, fundamentalmente) y océanos, y la precipitación. La evaporación es mayor que la precipitación total en los océanos, mientras que en los continentes ocurre lo contrario; el exceso de agua que aporta la precipitación y no es evaporotranspirada en los continentes es devuelto por los ríos al mar.

Problema 15.1. Dado el diagrama del ciclo global del agua de la Figura 15.1, (a) ¿cuál es el tiempo de residencia del agua en la atmósfera y en los océanos? (b) Si de repente se convirtiera en lluvia toda el agua que hay en la atmósfera, ¿cuál sería la cantidad media de precipitación sobre la Tierra (en l·m⁻²)? (c) Si la superficie de los continentes es 1/3 de la superficie total de la Tierra, ¿cuál es la precipitación media anual en los continentes y en los océanos? [Nota: el radio de la Tierra es de 6378 km.]

Solución

(a) El tiempo de residencia es el cociente entre el contenido del compartimento y el flujo que lo atraviesa en condiciones de equilibrio. Si suponemos que el ciclo global del agua está en equilibrio (o cerca de él) podemos calcular los tiempos de residencia como:

$$\text{tiempo de residencia en la atmósfera} = \frac{13.000 \text{ km}^3}{(71.000 + 425.000) \frac{\text{km}^3}{\text{año}}} \cdot \frac{365 \text{ días}}{1 \text{ año}} = 9,6 \text{ días}$$

$$\text{tiempo de residencia en el océano} = \frac{1,35 \cdot 10^9 \text{ km}^3}{425.000 \frac{\text{km}^3}{\text{año}}} = 3176 \text{ años}$$

Obsérvese que en el caso de la atmósfera podemos considerar tanto la evaporación como la lluvia; da lo mismo.

(b) Basta dividir la cantidad de agua en la atmósfera por la superficie de la Tierra

$$\frac{13.000 \text{ km}^3}{4 \cdot \pi \cdot 6378^2 \text{ km}^2} \cdot \frac{10^{12} \text{ l}}{1 \text{ km}^3} \cdot \frac{1 \text{ km}^2}{10^6 \text{ m}^2} = 25,4 \frac{\text{l}}{\text{m}^2}$$

(c) La precipitación por unidad de superficie será

$$\text{continentes: } \frac{111.000 \frac{\text{km}^3}{\text{año}}}{\frac{4}{3} \cdot \pi \cdot 6378^2 \text{ km}^2} \cdot \frac{10^{12} \text{ l}}{1 \text{ km}^3} \cdot \frac{1 \text{ km}^2}{10^6 \text{ m}^2} = 651 \frac{\text{l}}{\text{año} \cdot \text{m}^2}$$

$$\text{océanos: } \frac{385.000 \frac{\text{km}^3}{\text{año}}}{\frac{2 \cdot 4}{3} \cdot \pi \cdot 6378^2 \text{ km}^2} \cdot \frac{10^{12} \text{ l}}{1 \text{ km}^3} \cdot \frac{1 \text{ km}^2}{10^6 \text{ m}^2} = 1130 \frac{\text{l}}{\text{año} \cdot \text{m}^2}$$

La precipitación por unidad de superficie es aproximadamente el doble en los océanos que en los continentes.

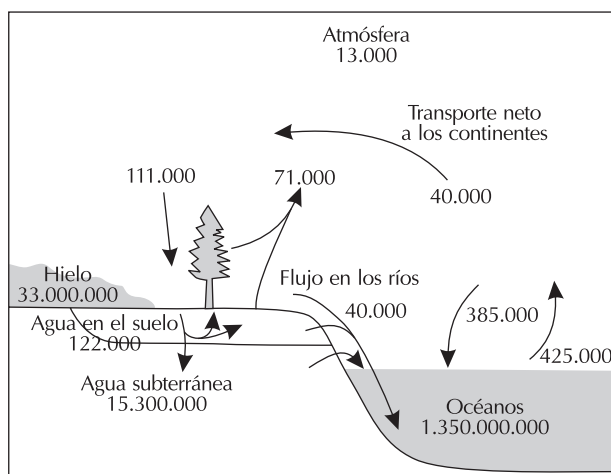


Figura 15.1. El ciclo global del agua (redibujado de Schlesinger 1997). Las unidades de los contenidos de los compartimentos son km^3 y la de los flujos, $\text{km}^3 \cdot \text{año}^{-1}$.

15.2. CICLO GLOBAL DEL CARBONO

La absorción de C desde la atmósfera y los océanos proporciona el material de construcción básico y el combustible para la mayor parte de procesos biológicos. A escalas de millones de años el principal com-

partimento del ciclo de carbono corresponde a la litosfera y, en particular, a las rocas sedimentarias. La cantidad de C en el resto de compartimentos (materia orgánica viva o muerta, atmósfera y océano) no llega al 0,1% del C total. Sin embargo, el intercambio entre la litosfera y el resto de compartimentos (sedimentación marina, meteorización de rocas) es comparativamente muy lento, lo cual implica que si estudiamos el ciclo del C a escalas de tiempo relativamente cortas (siglos, algunos milenios) podamos prescindir de la litosfera y centrarnos en el resto de compartimentos (Figura 15.2).

Litosfera aparte, la mayor parte del C de la Tierra se encuentra **disuelto en el océano** (en forma de CO_2 , H_2CO_3 , HCO_3^- , CO_3^{2-} , o como C orgánico). Sólo la parte superior del océano intercambia materia con la atmósfera, por lo que el océano se suele dividir en un compartimento superficial y uno de profundo, siendo este último mucho mayor. La atmósfera contiene mucho menos C pero está implicada en los flujos de mayor magnitud, puesto que intercambia C con los ecosistemas terrestres y con el océano superficial. Finalmente, una pequeña parte del C total, de magnitud similar al contenido en la atmósfera, corresponde a C orgánico (vivo y muerto). Éste es mucho más abundante en los continentes (madera, MO del suelo) que en los océanos.

Los átomos de C se encuentran, básicamente, en dos estados de oxidación: -4 , en el CH_4 y en las moléculas orgánicas; y $+4$, en el CO_2 , HCO_3^- , CaCO_3 , etc. El paso del primero al segundo de estos estados corresponde a una reacción de oxidación (respiración, combustión), mientras que el proceso inverso es una reacción de reducción (fotosíntesis, quimiosíntesis). Éstas son las principales reacciones que afectan al C en la Tierra, y los principales flujos de C están ligados a ellas: **fotosíntesis y respiración** en los ecosistemas terrestres y oceánicos (véase problema 15.19).

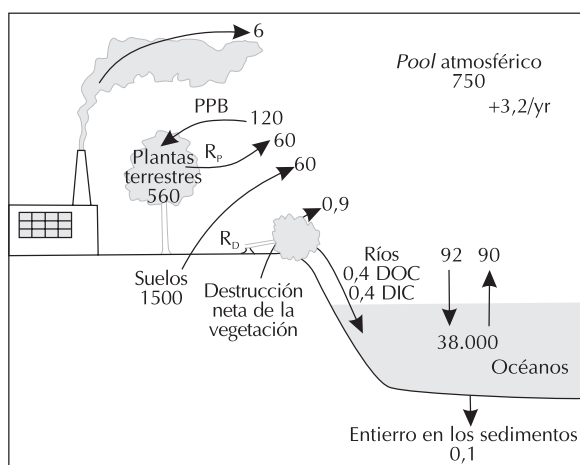


Figura 15.2. El ciclo global del carbono (redibujado de Schlesinger 1997). Las unidades son 10^{15} g C para los contenidos de los compartimentos y 10^{15} g C-año $^{-1}$ para los flujos. DOC = carbono orgánico disuelto. DIC = carbono inorgánico disuelto.

Como veremos más adelante, el ciclo global del C ha cambiado a lo largo de la historia de la Tierra. Recientemente, la humanidad ha alterado este ciclo de manera notable, principalmente mediante la quema de combustibles fósiles y la producción de cemento, pero también con la roturación y quema de vegetación natural para la instalación de nuevos cultivos (deforestación). Buena parte de estas emisiones de C se quedan en la atmósfera, lo cual provoca un aumento de la concentración de aproximadamente $1,6$ ppmv CO_2 -año $^{-1}$. El resto se reparte entre el océano y la vegetación terrestre (Tabla 15.1). El incremento de la concentración de CO_2 atmosférico está teniendo consecuencias globales muy importantes: puesto que el CO_2 absorbe parte de la radiación infrarroja que emite la Tierra (y que, de otra forma, se perdería en el espacio), un aumento en su

concentración contribuye a calentar el planeta. Este efecto invernadero está causando un cambio climático a escala planetaria sin precedentes en los últimos milenios. Aunque el CO_2 no es el único gas con efecto invernadero, sí es el más importante a escala global. La posible conexión entre las emisiones de CO_2 y el aumento de la temperatura terrestre fue descubierta a finales del siglo XIX por el químico sueco Svante Arrhenius, pero no fue hasta finales del siglo XX que las consecuencias de este calentamiento global comenzaron a hacerse evidentes y su gestión se convirtió en uno de los mayores retos que afronta la humanidad.

Más allá de los hechos incontestables de que la concentración de CO_2 en la atmósfera está aumentando y de que esto está teniendo y va a tener consecuencias climáticas importantes, es interesante constatar el elevado grado de incertidumbre existente sobre el destino de las emisiones antrópicas de carbono. Aproximadamente la mitad del carbono emitido queda en la atmósfera; del resto, la mitad es absorbido por los océanos. Se desconoce el destino de la cuarta parte restante, por lo cual este flujo se ha venido a denominar sumidero perdido o residual de C (*missing sink*) (Tabla 15.1). Actualmente se cree que este C debe incorporarse a la biomasa y necromasa terrestres, y parece que esto tiene lugar en los vastos bosques del hemisferio norte, los cuales están creciendo más que anteriormente. Diversos factores contribuyen a esta aceleración en la tasa de acumulación de biomasa en los bosques septentrionales: (1) cambios en los usos del suelo (abandono de cultivos, extinción de los incendios); (2) fertilización por CO_2 , que aumenta la tasa de fotosíntesis; (3) fertilización por N, a causa de la contaminación atmosférica; (4) aumento de las temperaturas (clima más benigno y alargamiento del período vegetativo).

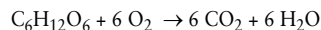
El C absorbido en las capas superiores de los océanos tiende a acumularse en las aguas profundas. Esto ocurre tanto con la sedimentación de C particulado (organismos y restos de ellos) como con el hundimiento de aguas ricas en CO_2 , el cual no es compensado por el afloramiento de aguas profundas antiguas formadas en la era preindustrial. En este sentido, conviene considerar que el agua oceánica profunda que se está formando hoy día (rica en CO_2) tardará miles de años en volver a la superficie. Cuando lo haga los océanos podrán devolver a la atmósfera parte del CO_2 que ahora retiran de ella. Estos grandes decalajes temporales ponen de manifiesto la importancia de considerar los tiempos de renovación de los distintos compartimentos.

Tabla 15.1. Balance global del CO_2 (en Pg C·año⁻¹). Los valores positivos corresponden a flujos netos hacia la atmósfera. Se indica la estima promedio \pm la incertidumbre (no la variación interanual, que es mayor) para cada flujo (según Prentice *et al.* 2001).

	1980 a 1989	1989 a 1998
Emisiones antrópicas	5,4 \pm 0,3	6,3 \pm 0,4
Almacenamiento en la atmósfera	3,3 \pm 0,1	3,3 \pm 0,1
Flujo océano-atmósfera	-1,9 \pm 0,6	-2,3 \pm 0,7
Flujo total continentes-atmósfera (a + b)	-0,2 \pm 0,7	-0,7 \pm 0,7
(a) Cambios en los usos del suelo	1,7 (de 0,6 a 2,5)	1,6 \pm 0,8
(b) Sumidero terrestre residual	-1,9 (de -3,8 a 0,3)	-2,3 \pm 1,3

Problema 15.2. ¿Cómo se verían afectados el CO_2 y el O_2 atmosféricos si toda la biomasa terrestre ardiese de repente? Datos para el C en la Figura 15.2; contenido de O_2 atmosférico: $1,19 \cdot 10^{21}$ g O_2 .

Solución. De forma simplificada, podemos considerar que la combustión de la biomasa ocurre según la siguiente reacción:



Entonces, la combustión de toda la biomasa terrestre representa

$$560 \cdot 10^{15} \text{ g C} \cdot \frac{1 \text{ mol C}}{12 \text{ g C}} \cdot \frac{1 \text{ mol O}_2}{1 \text{ mol C}} \cdot \frac{32 \text{ g O}_2}{1 \text{ mol O}_2} = 1,49 \cdot 10^{18} \text{ g O}_2$$

Como resultado de este enorme incendio, la cantidad de O_2 atmosférico disminuiría en una cantidad casi inapreciable

$$\frac{O_2 \text{ después del incendio}}{O_2 \text{ antes del incendio}} = \frac{1,19 \cdot 10^{21} - 1,49 \cdot 10^{18}}{1,19 \cdot 10^{21}} = 0,9987$$

Por el contrario, la cantidad de C atmosférico aumentaría muy notablemente:

$$\frac{C \text{ después del incendio}}{C \text{ antes del incendio}} = \frac{560 \cdot 10^{15} + 750 \cdot 10^{15}}{750 \cdot 10^{15}} = 1,75$$

15.3. CICLO GLOBAL DEL NITRÓGENO

El ciclo del N es más complejo que el del C. Ello obedece fundamentalmente a que los átomos de N pueden adoptar un mayor número de **estados de oxidación** que los de C: -3 en la materia orgánica, el NH_3 y el NH_4^+ , 0 en el N_2 , +1 en el N_2O , +2 en el NO, +3 en el NO_2^- , +4 en el NO_2 , y +5 en el NO_3^- . Algunas de estas moléculas son gases (NH_3 , N_2 , N_2O , NO, NO_2) y otras suelen encontrarse disueltas en forma iónica (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-), por lo que se dan múltiples reacciones de oxidación y reducción del N, tanto en la atmósfera como en los océanos. Muchas de estas reacciones redox reciben nombres específicos (Figura 15.3), lo cual dificulta a veces la comprensión del ciclo del N. Sólo una pequeña parte de estas reacciones son llevadas a cabo por plantas, hongos y animales (reducción y asimilación de nitrato, asimilación de amonio, biosíntesis). El resto del ciclo del N (amonificación, nitrificación, desnitrificación, fijación de N) está en manos de las bacterias.

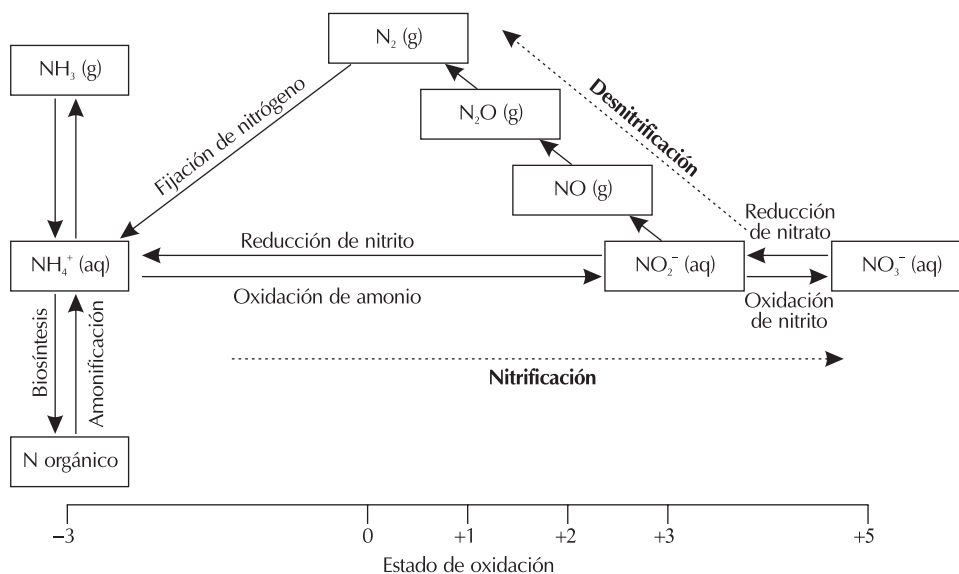


Figura 15.3. Representación esquemática de las principales transformaciones en el ciclo del nitrógeno (adaptado de Karl & Michaels 2001).

El N_2 atmosférico constituye la mayor reserva de N terrestre ($3,9 \cdot 10^{21}$ g N). En segundo lugar se encuentra el N almacenado en rocas y sedimentos ($4,0 \cdot 10^{20}$ g N), aunque este compartimento presenta una tasa de renovación muy baja y no es importante si nos limitamos a escalas temporales relativamente cor-

tas. Una pequeña parte del N terrestre se encuentra formando parte de la biomasa y la necromasa ($100 \cdot 10^{15}$ g N). Tanto en los medios terrestres como en las capas profundas del océano existe muy poco N inorgánico en formas activas, puesto que éstas son absorbidas muy eficientemente por los productores primarios. El océano profundo constituye también un *pool* importante de NO_3^- ($600 \cdot 10^{15}$ g N), el cual se origina con la descomposición de la materia orgánica en las capas no iluminadas.

Pese a la gran cantidad de N_2 que hay en la atmósfera, el N limita la productividad de muchos ecosistemas, tanto terrestres como acuáticos. La razón estriba en que el N_2 no es directamente utilizable por la mayor parte de organismos, sino que debe ser **fijado** previamente (Figura 15.4). Pese a que existe una cierta fijación abiótica de N_2 en la atmósfera ligada a los rayos, la mayor parte de la fijación la realizan las bacterias poseedoras de la enzima nitrogenasa, capaz de romper el triple enlace del N_2 . Estas bacterias fijadoras de N pueden ser de vida libre (*Azotobacter*, cianobacterias) o simbióticas de plantas superiores (p. ej., *Rhizobium*). Recientemente, las personas nos hemos convertido también en organismos fijadores de N, ya sea intencionalmente, mediante el proceso industrial de Haber, que convierte N_2 en NH_3 , o sin querer, en los motores de explosión interna que transforman N_2 en NO y NO_2 . Puesto que el N suele limitar la producción primaria, la fijación humana de N ha incrementado notablemente la productividad de los ecosistemas (uso de fertilizantes agrícolas, deposición atmosférica del N emitido). Este aumento de disponibilidad de nutrientes (no sólo N, también P) en los ecosistemas terrestres y acuáticos se conoce con el nombre de **eutrofización** y suele tener consecuencias negativas para los ecosistemas o, al menos, para algunos de los servicios que éstos nos prestan.

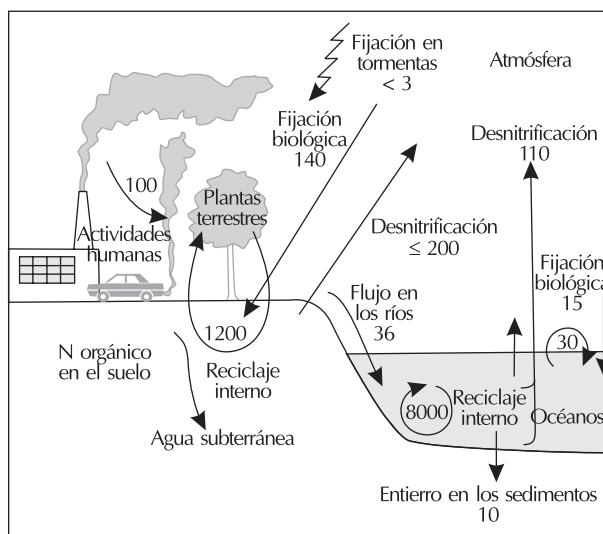


Figura 15.4. El ciclo global del nitrógeno (redibujado de Schlesinger 1997). Unidades de los flujos en 10^{12} g N-año⁻¹.

Problema 15.3. Considerar una PPN oceánica de $50 \cdot 10^{15}$ g C-año⁻¹, la Figura 15.4 del ciclo del N y una relación C:N (en peso) de la producción primaria neta marina de 5,7. ¿Qué proporción de la producción primaria neta oceánica se realiza, respectivamente, con N procedente de los continentes, con N fijado en los océanos y con N reciclado?

Solución. Calculemos en primer lugar el flujo de N en la producción primaria oceánica

$$\frac{50 \cdot 10^{15} \text{ g C}}{\text{año}} \cdot \frac{1 \text{ g N}}{5,7 \text{ g C}} = 8,8 \cdot 10^{15} \frac{\text{g N}}{\text{año}}$$

La proporción de la PPN que representa el aporte de N con los ríos es de

$$\frac{36 \cdot 10^{12} \text{ g N aportado por los ríos} \cdot \text{año}^{-1}}{8,8 \cdot 10^{15} \text{ g N en la PPN} \cdot \text{año}^{-1}} = 0,0041 = 0,41 \%$$

La proporción de la PPN que representa la fijación de N en los océanos es de

$$\frac{15 \cdot 10^{12} \text{ g N fijado} \cdot \text{año}^{-1}}{8,8 \cdot 10^{15} \text{ g N en la PPN} \cdot \text{año}^{-1}} = 0,0017 = 0,17 \%$$

El resto, $100 - 0,41 - 0,17 = 99,42\%$, es N reciclado. Estos cálculos nos muestran que los océanos son extraordinariamente eficientes en el reciclado del N.

15.4. CICLO GLOBAL DEL FÓSFORO

El ciclo del P contrasta con los del C, el N y el S en que no contiene ningún elemento gaseoso importante. Desde el punto de vista de las reacciones químicas implicadas es un ciclo relativamente poco interesante, ya que casi todo el P se encuentra como ión fosfato, PO_4^{3-} , o formas afines (H_3PO_4 , H_2PO_4^- , HPO_4^{2-}). Respecto a su distribución, la mayor parte del P se encuentra en las **rocas** de la corteza terrestre y en los **sedimentos oceánicos** (Figura 15.5). Las rocas y suelos expuestos en la superficie de los continentes producen por **meteorización** todo el P que se incorpora a los organismos. Sin embargo, esta meteorización es muy lenta, puesto que los minerales de P, como la apatita, son muy insolubles. Parte de este P va a parar a ríos, lagos y, en último término, al océano. Allí se encuentra una gran cantidad de P, pero igual que en el caso del NO_3^- , la mayor parte está en las aguas profundas y no participa en la producción primaria. A escalas de tiempo relativamente cortas (milenios) el flujo de P es unidireccional, de los continentes a los océanos; a escalas de tiempo geológicas (decenas a centenares de millones de años) las rocas sedimentarias formadas en los fondos oceánicos son expuestas de nuevo a la meteorización en las superficies continentales.

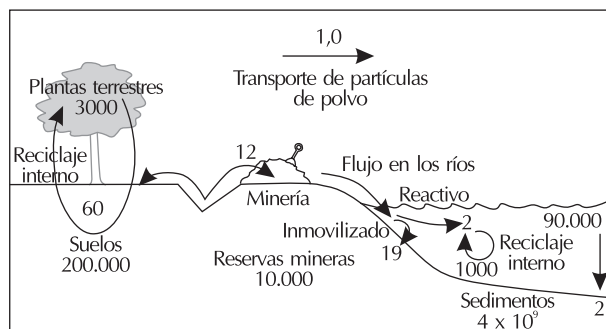


Figura 15.5. El ciclo global del fósforo (redibujado de Schlesinger 1997). Las unidades son 10^{12} g P para los contenidos de los compartimentos y 10^{12} g P·año⁻¹ para los flujos.

La disponibilidad de P y de N **limita**, a menudo **conjuntamente**, la producción primaria de muchos ecosistemas (véase problema 15.4). Consideremos un sitio donde hay bastante P y poco N; en un lugar así los organismos fijadores de N (cianobacterias, por ejemplo, si se tratara del mar) tendrán una ventaja competitiva sobre los que no lo son, con lo que su producción primaria aumentará hasta que (proporcionalmente) empiece a escasear el P. En cuanto escasea el P y no el N, deja de ser ventajoso fijar N, pues-

to que este proceso es muy caro energéticamente y resulta más económico tomarlo directamente del ambiente en forma soluble. Con el tiempo bajará la fijación biológica de N, hasta que este elemento deje de estar en exceso. En ambos casos acabamos con una situación en la que N y P limitan, conjuntamente, la producción de los ecosistemas.

Ahora bien, a nivel planetario y a escalas de tiempo geológicas, el P es probablemente el principal elemento limitante de la producción primaria. Para convencernos de ello basta con considerar lo que ocurriría si no fuera así. Si el nutriente limitante no fuera el P, probablemente lo sería el N, pero como hemos visto existe una cantidad enorme de N_2 en la atmósfera, disponible para ser fijado. En condiciones en que el N fuera el elemento limitante la tendencia natural sería a aumentar la fijación biológica de N hasta que este elemento dejara de limitar la producción, y empezara a escasear el P. Esto es probablemente lo que ha ocurrido en diversos momentos de la historia de la vida en la Tierra. Aunque los aportes de P a los ecosistemas también están controlados hasta cierto punto por los organismos (meteorización de la roca), la capacidad de regulación por parte de éstos es mucho menor que en el caso del N.

El hombre ha alterado profundamente el ciclo del P con la minería de sustratos ricos en P, sobretudo para producir fertilizantes agrícolas. Los cambios de usos del suelo causados por la actividad humana también han acelerado las tasas de erosión eólica e hídrica en los ecosistemas terrestres, causando un incremento en las pérdidas de P de los continentes. En conjunto, estos flujos han resultado en un aumento del transporte de P en las aguas continentales, con la consiguiente **eutrofización** de éstas. Las consecuencias han sido a menudo nefastas para la vida acuática y para el suministro de agua potable a la población humana.

Problema 15.4. El plancton oceánico tiene una relación atómica C:N:P de 106:16:1 (relación de Redfield). (a) Las aguas ricas en nutrientes de las zonas de afloramiento marinas tienen una relación C:N:P de 800:16:1. ¿Qué nutriente limita la PPN en estas zonas oceánicas? (b) Los ríos aportan anualmente al océano $36 \cdot 10^{12}$ g N·año⁻¹ y $2 \cdot 10^{12}$ g P reactivo·año⁻¹. ¿Qué nutriente limitará, probablemente, la PPN en las zonas costeras del océano?

Solución

(a) En el agua de las zonas de afloramiento hay un exceso de C sobre el requerido por los organismos. N y P, por el contrario, están en la misma proporción que la que tienen los organismos, por lo que se agotarán simultáneamente. Tanto el N como el P son limitantes.

(b) Veamos cuál es la relación atómica N:P en el agua de los ríos

$$\frac{36 \cdot 10^{12} \text{ g N}}{2 \cdot 10^{12} \text{ g P}} \cdot \frac{1 \text{ mol N}}{14 \text{ g N}} \cdot \frac{31 \text{ g P}}{1 \text{ mol P}} = 39,9 \frac{\text{mol N}}{\text{mol P}}$$

Se agotará antes el P que el N, por lo que es de suponer que, globalmente, el P sea el nutriente limitante en las aguas costeras cerca de la desembocadura de los ríos.

15.5. CICLO GLOBAL DEL AZUFRE

El S vuelve a ser un elemento con **múltiples estados de oxidación**, lo cual hace que se presente en una gran variedad de formas: -2 en el gas HS_2 y en la materia orgánica; -1 en la pirita FeS_2 ; 0 en el azufre elemental, S_0 ; +2 en el ión tiosulfato, $S_2O_3^{2-}$; +4 en el gas SO_2 y en el ión sulfito, SO_3^{2-} ; +6 en el gas SO_3 , en el ión sulfato SO_4^{2-} , y en el yeso $CaSO_4 \cdot H_2O$. Vemos que existe azufre formando parte de gases, iones disueltos, minerales y compuestos orgánicos, por lo que este elemento estará presente en todos los principales compartimentos globales.

Los mayores compartimentos de S son las **rocas** ($2 \cdot 10^{22}$ g S) y **sedimentos** ($3 \cdot 10^{20}$ g S) y el SO_4^{2-} disuelto en el océano ($1,3 \cdot 10^{21}$ g S). Una pequeña parte se encuentra en la materia orgánica, sobre todo terrestre ($3 \cdot 10^{17}$ g S), y cantidades aún menores en ríos y lagos ($3 \cdot 10^{14}$ g S). La atmósfera casi no tiene S ($3,8 \cdot 10^{12}$ g S), aunque el poco que posee tiene, como veremos, importantes efectos sobre los ecosistemas. A nivel global el transporte de S se realiza por los ríos y por la atmósfera. Los ríos devuelven al mar el SO_4^{2-} producido en la meteoriza-

ción de los minerales de S, mientras que la atmósfera transporta los gases producidos por los volcanes, polvo terrestre, gases biogénicos y, sobre todo, pequeños cristales de sal marina (Figura 15.6).

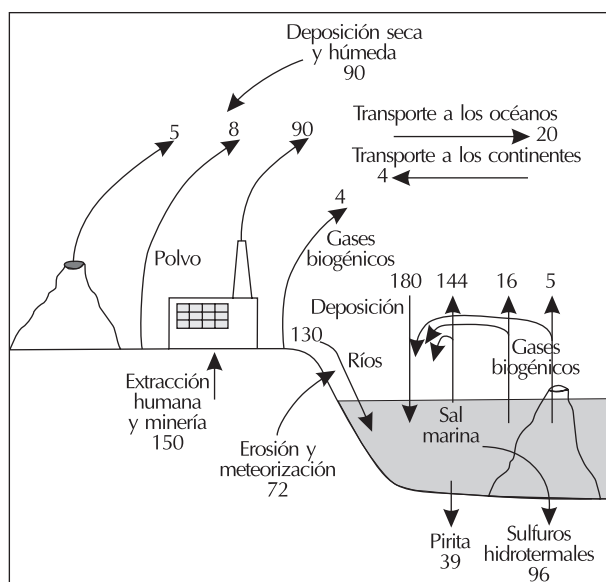


Figura 15.6. El ciclo global del azufre (redibujado de Schlesinger 1997).
Flujos en 10^{12} g S-año⁻¹.

La humanidad ha acelerado de manera muy notable el ciclo natural del S con la minería: el carbón y el petróleo contienen S, y muchos minerales (de Fe, por ejemplo) se encuentran en forma de sulfuros. Hoy en día, la movilización de S por actividades humanas supera la de todos los otros procesos naturales en los continentes, lo cual no ocurre para ningún otro elemento de interés biológico. Dado que los gases que se añaden a la atmósfera (SO_2 y SO_3 , principalmente) son muy reactivos, su efecto es relativamente local y no se acumulan en la atmósfera. Sin embargo, estos gases se transforman en el ión SO_4^{2-} , el cual, disuelto en el agua de lluvia provoca la denominada **lluvia ácida** (parte de su acidez se deriva de los gases de N, que se transforman en NO_3^-). Si esta lluvia ácida cae sobre terrenos sin una elevada capacidad de tamponamiento (p. ej., la mayor parte de suelos no calcáreos, zonas lluviosas), puede llevar a un importante empobrecimiento de los suelos y a afectar seriamente la vida en bosques y aguas continentales.

Problema 15.5. En 1960 Eriksson examinó los orígenes potenciales del ión SO_4^{2-} del agua de lluvia en Suecia. Razonó que si todo el Cl^- del agua de lluvia procedía del océano (puesto que no hay otras fuentes de Cl^-), entonces el spray marino debería llevar SO_4^{2-} y Cl^- en la misma proporción que el agua marina. Para su sorpresa, él y otros investigadores escandinavos encontraron que los aportes de SO_4^{2-} eran muy superiores a los esperados, por lo que debía haber fuentes adicionales de SO_4^{2-} . Ahora sabemos que casi todo este sulfato adicional corresponde a emisiones antrópicas. En la Sierra de Prades (Tarragona) se midió la concentración media de Cl^- y SO_4^{2-} en el agua de lluvia entre 1986 y 1988. Se obtuvieron valores de 33 y 23 μM , respectivamente (Piñol 1990). ¿Qué proporción de SO_4^{2-} es de origen marino? [Nota: 1 kg de agua de mar contiene 19,35 g de Cl^- y 2,712 g de SO_4^{2-} .]

Solución. En primer lugar debemos calcular cuál es la proporción molar de SO_4^{2-} y Cl^- en el agua de mar

$$\frac{2,712 \text{ g SO}_4^{2-}}{19,35 \text{ g Cl}^-} \cdot \frac{35,45 \text{ g Cl}^-}{1 \text{ mol Cl}^-} \cdot \frac{1 \text{ mol SO}_4^{2-}}{96,07 \text{ g SO}_4^{2-}} = 0,0517 \frac{\text{mol SO}_4^{2-}}{\text{mol Cl}^-}$$

En Prades la lluvia contiene 33 μM de Cl^- ; si suponemos que todo procede del mar, la cantidad asociada de SO_4^{2-} con este flujo de Cl^- sería de $33 \cdot 0,0517 = 1,7 \mu\text{M}$. Por lo tanto, $23 - 1,7 = 21,3 \mu\text{M}$ de SO_4^{2-} (el 92,6% del total) tienen un origen distinto al oceánico. A este sulfato se le suele denominar **sulfato en exceso** o excSO_4^{2-} . Su origen principal es la contaminación causada por la combustión de petróleo y carbón; una pequeña parte puede proceder de polvo con minerales sulfatados, como el yeso.

15.6. GAIA Y EL PLANETA DE LAS MARGARITAS

A veces las cosas se ven mejor desde lejos, cuando se mira, literalmente, a otro lado. En la década de 1960, en plena época dorada de la exploración espacial, la NASA estaba preparando expediciones a Marte y encargó a diversos científicos el diseño de experimentos para detectar la presencia de vida en ese planeta. Uno de esos científicos era James Lovelock. En lugar de buscar técnicas que permitieran detectar producción o consumo de O_2 o de alguna molécula orgánica, Lovelock tomó un camino totalmente distinto y, según veremos, genial. Lovelock (en colaboración con Dian Hitchcock) simplemente comparó la atmósfera de Marte con la de la sus vecinos en el sistema solar (Tabla 15.2).

Tabla 15.2. Composición de la atmósfera de Venus, Marte y la Tierra (tal como es ahora y como se cree que era antes de la aparición de la vida). De Lovelock (1987).

	Venus	Marte	Tierra	Tierra (sin vida)
CO_2 (% en volumen)	98	95	0,03	98
N_2 (% en volumen)	1,9	2,7	79	1,9
O_2 (% en volumen)	trazas	0,13	21	trazas
Ar (% en volumen)	0,1	2	1	0,1
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	477	-53	13	290 ± 50
Presión atmosférica (atm)	90	0,00064	1,0	60

La composición atmosférica actual de la Tierra es radicalmente distinta de la de Venus y Marte. La atmósfera de estos dos planetas es básicamente de CO_2 , sin casi O_2 . En la Tierra ocurre lo contrario: hay mucho O_2 y poco CO_2 , además de una gran cantidad de N_2 . Venus tiene una temperatura tan elevada en parte por la gran cantidad de CO_2 que posee (recordemos que se trata de un gas con efecto invernadero). Marte está mucho más alejado del sol y tiene una atmósfera muy tenue, por lo que, a pesar de estar ésta dominada por CO_2 , es un planeta muy frío. ¿Por qué la atmósfera de la Tierra es tan distinta de las de Venus y Marte? Porque tiene vida, respondieron Lovelock y Hitchcock. Marte y Venus son dos planetas en estado de equilibrio químico; la Tierra, en cambio, **no está en equilibrio** sino muy alejada de él, y es la presencia de vida la que mantiene esta situación. Efectivamente, las plantas y algas fotosintéticas extraen enormes cantidades de CO_2 de la atmósfera y añaden O_2 . El CO_2 extraído pasa en parte a las rocas sedimentarias, por lo que se retira durante millones de años del contacto con la superficie del planeta. Otros gases como el CH_4 , el NO e, incluso, el N_2 no deberían encontrarse en una atmósfera oxidante como la de la Tierra. La única explicación plausible de su presencia es que algún proceso, necesariamente biológico, los esté produciendo continuamente y compense así su destrucción. La atmósfera de la Tierra en equilibrio (Tabla 15.2) no sería muy distinta de la de Venus o Marte. Lovelock dijo

a la NASA que no era necesario ir a Marte para ver si había vida, lo que no hizo muy felices a sus patrones. El hecho de que su atmósfera se encontrara en equilibrio químico indicaba la ausencia de vida. Con el tiempo, Lovelock fue refinando sus ideas sobre la relación entre el planeta y los organismos vivos y, en 1969, presentó la **hipótesis Gaia**. Esta hipótesis se puede formular como sigue:

Gaia es una entidad compleja que comprende la biosfera, la atmósfera, los océanos y los suelos de la Tierra; este conjunto constituye un sistema cibernético que se autorregula para mantener un ambiente físico y químico óptimo para la vida. El mantenimiento de condiciones relativamente constantes se puede describir con el término homeostasis. Lovelock (1987)

Su publicación fue acogida con escepticismo e, incluso, animadversión. La idea de que la Tierra se autorregulaba, de que estaba, en cierto sentido, “viva”, se alejaba de la visión tradicional de un ambiente fundamentalmente estático al que los organismos deben “adaptarse”. La concepción de la vida como un agente activo a nivel planetario, capaz de modificar las características de la Tierra para adaptarlas a sus necesidades, era demasiado atrevida y no casaba bien con el individualismo de la selección natural. Aunque el concepto de Gaia sigue siendo polémico hoy día, pocos científicos niegan actualmente los aspectos básicos de la hipótesis de Lovelock: que la vida ha tenido y tiene un papel fundamental en las características físico-químicas actuales de la Tierra y en su mantenimiento.

En respuesta a las críticas recibidas, Lovelock y Watson elaboraron un sencillo modelo para demostrar que es posible para los organismos modificar la temperatura global de un planeta imaginario sin tener que postular ningún tipo de finalismo. Este modelo, denominado **planeta de las margaritas** (*daisyworld*), se ilustra en el *aplet* 15.1. Brevemente, *daisyworld* es un planeta muy simple en el que sólo viven dos especies de organismos, las margaritas claras y las margaritas oscuras. El planeta tiene agua suficiente y en la atmósfera no hay nada que varíe temporalmente y que pueda afectar su balance de energía. El punto clave es que las dos margaritas son de colores distintos entre ellas y distintos también al de la superficie del planeta. Por tanto, reflejan una proporción f distinta de la radiación solar incidente (es decir., tienen distinto **albedo**), y pueden alterar la temperatura de la superficie donde crecen. Si el albedo del suelo desnudo del planeta es f_s , entonces el albedo de las margaritas oscuras es $f_o < f_s$ y el albedo de las margaritas claras es $f_c > f_s$.

El cálculo de la temperatura del planeta se basa en el balance entre la energía que llega del sol y la que emite el propio planeta. Esta última se calcula con la ecuación de Stefan-Boltzmann (ecuación 2.3, ver apartado 2.2)

$$\text{Salidas} = \varepsilon \cdot \sigma \cdot A \cdot T^4$$

donde ε es la **emisividad** efectiva de la Tierra para la radiación infrarroja, $\sigma = 5,56 \cdot 10^{-8} \text{ W} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{K}^{-4}$ es la constante de Stefan-Boltzmann, A es la superficie del planeta y T es la temperatura del planeta (K). La energía que recibe el planeta depende de la luminosidad del sol (S), del tamaño del planeta y de su albedo (F)

$$\text{Entradas} = S \cdot (1 - F) \cdot A \quad 15.1$$

El albedo global, F , se calcula como

$$F = p_s \cdot f_s + p_o \cdot f_o + p_c \cdot f_c \quad 15.2$$

donde p_s , p_o y p_c son, respectivamente, la proporción de la superficie del planeta ocupada por suelo desnudo, por margaritas oscuras, y por margaritas claras. Igualando las ecuaciones anteriores para las entradas y las salidas se obtiene la temperatura de equilibrio del planeta.

En el modelo el crecimiento de las margaritas no es posible a temperaturas inferiores a 5°C ni a temperaturas superiores a 40°C . Entre 5 y 40°C el crecimiento varía según una ley cuadrática con un máximo a una temperatura de $22,5^\circ\text{C}$. Por otra parte, las margaritas mueren con una cierta probabilidad. La temperatura alrededor de una zona ocupada por margaritas claras será algo más fresca que la temperatura media del planeta, puesto que las margaritas claras absorben menos radiación, y lo contrario ocurrirá en las zonas ocupadas por margaritas oscuras.

¿Qué ocurre en un planeta como el descrito en los párrafos anteriores? pues localmente lo que pasa es que cuando y donde la temperatura es baja las margaritas oscuras se ven favorecidas, ya que éstas absorben mucha radiación y tienden a incrementar la temperatura local. Por el contrario, cuando las temperaturas son elevadas ocurre lo contrario, y las margaritas claras se ven favorecidas. El resultado global es que la temperatura promedio del planeta se mantiene aproximadamente constante. Es decir, tal como predice la hipótesis Gaia este planeta sería capaz de autorregularse sin tener que invocar ningún mecanismo de regulación “consciente”.

Problema 15.6. ¿Cómo se modificaría el ciclo del N si de repente desapareciera la vida de la Tierra?

Solución. Sin vida, el principal flujo de N sería la fijación de N_2 por los rayos (Figura 15.4). Este proceso iría eliminando lentamente el N_2 de la atmósfera y lo transformaría en NO_x , el cual reacciona con facilidad y se transforma en NO_3^- . El nitrato formado acabaría en los océanos. Se cree que en una Tierra sin vida los océanos contendrían una gran cantidad de ácido nítrico. Animamos al lector a calcular el orden de magnitud de la concentración de NO_3^- en el océano de una hipotética Tierra sin vida (volumen de los océanos, $1,35 \cdot 10^9$ km³; cantidad de N_2 atmosférico, $3,9 \cdot 10^{21}$ g).

15.7. SÍNTESIS: DE LOS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS GLOBALES A LAS EDADES DE GAIA

En este capítulo hemos estudiado los ciclos del agua y los principales nutrientes (C, N, P y S) a escala planetaria. Más allá de las obvias complicaciones de utilizar una escala espacial tan amplia, este análisis presenta la ventaja de centrarse en un sistema, la Tierra, muy bien definido y eminentemente cerrado en lo que respecta a los intercambios de materiales. El ciclo del agua, con una transferencia neta de vapor de agua desde los océanos a los continentes, y de agua líquida (los ríos) en sentido contrario, actúa como medio de transporte de los nutrientes a escala global. A esta escala los océanos contienen la mayor parte de las reservas de carbono y azufre activos, mientras que la mayor parte de fósforo activo se encuentra en los suelos, y el mayor depósito de nitrógeno en la atmósfera. En relación a los flujos, para los cuatro elementos anteriores éstos están controlados, en buena medida, por procesos biológicos, lo cual determina que la composición de los compartimentos de la superficie terrestre (atmósfera, hidrosfera, litosfera) sea muy distinta de la que cabría esperar en ausencia de vida. Esta idea llevó a James Lovelock a desarrollar la hipótesis Gaia, según la cual el conjunto de la vida regula las condiciones ambientales del planeta a escala global de modo que se mantengan cercanas a los valores óptimos para el desarrollo de la propia vida. Esta idea ha sido (y todavía es) muy polémica, aunque la mayor parte de científicos aceptan actualmente sus postulados principales. Hemos visto un modelo sencillo (el planeta de las margaritas) que muestra que una homeostasis como la que propugna la hipótesis Gaia se puede conseguir sin necesidad de invocar ningún tipo de finalismo. Sin embargo, Gaia ha cambiado mucho desde la aparición de la vida en la Tierra hace 3500 millones de años (Figura 15.7). Esto es pertinente en el contexto de los ciclos biogeoquímicos globales, puesto que el hecho que las cosas no siempre hayan sido como las vemos ahora indica que en el futuro, o en otros planetas, pueden ser también distintas. Recientemente, un nuevo gremio bioquímico, los humanos, estamos modificando notablemente el funcionamiento de Gaia. En efecto, actualmente las personas fijamos tanto N_2 atmosférico como todos los otros organismos juntos, movilizamos más azufre que el resto de procesos biológicos y geológicos combinados, quemamos carbono almacenado desde hace millones de años, con lo que la concentración de CO_2 atmosférico aumenta a una tasa nunca vista (en los últimos 100.000 años por lo menos), fabricamos compuestos enteramente nuevos con gran capacidad de alterar el ambiente (como los CFCs). ¿Cuáles serán las consecuencias de estas perturbaciones? algunas, como el cambio climático, ya las tenemos aquí; otras, son todavía completamente impredecibles. Pero lo que es seguro es que se van a producir, y que el problema no será para Gaia, que en su historia ha vivido cambios de mayor magnitud, sino nuestro, para los humanos.

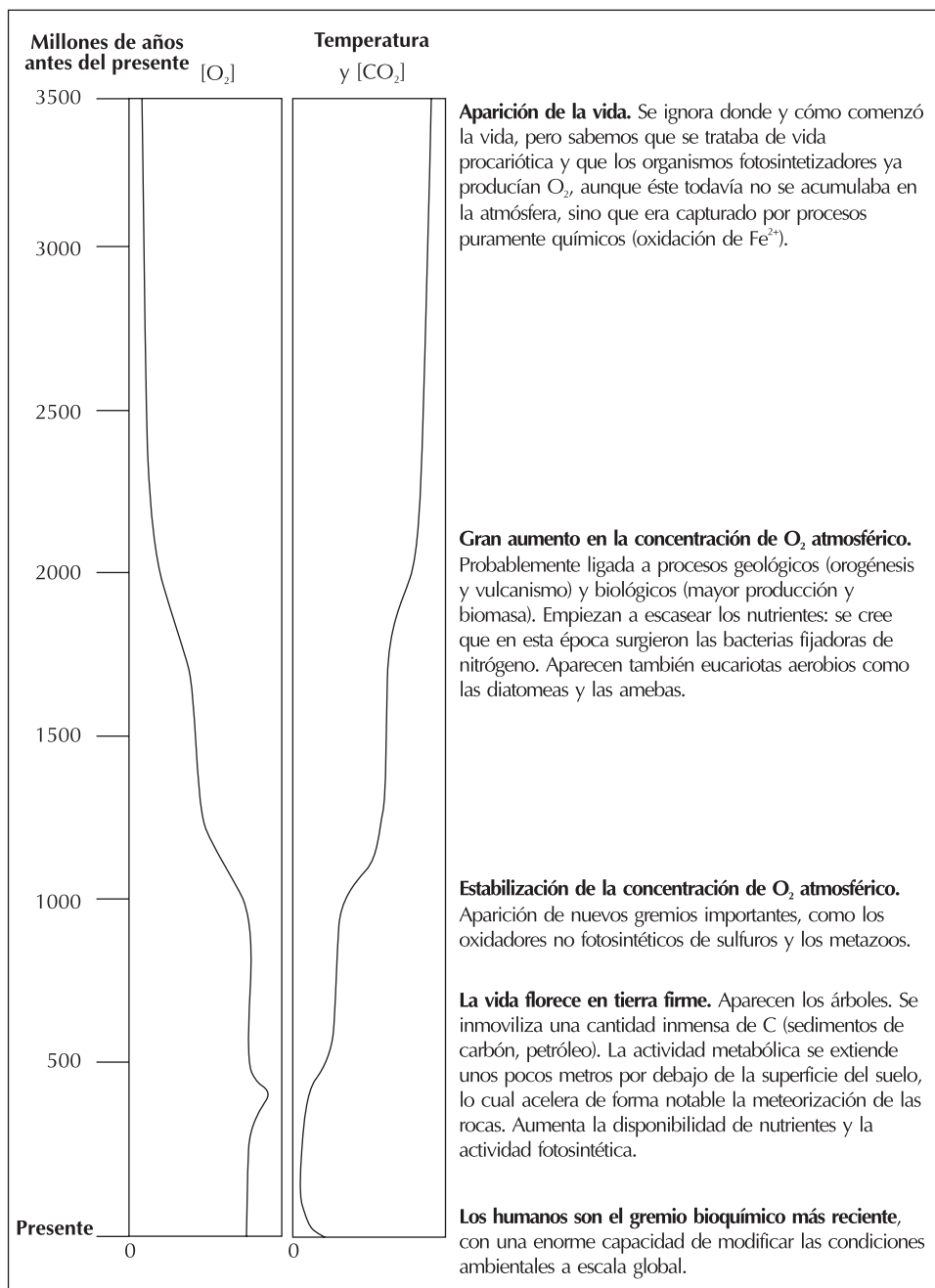


Figura 15.7. Las edades de Gaia (basado en el relato de Volk 2000).

15.8. APPLETS DE LOS MODELOS

Applet 15.1. El planeta de las margaritas

Este *applet* ilustra el modelo original de Watson y Lovelock (1983) con algunas modificaciones. Se considera explícitamente la estructura espacial, de modo que nuestro “planeta” es un cuadrado de 250×250 píxeles, en el que van apareciendo y desapareciendo margaritas según un autómata celular con las siguientes leyes: (1) si un píxel está ocupado por margaritas, dejará de estarlo con una probabilidad γ (mortalidad), (2) si el píxel está libre puede ser ocupado por margaritas de la especie que se encuentre en un entorno de dos píxeles a su alrededor, en función de las tasas de crecimiento y mortalidad de las margaritas y del número de píxeles ocupados por cada una de las especies en el entorno considerado. La primera margarita aparece en una posición aleatoria y es de una especie elegida también al azar. Esto se puede considerar como el origen de la vida o como una llegada de ésta desde el espacio exterior (hipótesis de la **panspermia**). Esta aparición aleatoria de una margarita por paso temporal se mantiene durante toda la simulación, pero deja de ser relevante a medida que el planeta se cubre de margaritas.

El *applet* permite modificar la mortalidad de las margaritas y los albedos de éstas y del suelo. Es posible simular la situación correspondiente a un sol con una luminosidad constante (que se introduce como un valor relativo a la radiación que recibe actualmente la Tierra), o bien simular un ciclo solar completo (como el de nuestro sol), consistente en una variación lineal de la luminosidad entre un valor mínimo y un máximo fijados por el usuario. Las salidas muestran el mapa del planeta (suelo, margaritas claras y margaritas oscuras) y de su temperatura superficial, así como la evolución temporal de la temperatura del planeta con y sin margaritas (Figura 15.8).

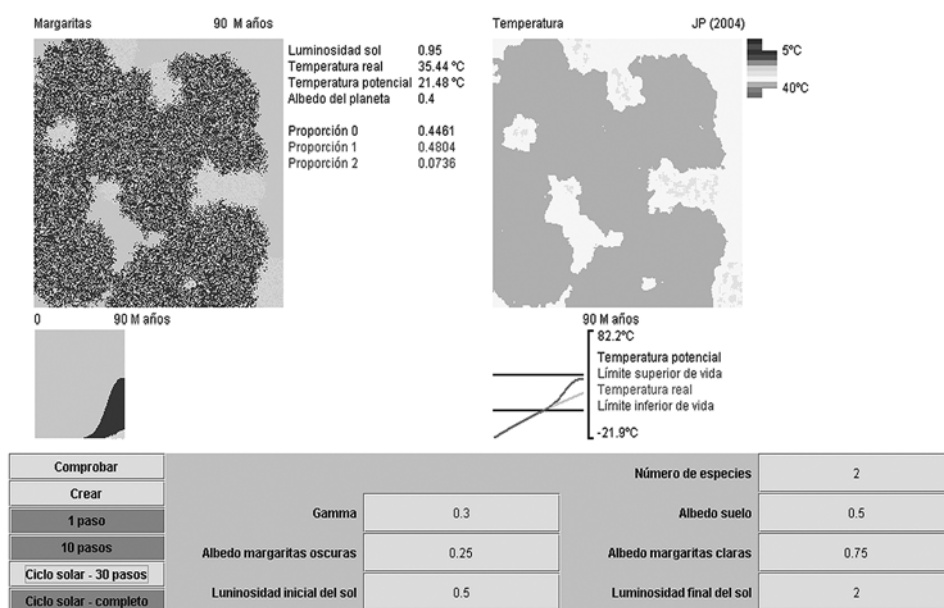


Figura 15.8. Ejemplo de simulación con el *applet* 15.1 de parte de un ciclo solar en el planeta de las margaritas. Obsérvese (gráfico inferior derecho) que la temperatura del planeta es mayor cuando hay margaritas (línea oscura) que cuando no las hay (línea clara).

Applet 15.2. El ciclo moderno del carbono

Este *applet* es la implementación del modelo de Rodhe & Björkström (1979) del ciclo moderno del carbono. Se trata de un modelo de 4 compartimentos: (C₁) sistema terrestre, (C₂) atmósfera, (C₃) océano superficial y (C₄) océano profundo. En el *applet* se ha añadido un quinto compartimento correspondiente a los combustibles fósiles (C₅), que sólo puede donar C. Todos los flujos son lineales excepto el flujo de C del océano superficial a la atmósfera y el flujo de la atmósfera a la biota terrestre. El *applet* considera dos flujos adicionales respecto al modelo original: la quema de combustibles fósiles (QCF, de C₅ a C₂) y la destrucción neta de biomasa (DNB, de C₁ a C₂). Estos dos flujos no dependen de los compartimentos donantes ni receptores sino que los fija el usuario y pueden ser constantes o variar linealmente con el tiempo.

El *applet* permite también una parametrización automática de los compartimentos correspondientes, aproximadamente, a las situaciones en el año 1750 (era preindustrial) y en el año 2000. Las salidas del *applet* son los contenidos de C en todos los compartimentos a lo largo del tiempo, los principales flujos de C y la concentración de CO₂ atmosférico (Figura 15.9). Aunque sencillo, el modelo reproduce los aspectos esenciales del ciclo del C para periodos de tiempo moderadamente cortos (inferiores a los 1000 años).

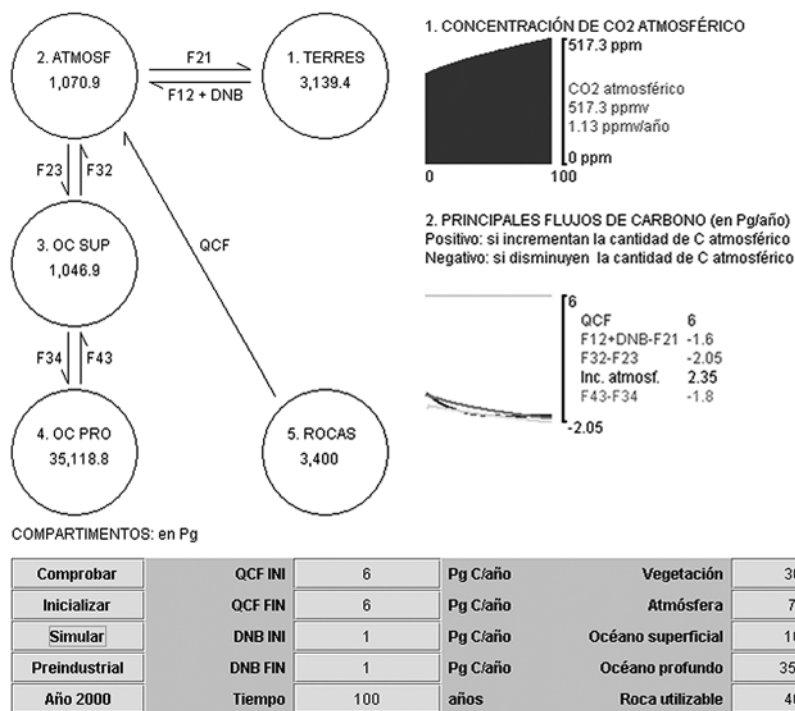


Figura 15.9. Ejemplo de ejecución del *applet* 15.2 del ciclo moderno del carbono.

15.9. PROBLEMAS RESUELTOS ADICIONALES

Problema 15.7. Uno de los aspectos más interesantes del mecanismo de ascenso del agua desde los suelos (donde se almacenan los nutrientes) hasta las hojas de los árboles (donde se realiza la fotosíntesis) es que pese a ser un mecanismo interno a los organismos resulta energéticamente gratis (o casi) para éstos, puesto

que aprovecha la energía solar que evapora el agua en la superficie de las hojas (véase capítulo 2). Utilizar la Figura 15.1 para estimar la energía anual mínima que se requiere globalmente para subir el agua hasta las hojas de las plantas en contra de la fuerza de la gravedad. Suponer que la altura media de la vegetación terrestre es de 10 m y que la transpiración supone el 90% de la evapotranspiración continental.

Solución. Para resolver este problema sólo hemos de considerar el incremento de energía potencial (E_p) que supone subir 10 m toda el agua transpirada por la vegetación terrestre. La energía potencial se define como el producto de masa (m) por la aceleración de la gravedad (g) por la altura (h). En nuestro caso, por tanto,

$$\Delta E_p = m \cdot g \cdot \Delta h = 0,9 \cdot \frac{71.000 \text{ km}^3}{\text{año}} \cdot \frac{10^{12} \text{ kg}}{\text{km}^3} \cdot \frac{9,8 \text{ m}}{\text{s}^2} \cdot 10 \text{ m} = 6,3 \cdot 10^{18} \frac{\text{N} \cdot \text{m}}{\text{año}} = 6,3 \cdot 10^{18} \frac{\text{J}}{\text{año}}$$

Ésta es, aproximadamente, la cantidad (mínima) de energía que se “ahorran” los vegetales por el hecho de que el mecanismo de ascenso de la savia sea movido con energía solar. Ésta es sólo una estima mínima, puesto que no hemos considerado la energía necesaria para vencer la resistencia al flujo en los elementos conductores del xilema.

Problema 15.8. El balance de energía de la Tierra se puede establecer igualando la energía que recibe del sol un disco de radio el radio de la Tierra (r) con las pérdidas de radiación infrarroja de una esfera del mismo radio (ley de Stefan-Boltzmann). De forma aproximada

$$\text{Entradas} = \text{Salidas} \Leftrightarrow S \cdot (1 - F) \cdot \pi \cdot r^2 = \varepsilon \cdot \sigma \cdot T^4 \cdot (4 \cdot \pi \cdot r^2)$$

Donde $S = 1367 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ es la constante solar, $F = 0,31$ es el albedo o reflectividad de la Tierra, ε es la emisividad efectiva de la Tierra para la radiación infrarroja, $\sigma = 5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{K}^{-4}$ es la constante de Stefan-Boltzmann y T es la temperatura del planeta (en K). Al tratarse de un gas con efecto invernadero, el CO_2 interviene en el balance energético de la Tierra modificando la emisividad de la misma. La siguiente ecuación proporciona una estimación razonable de la emisividad de la Tierra: $\varepsilon = 0,642 - (8,45 \cdot 10^{-5}) \cdot [\text{CO}_2]$, donde $[\text{CO}_2]$ es la concentración de CO_2 atmosférico en ppmv (R. Schmitz; <http://www.nd.edu/~enviro/pdf/Carbon:Cycle.pdf>). Calcular la temperatura de equilibrio de la Tierra para la concentración de CO_2 preindustrial (280 ppmv), para la concentración en el año 2000 (368 ppmv), y para la que se espera para finales del siglo XXI (540 a 970 ppmv; IPCC 2001).

Solución. Calculemos en primer lugar las emisividades de la Tierra para las distintas concentraciones de CO_2 atmosférico

$$\varepsilon_{280} = 0,642 - 8,45 \cdot 10^{-5} \cdot 280 = 0,618$$

$$\varepsilon_{368} = 0,642 - 8,45 \cdot 10^{-5} \cdot 368 = 0,611$$

$$\varepsilon_{540} = 0,642 - 8,45 \cdot 10^{-5} \cdot 540 = 0,596$$

$$\varepsilon_{970} = 0,642 - 8,45 \cdot 10^{-5} \cdot 970 = 0,560$$

Una vez conocidas las correspondientes ε podemos calcular la temperatura del planeta aislando T en la ecuación del balance de energía

$$T = 4 \sqrt[4]{\frac{S \cdot (1 - F)}{\varepsilon \cdot \sigma \cdot 4}}$$

En nuestro caso tenemos:

$$T_{280} = 4 \sqrt[4]{\frac{1367 \cdot (1 - 0,31)}{0,618 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8} \cdot 4}} = 286,38 \text{ K} = 13,23^\circ\text{C}$$

$$T_{368} = 4 \sqrt[4]{\frac{1367 \cdot (1 - 0,31)}{0,611 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8} \cdot 4}} = 287,23 \text{ K} = 14,08^\circ\text{C}$$

$$T_{540} = 4 \sqrt[4]{\frac{1367 \cdot (1 - 0,31)}{0,596 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8} \cdot 4}} = 289,02 \text{ K} = 15,87^\circ\text{C}$$

$$T_{970} = 4 \sqrt[4]{\frac{1367 \cdot (1 - 0,31)}{0,560 \cdot 5,67 \cdot 10^{-8} \cdot 4}} = 293,56 \text{ K} = 20,41^\circ\text{C}$$

Estos resultados coinciden, aproximadamente, con las observaciones, y también con los valores que proporcionan los modelos de circulación global (GCM), mucho más complejos. Evidentemente, los resultados de los GCM son más fiables, ya que incorporan muchas más variables y procesos de interés y, hasta cierto punto, incorporan también la variabilidad espacial en las propiedades de la superficie terrestre.

Problema 15.9. La eficiencia radiativa de un gas es una medida de su capacidad de absorber energía. En el contexto del calentamiento global, el producto de la eficiencia radiativa por la concentración del gas se conoce con el nombre de **forzamiento radiativo** (*radiative forcing*, en inglés; $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$). Esta variable permite medir la contribución relativa de cada gas a la absorción de energía infrarroja que, en último término, es la causante del calentamiento del planeta. La siguiente tabla proporciona la eficiencia radiativa de los principales gases invernadero y su concentración atmosférica en los años 1750 (preindustrial) y 1998. (a) Calcular la eficiencia radiativa de estos gases en relación a la del CO_2 . (b) ¿Cómo ha aumentado el forzamiento radiativo entre 1750 y 1998? ¿Qué gases han contribuido más a este incremento? (Datos de Ramaswamy *et al.* 2001.)

Gas	(W·m ⁻² ·ppb ⁻¹)		Concentración	
	Eficiencia radiativa	1750	1998	
CO ₂	0,000015	278 ppm	365 ppm	
CH ₄	0,00037	700 ppb	1745 ppb	
N ₂ O	0,0031	270 ppb	314 ppb	
CFC-11	0,25	0 ppt	268 ppt	
CFC-12	0,32	0 ppt	533 ppt	
CFC-113	0,30	0 ppt	84 ppt	

Solución

(a) Basta con dividir las eficiencias radiativas de cada gas por la del CO_2 . Vemos que el CH_4 es unas 25 veces más eficiente absorbiendo energía infrarroja que el CO_2 , y el N_2O lo es unas 207 veces más; los tres CFCs lo son todavía mucho más: 16.667 veces el CFC-11, 21.333 el CFC-12 y 20.000 el CFC-113.

(b) Calculemos el producto de la eficiencia radiativa por las concentraciones (teniendo en cuenta las distintas unidades en que se proporcionan estas últimas) en 1750 y 1998. Luego calculamos la diferencia para cada gas y para el total:

Gas	Forzamiento radiativo (W·m ⁻²)		
	1750	1998	1998-1750
CO ₂	4,17	5,48	1,31
CH ₄	0,26	0,65	0,39
N ₂ O	0,84	0,97	0,13
CFC-11	0	0,07	0,07
CFC-12	0	0,17	0,17

Forzamiento radiativo ($W \cdot m^{-2}$)			
Gas	1750	1998	1998-1750
CFC-113	0	0,03	0,03
TOTAL	5,27	7,37	2,10

A pesar de ser el gas con menor eficiencia radiativa, el CO_2 es, por ser el más abundante, el que más ha contribuido a aumentar la capacidad de absorción de radiación de la atmósfera (un 62% del total). Le siguen el metano (18%), el conjunto de los CFCs (13%), y el N_2O (7%). Habría que añadir otros muchos gases con concentraciones y efectos menores.

Problema 15.10. El C que se añade a la atmósfera producto de la deforestación y de la quema de combustibles fósiles permanece en ella durante mucho tiempo. Este hecho tiene implicaciones muy importantes, ya que indica que los efectos de las emisiones se seguirían produciendo durante mucho tiempo incluso si éstas cesaran por completo inmediatamente. Utilizar el *applet* 15.2 para comprobarlo.

Solución. Este problema se puede resolver de muchas maneras. Si, por ejemplo, inicializamos el modelo en la era preindustrial, lo ejecutamos durante 100 años con un aumento lineal en la quema de combustibles fósiles (QCF) desde 0 a $6 \text{ Pg C} \cdot \text{año}^{-1}$, ponemos QCF a cero y hacemos avanzar el modelo de 100 años en 100 años, obtenemos las siguientes concentraciones de CO_2 atmosférico:

- año 0: 277,8 ppmv
- año 100: 357,0 ppmv (aumento lineal de QCF desde 0 hasta $6 \text{ Pg C} \cdot \text{año}^{-1}$) (79,2 ppmv de aumento)
- año 200: 318,2 ppmv (sin emisiones por QCF) (todavía queda el 51% del aumento respecto al año 100)
- año 300: 309,4 ppmv (sin emisiones por QCF) (todavía queda el 40% del aumento respecto al año 100)
- año 400: 304,1 ppmv (sin emisiones por QCF) (todavía queda el 33% del aumento respecto al año 100).

El efecto es todavía más claro si disminuimos las emisiones progresivamente, lo cual es mucho más realista que el cese inmediato que acabamos de simular. Si, igual que en el caso anterior, inicializamos el modelo en la era preindustrial, simulamos durante 100 años un aumento lineal en la quema de combustibles fósiles (QCF) desde 0 a $6 \text{ Pg C} \cdot \text{año}^{-1}$, introducimos entonces una disminución lineal en la QCF desde 6 a $0 \text{ Pg C} \cdot \text{año}^{-1}$ en 100 años y hacemos avanzar el modelo de 100 años en 100 años (con QCF = 0), obtenemos las siguientes concentraciones de CO_2 atmosférico:

- año 0: 277,8 ppmv
- año 100: 357,0 ppmv (aumento lineal de QCF desde 0 hasta $6 \text{ Pg C} \cdot \text{año}^{-1}$) (79,2 ppmv de aumento)
- año 200: 378,4 ppmv (disminución lineal de QCF desde 6 hasta $0 \text{ Pg C} \cdot \text{año}^{-1}$) (la $[CO_2]$ ha seguido aumentando hasta alcanzar un máximo de 391,6 ppmv; luego ha disminuido un poco hasta el fin de siglo, aunque sigue habiendo más que cuando se decidió reducir la emisión de C)
- año 300: 349,2 ppmv (sin emisiones por QCF) (todavía queda el 90% del aumento respecto al año 100)
- año 400: 335,9 ppmv (sin emisiones por QCF) (todavía queda el 73% del aumento respecto al año 100).

En ambos casos la situación de partida se recupera muy lentamente. En el primer caso que hemos explorado, al cabo de 300 años de cesar las emisiones todavía queda en la atmósfera el 33% del aumento ocurrido entre la era preindustrial y el año 100. En el segundo caso, cuando se decide disminuir paulatinamente las emisiones de C, el CO_2 atmosférico sigue aumentando, de forma que al cabo de 300 años de decidir la reducción en las emisiones todavía reside en la atmósfera el 73% del aumento ocurrido 300 años antes.

Problema 15.11. Las personas constituimos aproximadamente el 0,5% de la biomasa de heterótrofos de la Tierra. Sin embargo, nuestro consumo de recursos es proporcionalmente mucho mayor. En un artículo clásico, Vitousek *et al.* (1986) estimaron el porcentaje total de la producción primaria neta terrestre controlada por los humanos (HANPP). En la tabla siguiente se presentan los valores medios empleados en ese estudio. (a) ¿Qué porcentaje de la PPN continental utilizamos los humanos? ¿y de la oceánica? ¿y de la total terrestre? (b) Cita al menos tres aspectos no incluidos en el cálculo anterior que podrían hacer aumentar la

estima de la HANPP. [Nota: estos cálculos han sido revisados recientemente (Rojstaczer *et al.* 2001), pero las conclusiones se mantienen similares.]

Actividad	Producción (Pg MO-año ⁻¹)
Cultivos	15,0
Conversión a pastos	9,8
Consumo ganado pastos naturales	0,8
Incendios antrópicos pastos naturales	1,0
Madera bosques naturales	3,5
Aclareo bosques	8,5
Plantaciones	1,6
Ecosistemas urbanos	0,4
Ecosistemas oceánicos	2,0
PPN continentes	132,1
PPN océanos	92,4

Solución

(a) Para responder a las preguntas del enunciado basta con sumar los valores de la tabla anterior. La apropiación humana de la PPN de los continentes será

$$\text{HANPP}_{\text{continentes}} = \frac{15,0 + 9,8 + 0,8 + 1,0 + 3,5 + 8,5 + 1,6 + 0,4}{132,1} = \frac{40,6}{132,1} = 0,307 = 30,7\%$$

y la de los océanos

$$\text{HANPP}_{\text{océanos}} = \frac{2,0}{92,4} = 0,022 = 2,2\%$$

Para el total de la Tierra tenemos

$$\text{HANPP} = \frac{40,6 + 2,0}{132,1 + 92,4} = \frac{42,6}{224,5} = 0,190 = 19,0\%$$

(b) Los valores calculados en el apartado anterior son muy considerables, particularmente en lo que respecta a la utilización de la producción primaria de los continentes (¡más del 30% de la total!). Sin embargo, existen muchos factores que no hemos considerado y que contribuyen a que la HANPP real sea todavía mayor. Los humanos no sólo usamos productos de la fotosíntesis sino que afectamos la producción de muchas zonas que no son directamente explotadas. Por ejemplo, la contaminación (lluvia ácida, polución del aire y de las aguas, eutrofización de ríos y lagos), factor que no hemos considerado en el apartado anterior, modifican la PPN de los ecosistemas afectados. Igualmente, cuando los humanos reemplazan un ecosistema por otro, las PPN de los mismos no siempre son equivalentes. En particular, la PPN de los cultivos (mayoritariamente compuestos por herbáceas anuales) es a menudo menor que la de los ecosistemas que reemplazan. Lo mismo se puede decir de otros cambios antrópi-

cos en los usos del suelo (desertificación, urbanización), los cuales a menudo resultan en una reducción en la PPN. Si se consideran todos estos factores, la HANPP en los continentes parece ser de, como mínimo, el 40%.

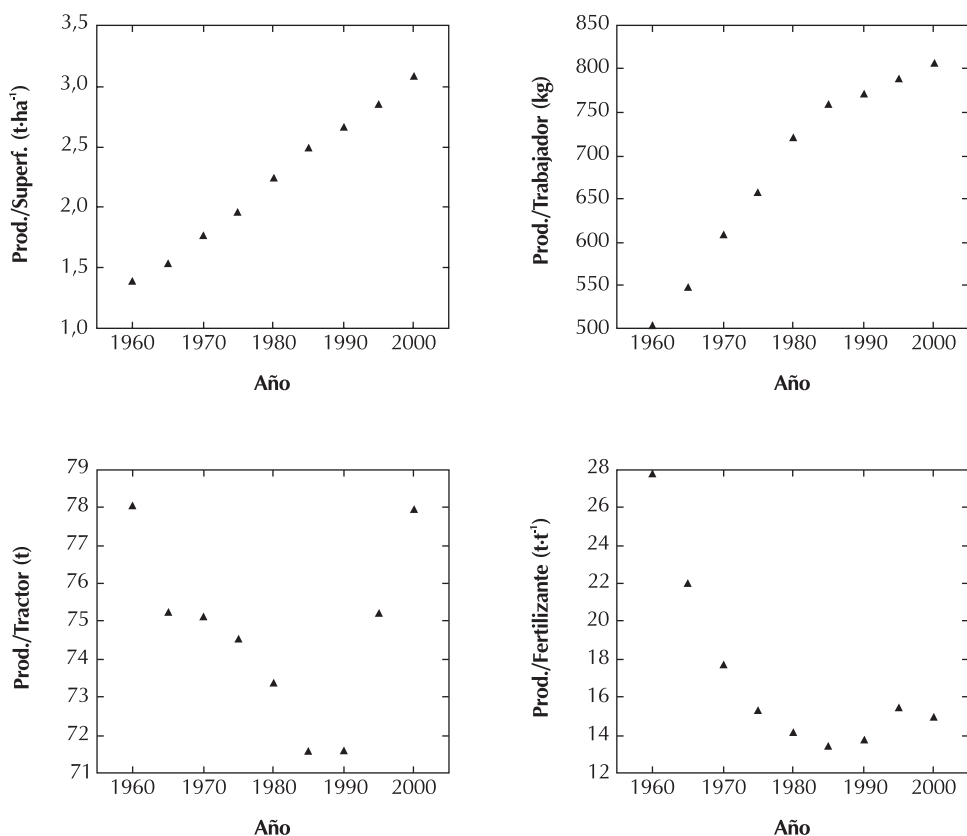
Problema 15.12. Los beneficios que la agricultura ha aportado a la humanidad son inmensos. Sin embargo, la agricultura moderna presenta uno de los mayores retos ambientales que afronta la humanidad. Por una parte, deberá proporcionar alimento a una población terrestre mucho mayor a la actual, mientras que, por otra parte, deberá tratar de reducir las agresiones ambientales de las prácticas agrícolas intensivas. En la tabla siguiente se presentan algunos indicadores agrícolas a nivel mundial, promediados cada 5 años (FAO, <http://www.fao.org>). ¿Sugieren los datos una disminución en la eficiencia agrícola? Considerando que la mayoría de estimaciones indican que la población terrestre llegará a los 9000 millones de personas en el presente siglo, ¿qué conclusiones podemos sacar de los resultados anteriores?

Año	Producción cereales ($\cdot 10^6$ t-año $^{-1}$)	Superficie cereales ($\cdot 10^6$ ha)	Número tractores ($\cdot 10^6$)	Uso fertilizantes ($\cdot 10^6$ t-año $^{-1}$)	Población agrícola ($\cdot 10^9$)
1960	905,3	651,0	11,6	32,6	1,80
1965	1030,5	669,4	13,7	47,0	1,88
1970	1216,7	682,0	16,2	68,9	2,00
1975	1392,9	710,8	18,7	91,0	2,12
1980	1599,0	716,1	21,8	113,6	2,22
1985	1767,8	711,1	24,7	131,9	2,33
1990	1882,4	707,1	26,3	137,3	2,44
1995	1984,8	696,4	26,4	128,8	2,52
2000	2073,4	673,3	26,6	138,7	2,57

Solución. Claramente, la producción de cereales ha aumentado de manera sostenida desde la década de 1960. Sin embargo, para determinar la sostenibilidad de la agricultura a nivel global nos interesa, más que la producción total, la producción por unidad de recurso dedicada a la agricultura. La tabla anterior muestra que la utilización de recursos (maquinaria, trabajadores, fertilizantes) ha aumentado también notablemente.

Si calculamos los cocientes correspondientes a cada uno de los recursos considerados y los representamos en función del año observamos que la producción por unidad de superficie cultivada ha aumentado linealmente desde 1960. Esto son buenas noticias, puesto que sugiere que todavía no nos estamos aproximando a la productividad máxima alcanzable por unidad de superficie de suelo utilizada. Es evidente que debe existir un máximo alcanzable, puesto que tanto la superficie cultivable de la Tierra como la producción máxima en un lugar determinado son finitas. Se cree que actualmente se cultivan del orden del 50% de las tierras cultivables a escala global, en general las más productivas (Tilman *et al.* 2002). ¿Qué ocurre con los otros indicadores? la producción por agricultor aumentó claramente hasta mediados de la década de 1980, mientras que posteriormente la respuesta parece tender a la saturación (véase figura). Por tractor utilizado, la producción de cereales disminuyó claramente hasta el año 1990, para luego aumentar hasta valores similares a los de 1960 (véase figura). En este caso hemos de considerar que el tamaño y la potencia de los tractores ha aumentado mucho desde 1960 y, por tanto, un indicador más realista (como la potencia total de éstos o el consumo total de carburante) probablemente mostraría una clara disminución de la eficiencia por unidad de maquinaria empleada. Finalmente, la producción por unidad de fertilizante utilizado ha disminuido dramáticamente desde 1960, particularmente durante las décadas de 1960 y 1970 (véase figura). Estos dos últimos indicadores (y particularmente el último) ejemplifican lo que se conoce como rendimientos decrecientes: el beneficio por unidad de recurso invertido disminuye a medida que aumentamos la cantidad total de recursos invertidos. La producción total todavía aumenta, pero el incremento obtenido por unidad de fertilizante adicional disminuye o, dicho de otra manera, cada vez hace falta más fertilizante para obtener un determinado incremento en la producción. Esto es muy importante, particularmente si tenemos en cuenta que la agricultura tendrá que alimentar en el futuro próximo a una población, como mínimo, el

50% mayor que la actual. Si consideramos esto conjuntamente con la posible escasez de fertilizantes fosfatados (problema 15.32), con los efectos ambientales no deseados de fertilizantes y pesticidas, y con los problemas derivados de la quema de combustibles fósiles, la situación es, cuanto menos, problemática.



Problema 15.13. Una de las modificaciones ambientales más importantes a escala global causadas por la aparición de las plantas vasculares y su posterior expansión por la superficie terrestre, hace unos 400 millones de años, fue la extensión de la actividad metabólica unos metros por debajo de la superficie del suelo. Con ello aumentaron notablemente las tasas de meteorización en los continentes, particularmente del fósforo, con lo que aumentó espectacularmente la productividad de los ecosistemas terrestres y, quizás, también la de los oceánicos. Como consecuencia, la concentración de O_2 en la atmósfera aumentó también notablemente (según algunos modelos hasta niveles muy superiores a los actuales, de hasta el 35%). Se sabe que a concentraciones de oxígeno ligeramente más altas que las actuales (21%) la energía necesaria para provocar una ignición es tan baja que se producen incendios generalizados casi espontáneamente. Esto podría haber causado la desaparición de los bosques, pero el registro fósil muestra que no fue así. ¿Qué mecanismo de regulación podría explicar esta aparente contradicción?

Solución. Existen diversas hipótesis para explicar lo expuesto en el enunciado (véase Lenton 2001). De entre ellas, quizás la más sencilla, corroborada por modelos biogeoquímicos, postula que el incremento inicial en la concentración de O_2 en la atmósfera causó efectivamente un aumento en los incendios forestales. Esto, junto con los efectos nocivos directos del O_2 sobre la vegetación, resultó en una disminución en el crecimiento de los bosques, lo cual a su vez disminuyó las tasas de meteorización y los aportes de P a los océanos. Globalmente, los efectos anteriores llevaron a una disminución en la producción primaria y a la consiguiente reducción en las emisiones biológicas de O_2 , con lo que aparentemente la concentración atmosférica de este gas se ha conseguido mantener entre el 15 y el 25% durante los últimos 350 millones de años.

Problema 15.14. Las lluvias de barro son lluvias que contienen una cierta cantidad de polvo procedente de zonas desérticas (el Sáhara en el caso de España). Estas lluvias se caracterizan además por llevar una cierta cantidad de carbonatos, lo cual les proporciona un carácter alcalino. En Europa estas lluvias son importantes porque neutralizan parte de la acidez que genera la emisión de SO_2 y NO_x . Rodà *et al.* (1993) compararon la alcalinidad del agua de lluvias de barro y lluvias “normales” en las Sierras de Prades y del Montseny.¹² (a) ¿Qué cantidad de alcalinidad ($\text{Eq}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) aportan el conjunto de las lluvias en Prades y en el Montseny?¹² (b) ¿Cuál hubiese sido el aporte de alcalinidad ($\text{Eq}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) de no haberse producido lluvias de barro? [Nota: podemos estimar la alcalinidad como $\text{Alcalinidad} = [\text{HCO}_3^-] + [\text{CO}_3^{2-}] + [\text{OH}^-] - [\text{H}^+]$. Existen otros componentes que pueden intervenir pero que aquí no consideraremos. Obsérvese que la alcalinidad puede ser negativa (en aguas ácidas, con mucho H^+).]

	Montseny (1983-1988)		Prades (1986-1988)	
	Precipitación total (mm)	Alcal. media ($\mu\text{Eq}\cdot\text{l}^{-1}$)	Precipitación total (mm)	Alcal. media ($\mu\text{Eq}\cdot\text{l}^{-1}$)
Lluvias de barro	381	225	312	165
Otras lluvias	4029	-12	1075	9

Solución

(a) Calculemos, en primer lugar, los aportes anuales de alcalinidad de unos y otros tipos de lluvia. Para las lluvias de barro en el Montseny tenemos, por ejemplo

$$\text{aportes} = \text{precipitación} \cdot \text{concentración} = \frac{381 \text{ l}}{5 \text{ años} \cdot \text{m}^2} \cdot \frac{225 \mu\text{Eq}}{\text{l}} \cdot \frac{10^4 \text{ m}^2}{1 \text{ ha}} \cdot \frac{1 \text{ Eq}}{10^6 \mu\text{Eq}} = 171,5 \frac{\text{Eq}}{\text{ha} \cdot \text{año}}$$

Los otros casos se calculan de manera análoga. Si lo hacemos obtenemos (en Prades son dos años, no cinco):

Aportes alcalinidad ($\text{Eq}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)		
	Montseny	Prades
Lluvias de barro	171,5	257,4
Otras lluvias	-96,7	48,4
TOTAL	74,8	305,8

Tanto en el Montseny como en Prades la lluvia aporta alcalinidad a los suelos. En Prades el aporte total es mucho mayor ($306 \text{ Eq}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$) que en el Montseny ($75 \text{ Eq}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$).

(b) De no recibir lluvias de barro la precipitación en el Montseny sería ácida y no alcalina ($\text{Alcalinidad} = -97 \text{ Eq}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1} < 0$). En Prades, en cambio, la lluvia seguiría siendo alcalina, pero el aporte de alcalinidad sería mucho menor ($48 \text{ Eq}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$).

Problema 15.15. ☉ Simular un ciclo solar completo con el *applet* 15.1 (luminosidad entre 0,5 y 2) en un planeta con dos especies de margaritas con una mortalidad $\gamma = 0,3$ y con un albedo del suelo $f_s = 0,5$. Considerar dos casos: (1) $f_o = 0,25$ y $f_c = 0,75$; (2) $f_o = 0,4$ y $f_c = 0,6$. ¿Hasta cuando es habitable el planeta en cada caso?

Solución. Si realizamos las simulaciones correspondientes observamos que en el caso (1) el planeta es habitable ($5 < T < 40^\circ\text{C}$) aproximadamente entre los 50 y 270 millones de años de existencia. En el caso (2) el

12. El término Eq hace referencia a equivalentes químicos. En el caso que nos ocupa la concentración en equivalentes por litro es igual a la molaridad multiplicada por la carga del ión.

planeta deja de ser habitable mucho antes, hacia los 175 millones de años. La diferencia entre uno y otro caso es que en el primero el albedo de las margaritas es muy distinto al del suelo, por lo que existe un mayor margen para regular la temperatura que en el segundo caso. En este segundo caso la temperatura real del planeta no difiere mucho de su temperatura potencial.

Problema 15.16. (a) Comparar el resultado del ejercicio anterior con el de un planeta en el que sólo hay margaritas oscuras ($f = 0,25$) o sólo hay margaritas claras ($f = 0,75$). (b) Repetir el ejercicio suponiendo que el planeta se encuentra en un sistema solar hipotético en el cual la estrella se enfría, en lugar de calentarse, con el paso del tiempo.

Solución

(a) La capacidad de regulación térmica es muy baja cuando sólo hay margaritas oscuras. El hecho de que existan estas margaritas solamente avanza un poco el poblamiento del planeta. Más adelante, con el sol más caliente, las margaritas oscuras dejan de ser útiles para regular la temperatura del planeta. Por el contrario, cuando sólo hay margaritas claras, éstas no sirven al principio (no calientan el planeta), pero sí sirven, y mucho, luego, una vez el planeta está más caliente. En cualquier caso, la regulación es mucho más efectiva cuando hay margaritas claras y oscuras (ejercicio anterior), ya que las margaritas oscuras ayudan a calentar el planeta cuando el sol ilumina poco y las claras ayudan a enfriarlo cuando el sol calienta con más fuerza, de modo que el planeta es habitable durante más tiempo y/o la temperatura es más cercana al óptimo biológico.

(b) Cuando el sol se enfría en vez de calentarse, los efectos relatados en el apartado anterior se invierten, de modo que las margaritas oscuras alargan muchos millones de años la habitabilidad del planeta (cuando el sol está muy frío).

15.10. PROBLEMAS PROPUESTOS

Problema 15.17. Considerar el diagrama del ciclo global del C de la Figura 15.2. Calcular los tiempos de residencia aproximados del C en la atmósfera, en la vegetación (viva) terrestre y en la materia orgánica contenida en los suelos.

Problema 15.18. La temperatura superficial de la Tierra ha aumentado alrededor de $0,6^{\circ}\text{C}$ durante el siglo XX y lo hará todavía más durante el siglo XXI. Una de las consecuencias de este calentamiento será incrementar la evaporación de agua. ¿Cómo afectará esto a los otros grandes flujos de agua del planeta (precipitación, transpiración y escorrentía)?

Problema 15.19. El gráfico que muestra la evolución en las concentraciones atmosféricas de CO_2 medidas en el observatorio Mauna Loa, en Hawaii, desde 1958 es, sin duda, una de las imágenes más reproducidas de la historia de la ciencia moderna. Estos datos, tomados por Charles Keeling y sus colaboradores, mostraron por primera vez un aumento sostenido en las concentraciones de CO_2 en la atmósfera (y, por tanto, la posibilidad de un cambio climático a gran escala). Pero eso no es todo, las oscilaciones intraanuales que muestran las concentraciones son, quizás, la muestra más espectacular de la íntima relación existente entre las características bióticas y abióticas de la Tierra y de la capacidad de la vida para modificar estas últimas a gran escala. En la tabla siguiente se proporcionan las concentraciones mensuales de CO_2 (en ppmv de aire seco) medidas en el observatorio Mauna Loa entre 1995 y 2004. (a) Calcular el incremento anual en la concentración de CO_2 durante ese periodo. (b) ¿Se pueden utilizar los datos para determinar si la vegetación terrestre ha respondido al aumento en la concentración de CO_2 incrementando su crecimiento y, por tanto, su capacidad de retirar CO_2 de la atmósfera? [Nota: considerar que las medidas en el Mauna Loa son representativas de la concentración promedio de CO_2 en la atmósfera.] [Datos tomados de <http://cdiac.esd.ornl.gov>.]

Mes	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
Enero	360,0	362,1	363,2	365,3	368,2	369,1	370,3	372,4	374,7	376,8
Febrero	361,0	363,3	364,0	366,2	368,9	369,5	371,5	373,1	375,6	377,4
Marzo	361,6	364,0	364,6	367,3	369,6	370,5	372,1	373,5	376,1	378,4
Abril	363,5	364,7	366,4	368,6	371,1	371,7	372,9	374,9	377,7	380,5

Mes	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
Mayo	363,8	365,4	366,8	369,3	371,0	371,8	374,0	375,6	378,4	380,6
Junio	363,3	365,0	365,6	368,9	370,4	371,7	373,3	375,4	378,1	379,6
Julio	361,9	363,7	364,5	367,6	369,3	370,1	371,6	374,0	376,6	377,8
Agosto	359,5	361,5	362,5	365,8	366,9	368,1	369,6	371,5	374,5	375,9
Septiembre	358,1	359,5	360,2	363,9	364,6	366,6	368,0	370,7	373,0	374,1
Octubre	357,8	359,6	360,8	364,2	365,1	366,7	368,1	370,2	373,0	374,2
Noviembre	359,6	360,8	362,4	365,5	366,7	368,3	369,7	372,1	374,4	375,9
Diciembre	360,7	362,3	364,3	367,0	368,0	369,5	371,2	373,8	375,7	377,4

Problema 15.20. Una de las principales fuentes de incertidumbre en la predicción del clima en el siglo XXI proviene de que no se sabe cómo variarán las emisiones antropogénicas de CO₂ a lo largo de los próximos 100 años. El panel intergubernamental para el estudio del cambio climático (IPCC en sus siglas inglesas) trabaja con varias hipótesis que denomina escenarios. Estos escenarios se caracterizan, básicamente, por distintas suposiciones sobre el crecimiento de la población mundial, sobre la implantación de políticas y de avances tecnológicos en el ámbito de la energía y sobre la evolución de las desigualdades regionales. En la tabla siguiente se recogen las emisiones totales de CO₂ (combustibles fósiles, procesos industriales y cambios en el uso del suelo y deforestación) entre los años 2000 y 2100 según los distintos escenarios contemplados por el IPCC. (a) Utilizar el *applet* 15.2 para calcular la evolución correspondiente en la concentración de CO₂ atmosférico (utilizar un paso temporal de 10 años). (b) Utilizar la expresión del problema 15.8 para calcular la temperatura de equilibrio de la Tierra en los años 2050 y 2100 para cada caso. (c) La estimación obtenida en el apartado anterior es necesariamente inexacta, puesto que la Tierra no se encuentra en una situación de equilibrio y, además, hay muchos otros factores relevantes que no hemos considerado. Consultar el informe del IPCC (<http://www.ipcc.ch>) y comparar los resultados anteriores con los que allí se proporcionan. En ese informe se encuentra también una descripción detallada de cada uno de los escenarios. [Nota: en el *applet*, suponer que todas las emisiones son debidas a quema de combustibles fósiles (poner cero en la casilla de la destrucción neta de biomasa).]

Emisiones totales de CO₂ (Pg C-año⁻¹) para cada escenario

Año	A1B	A1T	A1F1	A2	B1	B2
2000	7,97	7,97	7,97	7,97	7,97	7,97
2010	10,88	9,38	9,73	9,58	9,28	8,78
2020	12,64	10,26	12,73	12,25	10,63	9,05
2030	14,48	12,38	16,19	14,72	11,11	9,90
2040	15,35	12,65	19,97	16,07	11,72	10,69
2050	16,38	12,26	23,90	17,43	11,29	11,01
2060	16,00	11,38	25,69	19,16	9,74	11,49
2070	15,73	9,87	27,28	20,89	8,18	11,62
2080	15,18	8,02	28,68	23,22	6,70	12,15
2090	14,30	6,26	28,42	26,15	5,32	12,79
2100	13,49	4,32	28,24	29,09	4,23	13,32

Problema 15.21. La contribución de un gas con efecto invernadero al calentamiento global no depende sólo de su eficiencia radiativa y de su concentración en un momento determinado, sino también de la evolución de su concentración. En este sentido es importante conocer su vida media en la atmósfera. Para simplificar, supongamos que se inyecta una cierta cantidad (m_0 kg) de un gas a la atmósfera y que éste va desapareciendo según una ley de primer orden con una vida media de τ años. Supongamos que este gas tiene una eficiencia radiativa α ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{kg}^{-1}$). (a) Encontrar una expresión general para el forzamiento radiativo entre el momento en que se inyecta el gas y un tiempo futuro t . (b) Considerar dos gases, A y B, de forma que $\alpha_A = 0,2 \cdot \alpha_B$, $\tau_A = 100$ años y $\tau_B = 10$ años. En un cierto momento se inyecta la misma cantidad de los gases A y B a la atmósfera. ¿Cuál será la proporción entre el forzamiento radiativo del gas A y el del gas B al cabo de 1 año, de 10 años, de 100 años y de 1000 años? (c) Considerar ahora el caso de dos gases reales: el CFC-115 tiene una α de $0,18 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{ppb}^{-1}$ y una τ de 1700 años; mientras que el CFC-114 tiene una α de $0,31 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{ppb}^{-1}$ y una τ de 300 años (datos de Ramaswamy *et al.* 2001). Si consideramos que la concentración inicial de los dos gases es la misma, ¿cuál de los dos gases presentará un forzamiento radiativo mayor en los primeros 100 años? ¿y en los primeros 1000 años?

Problema 15.22. El protocolo de Kyoto (http://unfccc.int/essential_background/kyoto_protocol/items/2830.php) es un acuerdo internacional para reducir las emisiones antropogénicas de CO_2 . Atendiendo al distinto grado de desarrollo de los países se establecieron unos objetivos individuales. Concretamente, el objetivo marcado para la Unión Europea fue una reducción de las emisiones de CO_2 en el 2012 del 8% respecto al valor de 1990. A España, por acuerdo interno de la UE, se le permitió un aumento del 15% durante este mismo periodo. (a) ¿Parece que la UE y España vayan a cumplir el compromiso de Kyoto? ¿Cuál ha sido la tasa de variación de las emisiones en España y en la UE (con y sin España)? (b) Estados Unidos es el principal país emisor de CO_2 del mundo, pero no ratificó el protocolo de Kyoto. ¿A qué tasa está aumentando Estados Unidos sus emisiones de CO_2 ? (datos de <http://webdab.emep.int>).

Emisión CO_2 (10^{12} g)				Emisión CO_2 (10^{12} g)			
Año	España	UE	EE.UU.	Año	España	UE	EE.UU.
1990	225	3335	5002	1997	260	3281	5578
1991	231	3358	4962	1998	269	3333	5602
1992	239	3285	5062	1999	295	3306	5676
1993	230	3228	5175	2000	307	3328	5859
1994	241	3232	5261	2001	308	3392	5732
1995	252	3270	5312	2002	325	3382	5782
1996	241	3347	5499				

Problema 15.23. ¿Cuál sería la temperatura de la Tierra si la atmósfera no contuviera absolutamente ninguna sustancia con efecto invernadero (ni CO_2 ni ningún otro gas con efecto invernadero)? [Nota: tomar los datos necesarios del problema 15.8.]

Problema 15.24. Marte se encuentra 1,5 veces más lejos del sol que la Tierra. (a) ¿Cuál es la constante solar en la parte alta de la superficie marciana? (b) Si Marte careciera de atmósfera, ¿a qué temperatura se esperaría que se encontrara este planeta? [Nota: la constante solar de la Tierra vale $1367 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ y el albedo de Marte vale, aproximadamente, 0,25.]

Problema 15.25. El cambio climático ya está aquí. La siguiente tabla contiene el resumen por lustros de algunas variables meteorológicas recogidas en el observatorio de Roquetes (Tarragona) a lo largo del siglo XX (datos de Piñol *et al.* 1998). Analizar cuáles de estas variables han cambiado a lo largo del siglo XX y a qué tasa lo han hecho. [Nota: (1) la oscilación térmica diaria está relacionada con la sequedad de la atmósfera, de forma que en sitios más secos la oscilación térmica es mayor que en sitios más húmedos; (2) la eva-

potranspiración potencial es una medida de la evaporación que habría en el supuesto de que hubiera suficiente agua disponible y (3) cada lustro se indica por el primero de los años que lo componen.]

Lustro	Precipitación anual (l·m ⁻² ·año ⁻¹)	Evapotranspiración potencial anual (l·m ⁻² ·año ⁻¹)	Media de la temperatura mínima (°C)	Media de la temperatura máxima (°C)	Media de la oscilación térmica diaria (°C)
1910	455	524	11,7	21,0	9,3
1915	527	538	11,6	20,9	9,4
1920	462	534	12,2	21,6	9,4
1925	433	542	12,1	21,6	9,4
1930	532	543	12,1	21,6	9,5
1935	584	545	12,3	21,9	9,6
1940	579	544	11,8	21,4	9,5
1945	566	560	12,4	22,2	9,8
1950	480	545	12,2	21,7	9,6
1955	623	539	12,0	21,6	9,7
1960	599	552	12,1	22,2	10,1
1965	643	554	12,2	22,2	10,0
1970	642	561	11,6	21,9	10,3
1975	528	575	11,7	22,2	10,4
1980	476	595	12,1	22,8	10,8
1985	524	583	12,4	22,6	10,2
1990	492	588	12,2	22,6	10,3

Problema 15.26. ☉ Analizar el destino del C introducido en la atmósfera con la combustión de combustibles fósiles utilizando el *applet* 15.2. Para hacerlo simular una inyección súbita de C a la atmósfera (p. ej., quema de 100 Pg C·año⁻¹ durante 10 años sobre la situación preindustrial). ¿Dónde ha ido a parar el C quemado en el año 10 (justo al finalizar la inyección de C)? ¿y en los años 110, 510, 1010 y 2010 después de iniciar la simulación?

Problema 15.27. ¿Cuál es el tiempo de residencia del O₂ en la atmósfera? (O₂ atmosférico: 1,19·10²¹ g.)

Problema 15.28. ¿Cuál es el orden de magnitud del tiempo de residencia del N₂ en la atmósfera? ¿Ha variado desde la época preindustrial? (N₂ atmosférico: 3,9·10²¹ g.)

Problema 15.29. 🦋 Hedin *et al.* (2003) compararon los contenidos y las pérdidas de nutrientes en seis suelos naturales de distintas edades en una crono-secuencia en Hawai. En la tabla siguiente se presentan algunos de sus resultados para el nitrógeno y el fósforo inorgánicos. (a) ¿A qué se pueden atribuir los diferentes patrones temporales que muestran los dos nutrientes? (b) Si sabemos que la relación N:P en las hojas de la

vegetación dominante es de alrededor de 12 g N-g P⁻¹, ¿cuál es actualmente el nutriente limitante para la vegetación? ¿y hace 4 millones de años? [Nota: los suelos estudiados se encuentran actualmente bajo idénticas condiciones ambientales.]

Suelo	Edad (10 ³ años)	N inorg. solu- ción suelo (μg·l ⁻¹)	P inorg. solución suelo (μg·l ⁻¹)	Pérdidas totales N (kg·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)	Pérdidas totales P (kg·ha ⁻¹ ·año ⁻¹)
Thurston	0,3	14,5	2,9	1,4	0,06
Ola'a	2,1	12,0	4,1	1,2	0,08
Laupahoehoe	20	190,5	0,6	5,4	0,03
Kohala	150	149,1	0,6	4,3	0,02
Kolekole	1400	256,3	0,7	6,8	0,02
Kokee	4100	287,6	1,0	9,1	0,03

Problema 15.30. En el problema 15.12 hemos visto que, pese a los importantes problemas que afronta la agricultura moderna, la producción de cereales sigue aumentando a buen ritmo. Sin embargo, dado que la población de la Tierra también está aumentando, la pregunta crítica es si la producción per cápita incrementa o, por lo menos, se mantiene. Por otra parte, no todo el grano es consumido directamente por humanos, sino que una parte importante de éste sirve para alimentar al ganado que se utiliza en la producción de carne. En la tabla siguiente se proporciona la población total de la Tierra, y la producción total de cereales y de carne (FAO, <http://www.fao.org>). (a) Determinar la evolución temporal del consumo per cápita de cereales y de carne. (b) ¿Qué proporción de la producción de cereales se utiliza actualmente para producir carne? ¿Cómo ha variado esta proporción con el tiempo? Comentar los resultados. [Nota: la producción de 1 kg de carne requiere, en promedio, el consumo de 5 kg de grano por el ganado.]

Año	Producción cereales (·10 ⁶ t·año ⁻¹)	Producción carne (·10 ⁶ t·año ⁻¹)	Población (·10 ⁹)
1960	905,3	73,0	3,11
1965	1030,5	84,8	3,34
1970	1216,7	101,0	3,69
1975	1392,9	115,9	4,07
1980	1599,0	135,3	4,44
1985	1767,8	154,8	4,83
1990	1882,4	179,8	5,26
1995	1984,8	205,1	5,67
2000	2073,4	235,3	6,07

Problema 15.31. La proporción N:P en las rocas sedimentarias es, aproximadamente, 1:4, mientras que en la biota marina es de 15:1. Esto demuestra que el P ha sido introducido en los sedimentos de alguna forma distinta a la simple acumulación de materia orgánica. La razón de las bajas concentraciones de P en el agua de mar y de su elevada presencia en los sedimentos no parece ser otra que la baja solubilidad del ión fosfato. Imagina que la solubilidad del fosfato fuera mayor, el doble por ejemplo ¿aumentaría esto la producción primaria del océano? (Basado en Redfield 1958.)

Problema 15.32. La principal utilización de los minerales con P y K es la fertilización agrícola. En la tabla siguiente se muestra la evolución del consumo mundial de fertilizantes desde 1960 (fuente: <http://www.fertilizer.org/ifa/statistics.asp>). (a) ¿Cómo ha variado el consumo de estos fertilizantes a lo largo del periodo considerado? Por otra parte, las reservas de minerales de P se evalúan entre 3600 y $8000 \cdot 10^{12}$ g P_2O_5 ; las reservas potenciales (extraíbles pero con un coste de explotación 3 veces mayor que las anteriores) llegarían a $11.000-22.000 \cdot 10^{12}$ g P_2O_5 . (b) Si el consumo de fertilizantes de P se mantuviera en el futuro como en la década de 1990, ¿en cuántos años se agotarían las reservas de P? (c) Puesto que el consumo de P está ligado a la actividad agrícola y ésta a la población, una estimación más razonable del consumo de fertilizantes de P a medio plazo sería de $70 \cdot 10^{12}$ g $P_2O_5 \cdot \text{año}^{-1}$; a esta tasa, ¿en cuántos años se agotarían las reservas de P? (Basado en Steen 1998.)

Consumo fertilizantes			
Año	10^{12} g N·año ⁻¹	10^{12} g P_2O_5 ·año ⁻¹	10^{12} g K_2O ·año ⁻¹
1960	10,8	10,7	8,5
1970	31,8	21,1	16,3
1975	43,9	25,8	21,4
1980	60,8	32,0	24,4
1985	70,4	33,5	25,6
1990	77,6	36,1	24,6
1995	78,1	30,9	20,6
2000	81,2	32,5	21,9

Problema 15.33. Àvila & Alarcón (2003) midieron durante 18 años la concentración de Cl^- y SO_4^{2-} en el agua de lluvia en el Montseny (Barcelona). Además, a partir del análisis de las retro-trayectorias de los mapas sinópticos averiguaron el origen de las masas de aire que dieron lugar a cada una de las muestras de lluvia recogidas, y clasificaron estos orígenes en cuatro grupos: africano, europeo, local y oceánico. ¿Qué proporción de SO_4^{2-} puede ser atribuido al aporte estrictamente oceánico para las lluvias de cada uno de los grupos? ¿Qué otras fuentes de SO_4^{2-} pueden ser importantes en cada caso? [Nota: 1 kg de agua de mar contiene 19,35 g de Cl^- y 2,712 g de SO_4^{2-} .]

Origen	pH mediano	SO_4^{2-} (μM)	Cl^- (μM)
Africano	6,7	28,6	47,9
Europeo	4,7	38,9	29,4
Local	5,3	26,5	21,2
Oceánico	5,0	17,2	22,4

Problema 15.34. Sigamos estudiando el contenido en S del agua de lluvia en el Montseny a partir de los datos proporcionados en Àvila & Alarcón (2003). (a) ¿Existe alguna tendencia temporal en el pH, el $exc SO_4^{2-}$ y las emisiones de SO_2 en el periodo considerado? (b) ¿Y en los aportes de $exc SO_4^{2-}$? (c) ¿Está relacionada la variación de $exc SO_4^{2-}$ en el agua de lluvia con la variación en las emisiones de SO_2 ? [Nota: las emisiones de SO_2 están tomadas de <http://webdab.emep.int>.]

		Montseny			España				
Año	pH	exc SO ₄ ²⁻ (μM)	Prec. anual (mm)	Emisión SO ₂ (Gg)	Año	pH	exc SO ₄ ²⁻ (μM)	Prec. anual (mm)	Emisión SO ₂ (Gg)
1980				2913	1992	5,10	20,2	943	2135
1981					1993	5,29	19,0	781	2010
1982					1994	5,61	14,3	1067	1964
1983	4,85	26,9	710		1995	5,64	19,9	882	1808
1984	4,65	25,4	1067		1996	5,27	15,2	1638	1581
1985	4,86	29,9	635	2526	1997	5,27	15,4	1082	1739
1986	4,83	24,5	764		1998	5,53	18,7	751	1607
1987	4,90	23,8	1016		1999	6,05	19,1	848	1640
1988	5,49	19,4	887		2000	6,39	21,9	504	1522
1989	4,94	26,2	668		2001				1464
1990	4,92	23,6	834	2178	2002				1507
1991	5,42	19,8	1146	2165					

Problema 15.35. El dimetilsulfuro (DMS) y su precursor biológico, el DMSP, producido por microalgas en los océanos, realizan importantes funciones biogeoquímicas. En primer lugar, el flujo de DMS desde los océanos a los continentes (vía atmosférica) compensa las pérdidas naturales de éstos a través de los ríos. En 1987 Charlson *et al.* propusieron que la producción biogénica de DMS ejercía un importante control sobre la temperatura de la Tierra: el DMS se oxida en la atmósfera dando lugar a aerosoles de S, los cuales actúan como núcleos de condensación para la formación de nubes y, por tanto, tienen la potencialidad de modificar el albedo terrestre. Así, un aumento en la temperatura de la superficie terrestre causaría una mayor actividad biológica en los océanos, lo cual redundaría en un aumento en las emisiones de DMS, una mayor formación de nubes, un aumento en el albedo de la atmósfera y el consiguiente enfriamiento del planeta a gran escala. Se estima que las emisiones biogénicas de DMS contribuyen a aumentar el albedo terrestre en tres unidades porcentuales. ¿Qué enfriamiento en la temperatura superficial de la Tierra se puede atribuir a las emisiones de DMS? [Nota: utilizar los datos del problema 15.8 (año 2000).]

Problema 15.36. Utilizar el *applet* 15.1 para simular un ciclo solar completo (luminosidad entre 0,5 y 2) en el planeta de las margaritas. Considerar que hay tres especies de margaritas (A, B y C) con una mortalidad $\gamma = 0,3$ y con albedos $f_A = 0,25$, $f_B = f_C = 0,5$ y $f_C = 0,75$. (a) ¿Cómo varía la proporción de margaritas de las tres especies a lo largo del tiempo? (b) Es interesante considerar las implicaciones evolutivas de la hipótesis Gaia, y viceversa. ¿Qué ventaja podrían tener unas margaritas como las de la especie B anterior (es decir, sin un pigmento que les permita modificar la temperatura ambiental respecto al suelo desnudo)?

Problema 15.37. Consideremos un modelo simplificado del carbono en la Biosfera con sólo tres compartimentos: Biomasa terrestre ($X_1 = 560 \cdot 10^{15}$ g C), necromasa terrestre ($X_2 = 1500 \cdot 10^{15}$ g C) y C atmosférico ($X_3 = 750 \cdot 10^{15}$ g C). Supongamos el sistema en equilibrio y con un flujo desde la atmósfera a la biomasa terrestre de $60 \cdot 10^{15}$ g C · año⁻¹. Consideremos que el flujo de C de la biomasa a la necromasa y que el flujo de la necromasa a la atmósfera son procesos de primer orden en relación al compartimento donante; por el contrario, el flujo de fijación de C atmosférico depende tanto de la cantidad de C en X_1 como de la cantidad en X_3 . Las termitas son unos de los organismos que descomponen la materia orgánica y a su actividad se atribuye un flujo hacia la atmósfera de $13 \cdot 10^{15}$ g C · año⁻¹. Supongamos que una catástrofe planetaria elimina todas las termitas de la Tierra y que ningún otro organismo descomponedor ocupa el nicho vacante. Supongamos también que la constante del proceso de descomposición de la necromasa disminuye en la misma proporción que representa la actividad de las termitas en relación al flujo total de C hacia la atmósfera. Una vez se haya llegado a una nueva situación de equilibrio, ¿cuál será el contenido de C de cada compartimento? (Aproximadamente, de Harte 1985.)



16. APÉNDICE MATEMÁTICO

En este apéndice se exponen algunos procedimientos matemáticos y estadísticos que es conveniente conocer para poder seguir con facilidad los contenidos del presente libro y, en general, un curso elemental de ecología cuantitativa. Cada uno de los temas tratados se expone brevemente y, a continuación, se presenta algún ejemplo resuelto y se proponen problemas para que el lector practique por sí mismo. Debe entenderse lo expuesto en este apéndice como el mínimo necesario para aprovechar plenamente este libro; para profundizar en los distintos aspectos se debe acudir a textos estándar de matemáticas o de estadística. Asimismo se muestra como realizar cálculos sencillos con la ayuda del programa Microsoft Excel, dada la amplia difusión del mismo (existen otros programas que permiten efectuar los mismos cálculos y que son de uso muy parecido, como OpenOffice).

16.1. BREVE INTRODUCCIÓN A EXCEL

Las hojas de cálculo son programas que permiten un tratamiento ágil de datos numéricos, especialmente si éstos se pueden agrupar en filas y columnas. Existen muchas hojas de cálculo con características parecidas, aunque Microsoft Excel es la más difundida. Aquí describiremos sucintamente su funcionamiento básico; el lector que desee profundizar más deberá acudir a alguno de los múltiples libros sobre Excel que encontrará en el apartado de informática de cualquier librería. Existen también dos libros muy interesantes que tratan exclusivamente sobre la aplicación de Excel a la resolución de problemas en ecología (Donovan & Welden 2002a; 2002b), los cuales incluyen una introducción a Excel más amplia que la que se da aquí.

Los elementos principales de una hoja de cálculo son los siguientes:

Celdas

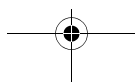
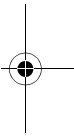
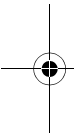
Una hoja de cálculo consiste en una matriz de celdas. Cada columna está identificada por una letra y cada fila por un número; cada celda tiene como dirección la combinación de la letra de su columna y del número de su fila. Podemos referirnos a celdas individuales (F4); a conjuntos de celdas separando las direcciones por comas (F4, G6, G9); o a conjunto de celdas contiguos, separando la dirección del extremo superior izquierdo de la dirección del extremo inferior derecho con el símbolo ":" (F4:G14).

Operaciones

Una fórmula en una hoja de cálculo efectúa operaciones en una o más de las celdas. La fórmula se escribe en una celda y empieza siempre con el símbolo "=". A continuación se introduce una combinación de direcciones de celdas, operadores (+, -, /, *, ^) o funciones. Supongamos, por ejemplo, que en la celda A1 tenemos el radio de una esfera y queremos calcular su volumen en la celda B1. Para ello basta escribir lo siguiente en B1: "=4/3*3,1416*A1^3". Al pulsar la tecla RETURN aparecerá el resultado deseado en la casilla B1 (por ejemplo, si en la casilla A1 introducimos 5,3, en la casilla B1 aparecerá 623,6). Si cambiamos el valor de la casilla A1, el de la casilla B1 cambiará automáticamente.

Funciones

Después del signo "=" Excel permite la introducción de funciones. Supongamos que queremos calcular la predicción para dentro de 5 meses del tamaño de una población en crecimiento exponencial continuo (con $r = 0,05 \text{ mes}^{-1}$) y que ahora consta de 1000 individuos. Pongamos 1000 en la casilla D1, 5 en la casilla D2 e in-



troduzcamos la siguiente fórmula en la casilla E1: “=D1*EXP(0,05*D2)”. Al pulsar RETURN obtendremos el resultado (1284 individuos) en la casilla E1. Éste es el resultado de la operación $1000 \cdot e^{0,05 \cdot 5}$, que es la fórmula de la proyección de una población en crecimiento exponencial (capítulo 4). Dos detalles importantes: (1) el separador decimal se introduce con “.” o como “;”, dependiendo de la configuración de cada ordenador; ésta es modificable desde la Configuración regional del Panel de Control del ordenador. (2) La función EXP se puede introducir tecleando su nombre o bien utilizando la opción **Insertar>Función** del menú principal. Algunas de las funciones de uso más corriente en los ejercicios de este libro se presentan en la tabla siguiente (el lector puede consultar el inventario completo en la opción **Insertar>Función** del menú principal de Excel):

Función	Acción que realiza
PI()	Devuelve el número π
LN (x)	Calcula el logaritmo natural de x
LOG (x; b)	Calcula el logaritmo en base b de x
EXP(x)	Calcula e^x
POTENCIA (b; x)	Eleva la base b (positiva) a cualquier real x
SUMA(casillas)	Calcula la suma de las casillas indicadas
PROMEDIO(casillas)	Calcula la media aritmética de las casillas indicadas
MEDIANA(casillas)	Calcula la mediana de las casillas indicadas
DESVEST(casillas)	Calcula la desviación típica de las casillas indicadas
CONTAR(casillas)	Cuenta el número de casillas que tienen algún valor numérico dentro del rango indicado
COEF.DE.CORREL(m1 ; m2)	Calcula el coeficiente de correlación entre los valores de la matriz m1 y los de la m2 (m1 y m2 han de tener las mismas dimensiones)
DISTR.T.INV(α ; gl)	Devuelve el valor de la distribución t de Student con gl grados de libertad correspondiente a una probabilidad α
DISTR.CHI(x; gl)	Devuelve la probabilidad asociada a un valor x en una distribución χ^2 con gl grados de libertad
PRUEBA.CHI.INV(α ; gl)	Devuelve el valor de la distribución χ^2 para una probabilidad α , de una sola cola, con gl grados de libertad

Direcciones relativas

Si introducimos en la celda B1 la operación “=A1*5” nos estamos refiriendo en realidad no a la celda A1 en términos absolutos sino a la celda que hay una posición a la izquierda de B1; es, por tanto, una posición relativa. Si copiamos las dos celdas, A1 y B1, en otro sitio, G7 y H7, por ejemplo, la casilla H7 contendrá la expresión “=G7*5”; es decir, una casilla a la izquierda de H7. Esto es muy útil cuando deseamos efectuar muchos cálculos iguales por columnas. Supongamos que queremos calcular los volúmenes de una colección de cilindros de radio r_i y longitud h_i :

- (1) Introducimos los radios en la columna A a partir de A2 (reservamos la primera fila para los títulos).
- (2) Introducimos las longitudes en la columna B a partir de B2.
- (3) Introducimos en C2 la fórmula del volumen del cilindro para el primero de la lista: “=PI()*A2^2*B2”.
- (4) Copiamos la casilla C2 en el resto de casillas de la columna C. Esto se puede realizar presionando “CTRL+C” para copiar y “CTRL+V” para pegar los contenidos, pero si hay muchas celdas es mejor hacerlo de la siguiente forma: (i) seleccionar la casilla C2; (ii) colocar el cursor en la esquina inferior derecha de la celda (veremos que el cursor toma la forma de una cruz sólida); (iii) clicar y retener; (iv) arrastrar el cursor hasta la última casilla donde queremos copiar la fórmula y soltar. De este modo se efectúa el cálculo en todas las celdas. Observar en la figura que la casilla C6 contiene la expresión “=PI()*A6^2*B6”.

	A	B	C	D	E
1	Radio	Longitud	Volumen		
2	10	100	31415,92654		
3	20	100	125663,7061		
4	30	100	282743,3388		
5	40	100	502654,8246		
6	50	100	=PI()*A6^2*B6		
7	10	200	62831,85307		
8	20	200	251327,4123		
9	30	200	565486,6776		
10	40	200	1005309,649		
11	50	200	1570796,327		
12					
13					
14					

Direcciones absolutas

En Excel el signo “\$” indica una dirección absoluta, la cual se refiere siempre a la misma celda, aunque el contenido de las celdas se copie en otro lugar. Supongamos que se desea calcular la proyección en el tiempo de una población en crecimiento exponencial con $r = 0,01 \text{ día}^{-1}$ y que tiene 1000 individuos en $t = 0$:

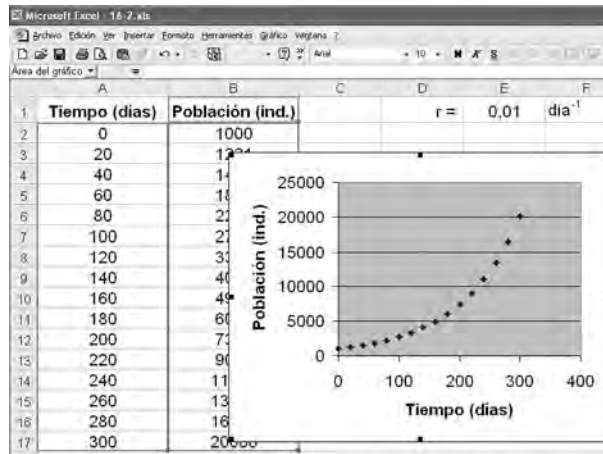
- (1) Introduzcamos en la columna A el tiempo y en la celda B2 la población inicial.
- (2) Escribamos en la celda E1 el valor de r .
- (3) Introduzcamos en B3 la fórmula del crecimiento exponencial ($N_t = N_0 \cdot e^{r \cdot t}$): ‘=B\$2*EXP(\$E\$1*\$A3)’. La referencia a la celda E1 es una dirección absoluta, y se refiere siempre a la misma celda. La referencia a la celda B2 es una dirección absoluta dentro de la columna B: siempre se referirá a la segunda fila, independientemente de la columna donde se halle (si la copiamos a la columna J, por ejemplo, la referencia será a J2).
- (4) Arrastremos la fórmula de B3 al resto de celdas.

	A	B	C	D	E	F
1	Tiempo (días)	Población (ind.)			r = 0,01 día ⁻¹	
2	0	1000				
3	20	1221				
4	40	1492				
5	60	1822				
6	80	2226				
7	100	2718				
8	120	3320				
9	140	4055				
10	160	4953				
11	180	6050				
12	200	7389				
13	220	9025				
14	240	11023				
15	260	13464				
16	280	16445				
17	300	20086				
18						

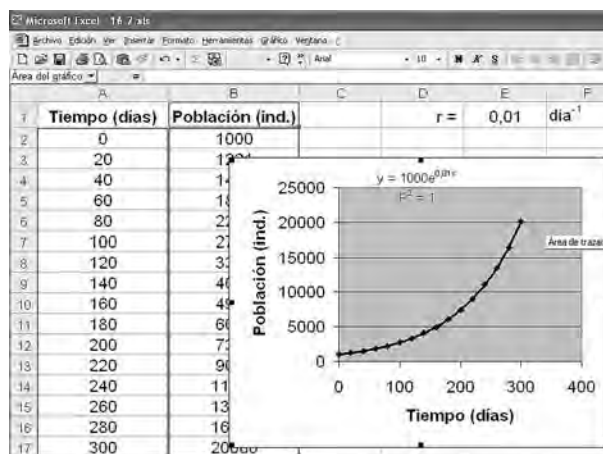
Gráficos

Excel también permite producir con facilidad gráficos de una calidad aceptable. Representemos, por ejemplo, el gráfico correspondiente al cálculo anterior de crecimiento exponencial de una población. Para ello:

- (1) Seleccionemos las columnas A y B. Como son contiguas basta con mantener apretado el botón izquierdo del ratón mientras lo movemos. En caso de que las columnas no estuvieran juntas habría que seleccionar la primera, apretar la tecla CTRL y, manteniéndola apretada, seleccionar la segunda columna.
- (2) Ir a **Insertar>Gráficos** en el menú y seleccionar un gráfico de dispersión. Seguir las instrucciones que aparecen en pantalla, con lo que se obtiene el gráfico de la figura siguiente:



- Si se desea se puede añadir una línea de tendencia al gráfico. Para ello basta con:
- (1) Poner el cursor sobre alguno de los puntos del gráfico y clicar el botón derecho del ratón.
 - (2) En el menú que se despliega seleccionar la opción “Agregar línea de tendencia”.
 - (3) Seleccionar el tipo de gráfico deseado (función lineal, exponencial, potencial, logarítmica o polinomial). En nuestro caso utilizaremos la función exponencial.
 - (4) Clicar la pestaña de “Opciones” y seleccionar “Presentar la ecuación en el gráfico” y “Presentar el valor de R cuadrado en el gráfico”. Con ello obtendremos la ecuación ajustada $y = 1000 \cdot e^{0,01 \cdot x}$, la cual en este caso coincide, evidentemente, con los parámetros ($N_0 = 1000$ y $r = 0,01$) que hemos utilizado para generar la serie de valores. El valor de R^2 nos da una idea de la bondad del ajuste, como veremos en el apartado 16.14 (en este caso es igual a 1 porque los puntos han sido generados a partir de una fórmula y, por tanto, la función pasa exactamente por todos ellos).



16.2. ECUACIÓN DE UNA RECTA

La más sencilla de las funciones es la recta

$$y = a + b \cdot x$$

donde a y b son números reales constantes y x y y son variables reales. El parámetro a se denomina ordenada en el origen, puesto que se trata del valor que toma y cuando x vale 0. El parámetro b se denomina pendiente de la recta. Podemos determinar fácilmente los valores de a y b si conocemos dos puntos por los que pasa una recta. Sea la recta que pasa por los puntos (x_1, y_1) y (x_2, y_2) ; entonces se cumple

$$\begin{aligned} y_1 &= a + b \cdot x_1 \\ y_2 &= a + b \cdot x_2 \end{aligned}$$

luego, la pendiente b de la recta es

$$b = \frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1}$$

y la ordenada en el origen a vale

$$a = y_1 - \frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1} \cdot x_1$$

Problema 16.1. ¿Cuál es la ecuación de la recta que pasa por los puntos $(2, 1)$ y $(3, 3)$?

Solución. Calculemos primero la pendiente b

$$b = \frac{3-1}{3-2} = 2$$

y la ordenada en el origen

$$a = y_1 - b \cdot x_1 = 1 - 2 \cdot 2 = -3$$

con lo que la ecuación de la recta es $y = 2 \cdot x - 3$.

Problema 16.2. ¿Cuál es la ecuación de las siguientes rectas? (a) la que pasa por los puntos $(0, C)$ y $(P, 0)$; (b) la que pasa por el punto $(1, 1)$ y tiene pendiente $b = -3$; (c) la que pasa por el punto $(0, 0)$ y tiene pendiente $b = 3$; (d) la que pasa por los puntos $(2, 3)$ y $(2, -2)$ y (e) la que pasa por los puntos $(-2, 2)$ y $(4, 2)$.

16.3. ECUACIONES POTENCIALES

Se trata de ecuaciones del tipo

$$y = a \cdot x^b$$

donde a y b son números reales constantes y x y y son variables reales. Siempre que x sea mayor que 0, podemos convertir la ecuación anterior en una recta tomando logaritmos a ambos lados

$$y = a \cdot x^b \Rightarrow \log y = \log(a \cdot x^b) = \log a + \log(x^b) = \log a + b \cdot \log x$$

Un test sencillo para determinar si dos variables presentan una relación potencial consiste en representar el logaritmo de una respecto del logaritmo de la otra y ver si los puntos están alineados. Si lo están,

la pendiente de la recta es el exponente de la función potencial. Muchas variables de interés ecológico presentan relaciones de tipo potencial (capítulos 2, 11 y 12).

El producto de dos funciones potenciales se obtiene como

$$\text{sean las funciones } y_1 = a_1 \cdot x^{b_1} \quad \text{y} \quad y_2 = a_2 \cdot x^{b_2}$$

entonces,

$$y_1 \cdot y_2 = a_1 \cdot x^{b_1} \cdot a_2 \cdot x^{b_2} = a_1 \cdot a_2 \cdot x^{(b_1+b_2)}$$

Una potencia de una función potencial se calcula como

$$y^c = (a \cdot x^b)^c = a^c \cdot x^{b \cdot c}$$

La suma de dos funciones potenciales no se puede simplificar. Si lo que deseamos es resolver una ecuación potencial para la variable x lo mejor es elevar ambos lados a la potencia $1/b$

$$y^{1/b} = (a \cdot x^b)^{1/b} \Rightarrow y^{1/b} = a^{1/b} \cdot x \Rightarrow x = a^{-1/b} \cdot y^{1/b}$$

Problema 16.3. Expresar x en función de y en la ecuación $y = a \cdot x^2$.

Solución. $y^{1/2} = (a \cdot x^2)^{1/2} \Rightarrow y^{1/2} = a^{1/2} \cdot x \Rightarrow x = a^{-1/2} \cdot y^{1/2} = \frac{\sqrt{y}}{\sqrt{a}}$

Problema 16.4. Aislar la variable x de las ecuaciones: (a) $y = 1,3 \cdot x^{1/2}$; (b) $y = 27 \cdot x^{-3/2}$.

Problema 16.5. Calcular el producto de las dos funciones del ejercicio anterior (16.4).

Problema 16.6. Sean las funciones $y = a \cdot x^{1/2}$ y $x = 2 \cdot z^{3/4}$. Expresar y en función de z .

Problema 16.7. Representar las siguientes parejas de puntos (x, y) : (1,0, 1,0), (2,0, 1,59), (5,22, 3,01), (8,3, 4,1), (12,5, 5,39) y averiguar si se ajustan a una función potencial utilizando una hoja de cálculo.

16.4. ECUACIONES EXPONENCIALES

Se trata de ecuaciones del tipo

$$y = a \cdot e^{b \cdot x}$$

donde a y b son constantes reales, x y y son variables reales y e es el número 2,71828... La base de la función exponencial puede ser e o cualquier otro número real positivo; es corriente utilizar como bases los números 2 y 10, además de e . Una ecuación exponencial se convierte en la de una recta tomando logaritmos a ambos lados

$$\ln y = \ln a + b \cdot x$$

Si al representar el logaritmo de la variable y respecto de la variable x los puntos aparecen alineados, esto indica que las variables x y y presentan una relación de tipo exponencial. Si la base es e al logaritmo se le denomina neperiano o natural (el logaritmo neperiano se representa con el símbolo "ln"; el logaritmo de base 10 con el símbolo "log" y, en general, el logaritmo de base a se representa por "log_a"). En la relación

entre el logaritmo de y y x la pendiente de la recta es el exponente de la función potencial. Una variación exponencial de y respecto de x significa que, para un cierto aumento de x , y aumenta en un factor constante. Los modelos exponenciales aparecen una y otra vez en ecología (capítulos 2, 4, 12 y 14).

Problema 16.8. Sean dos variables relacionadas por la siguiente función exponencial: $y = 2 \cdot e^{0,1 \cdot x}$. Calcular el valor y para $x = 10$, $x = 20$ y $x = 30$.

Solución. Si $x = 10$, $y = 5,44$; si $x = 20$, $y = 14,78$; si $x = 30$, $y = 40,17$. Observar que $40,17/14,78 = 2,72$ y que $14,78/5,44 = 2,72$: un aumento de 10 unidades en la variable x hace que la variable y aumente 2,72 veces.

Problema 16.9. Una variable aumenta exponencialmente según la función $y = 10 \cdot e^{0,1 \cdot x}$. ¿Cuánto debe aumentar x para que y se duplique?

Solución. Denominemos x_1 y x_2 a dos valores de x para los que la función toma los valores de y_1 e y_2 , de forma que $y_2 = 2 \cdot y_1$. Dividamos ahora una función por la otra

$$2 = \frac{y_2}{y_1} = \frac{10 \cdot e^{0,1 \cdot x_2}}{10 \cdot e^{0,1 \cdot x_1}} = e^{0,1 \cdot (x_2 - x_1)} \Rightarrow \ln 2 = 0,1 \cdot (x_2 - x_1) \Rightarrow \Delta x = x_2 - x_1 = \frac{\ln 2}{0,1} = 6,93$$

Es decir, la variable y se duplicará cuando la variable x aumente en 6,93 unidades.

Problema 16.10. Expresar y en función de x en la siguiente ecuación: $2^x = 10^y$.

Problema 16.11. Si se dispone de una calculadora que sólo calcula logaritmos naturales y logaritmos en base 10 y se desea calcular el logaritmo en base 2 de 4, ¿cómo se puede hacer?

Problema 16.12. La descomposición de los elementos radiactivos suele ajustarse a funciones exponenciales con un coeficiente b negativo. El ^{14}C tiene periodo de semidesintegración de 5730 años. Suponer que se halla un trozo de madera que tiene el equivalente al 67% del valor actual de ^{14}C de la atmósfera. ¿Qué edad tiene?

Problema 16.13. A menudo se asume que la penetración de la luz en una masa de agua (lago, océano) sigue la ley de Beer-Lambert, la cual afirma que la radiación que llega a una profundidad z viene dada por la ecuación $I_z = I_0 \cdot e^{-\mu \cdot z}$, donde I_0 es la radiación incidente en la superficie del lago y μ el coeficiente de extinción de la luz. Si $\mu = 0,05 \text{ m}^{-1}$ e $I_0 = 300 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, (a) ¿qué radiación llega a 10 m de profundidad? (b) Si el fitoplancton no puede crecer por debajo del 1% de I_0 , ¿hasta qué profundidad podrá prosperar?

16.5. MÁXIMOS Y MÍNIMOS DE FUNCIONES

En muchos problemas de ecología es importante determinar cuán grande o cuán pequeña puede llegar a ser una determinada magnitud. Si el problema admite una formulación matemática, a menudo se reduce a hallar el máximo o el mínimo de alguna función. Los métodos matemáticos para localizar máximos y mínimos de funciones no son difíciles, aunque para su correcta aplicación es necesario que la función cumpla una serie de requisitos referentes a continuidad y diferenciabilidad. Aquí obviaremos los detalles y supondremos que las funciones que utilizaremos son continuas y derivables al menos dos veces en el intervalo de interés, como ocurre en todos los casos tratados en el libro.

Supongamos que tenemos una función $f(x)$ definida en el intervalo cerrado $[a, b]$ de la que queremos conocer sus máximos y mínimos. En primer lugar, calculemos la **primera derivada** de la función, $f'(x)$. A continuación igualemos esta derivada a cero y solucionemos la ecuación para x . La ecuación puede admitir una o más soluciones. Supongamos que $c \in [a, b]$ es una de estas soluciones. Entonces calculemos la segunda derivada de la función, $f''(x)$, y estudiemos su signo en el punto c . Entonces,

si $f''(c) > 0$ c corresponde a un mínimo local

si $f''(c) < 0$ c corresponde a un máximo local

El lector puede encontrar una introducción al cálculo de derivadas en cualquier libro de cálculo matemático (Spivak 1995; Salas & Hille 1999). Aquí únicamente recordaremos las siguientes funciones:

$$f(x) = a \rightarrow f'(x) = 0$$

$$f(x) = a \cdot g(x) \rightarrow f'(x) = a \cdot g'(x)$$

$$f(x) = x^n \rightarrow f'(x) = n \cdot x^{n-1}$$

$$f(x) = e^x \rightarrow f'(x) = e^x$$

$$f(x) = a^x \rightarrow f'(x) = \ln a \cdot a^x$$

$$f(x) = g_1(x) + g_2(x) \rightarrow f'(x) = g_1'(x) + g_2'(x)$$

$$f(x) = g_1(x) \cdot g_2(x) \rightarrow f'(x) = g_1'(x) \cdot g_2(x) + g_1(x) \cdot g_2'(x)$$

Problema 16.14. Hallar los máximos y mínimos de la función $f(x) = x + x^2$.

Solución

Calculemos la primera derivada

$$f'(x) = 1 + 2 \cdot x$$

Igualemos la primera derivada a cero y solucionemos la ecuación

$$0 = 1 + 2 \cdot x \Rightarrow x = -\frac{1}{2}$$

Calculemos la segunda derivada y su valor en $c = -1/2$

$$f''(x) = 2 \Rightarrow f''\left(-\frac{1}{2}\right) = 2$$

Puesto que el valor de la segunda derivada en c es positivo, la función $f(x)$ presenta un mínimo local en c . Este mínimo tiene el siguiente valor

$$f\left(-\frac{1}{2}\right) = -\frac{1}{2} + \left(-\frac{1}{2}\right)^2 = -\frac{1}{2} + \frac{1}{4} = -\frac{1}{4}$$

Problema 16.15. Hallar los valores de x para los cuales las siguientes funciones tienen máximos o mínimos locales:

(a) $f(x) = x - x^2$

(b) $f(x) = x + x^2 - x^3$

(c) $f(x) = x^3$

(d) $f(x) = a \cdot x - b \cdot x^2$

(e) $f(x) = 10 \cdot e^{0,1 \cdot x} - e^{0,2 \cdot x}$

Problema 16.16. ¿Cómo han de ser los lados del rectángulo de superficie máxima que se puede construir con una barra de 1 m de longitud?

16.6. OPERACIONES CON MATRICES

Una matriz A de orden $m \times n$ es una colección rectangular de $m \times n$ números dispuestos en m filas y n columnas:

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1j} & \cdots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2j} & \cdots & a_{2n} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ a_{i1} & a_{i2} & \cdots & a_{ij} & \cdots & a_{in} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ a_{m1} & a_{m2} & \cdots & a_{mj} & \cdots & a_{mn} \end{bmatrix}$$

Las matrices se usan en muchas áreas de las matemáticas y de todas las ciencias, incluida la ecología (capítulos 6, 10, 12 y 14), ya que simplifican mucho los cálculos y la notación. Cuando $m = n$ decimos que la matriz es cuadrada. Cuando $n = 1$ decimos que se trata de un vector columna y cuando $m = 1$ de un vector fila. Dos matrices **A** y **B** se pueden sumar siempre que sean del mismo orden; es decir, que $m_A = m_B$ y $n_A = n_B$. En ese caso se suman miembro a miembro:

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix}; \quad B = \begin{bmatrix} b_{11} & b_{12} & b_{13} \\ b_{21} & b_{22} & b_{23} \\ b_{31} & b_{32} & b_{33} \end{bmatrix}; \quad A + B = \begin{bmatrix} [a_{11} + b_{11}] & [a_{12} + b_{12}] & [a_{13} + b_{13}] \\ [a_{21} + b_{21}] & [a_{22} + b_{22}] & [a_{23} + b_{23}] \\ [a_{31} + b_{31}] & [a_{32} + b_{32}] & [a_{33} + b_{33}] \end{bmatrix}$$

Las matrices también se pueden multiplicar entre sí, siempre que la primera tenga orden $k \times m$ y la segunda $m \times n$. El resultado es una matriz $k \times n$. Por ejemplo, la multiplicación de una matriz 2×3 y una 3×2 da lugar a una matriz de orden 2×2 :

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \end{bmatrix}; \quad B = \begin{bmatrix} b_{11} & b_{12} \\ b_{21} & b_{22} \\ b_{31} & b_{32} \end{bmatrix}$$

$$A \times B = \begin{bmatrix} [(a_{11} \cdot b_{11}) + (a_{12} \cdot b_{21}) + (a_{13} \cdot b_{31})] & [(a_{11} \cdot b_{12}) + (a_{12} \cdot b_{22}) + (a_{13} \cdot b_{32})] \\ [(a_{21} \cdot b_{11}) + (a_{22} \cdot b_{21}) + (a_{23} \cdot b_{31})] & [(a_{21} \cdot b_{12}) + (a_{22} \cdot b_{22}) + (a_{23} \cdot b_{32})] \end{bmatrix}$$

Las matrices cuadradas del mismo orden siempre se pueden sumar y multiplicar entre sí.

Problema 16.17. Sean las matrices **A**, **B**, **C**, **D**, **E**, **F**, **G** y **H**:

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 1 \\ 2 & 3 & 0 \\ 5 & 2 & 1 \end{bmatrix}; \quad B = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}; \quad C = \begin{bmatrix} 10 & 2 & 2 \\ 2 & 1 & 5 \\ 2 & 5 & 2 \end{bmatrix}; \quad D = \begin{bmatrix} 2 & 1 \\ 3 & 10 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}; \quad E = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 3 & 4 & 5 \end{bmatrix}; \quad F = \begin{bmatrix} 3 & 1 \\ 3 & 5 \end{bmatrix}; \quad G = \begin{bmatrix} 1 \\ 10 \\ 100 \end{bmatrix}; \quad H = \begin{bmatrix} 100 & 10 & 1 \end{bmatrix}$$

Calcular las siguientes matrices: (a) $A \times C$; (b) $D \times A$; (c) $D \times E$; (d) $E \times D$; (e) B^{10} ; (f) $A + B$; (g) $E + F$; (h) $(E \times D) + F$; (i) $(D \times E) \times (G \times H)$; (j) $H \times G$.

16.7. RESOLUCIÓN DE SISTEMAS DE ECUACIONES LINEALES

Los sistemas de ecuaciones lineales con pocas incógnitas (2-3) se solucionan con facilidad por los métodos tradicionales de sustitución e igualación. Cuando el número de incógnitas aumenta estos métodos son tediosos y

es fácil cometer errores. El método de eliminación de **Gauss-Jordan** utiliza la notación matricial para facilitar la resolución de sistemas de ecuaciones con más de dos incógnitas. Veremos su funcionamiento con un ejemplo.

Problema 16.18. Solucionar (encontrar el valor de x_1 , x_2 y x_3) el siguiente sistema de ecuaciones lineales

$$2 \cdot x_1 + 4 \cdot x_2 + 6 \cdot x_3 = 18$$

$$4 \cdot x_1 + 5 \cdot x_2 + 6 \cdot x_3 = 24$$

$$3 \cdot x_1 + x_2 - 2 \cdot x_3 = 4$$

Solución. Construyamos en primer lugar la matriz de coeficientes de este sistema

$$A = \begin{bmatrix} 2 & 4 & 6 \\ 4 & 5 & 6 \\ 3 & 1 & -2 \end{bmatrix}$$

La matriz aumentada del sistema es la matriz de coeficientes A con una columna añadida que contiene los términos independientes

$$\left[\begin{array}{ccc|c} 2 & 4 & 6 & 18 \\ 4 & 5 & 6 & 24 \\ 3 & 1 & -2 & 4 \end{array} \right]$$

El símbolo “|” sirve para separar la última columna del resto de la matriz. En esta matriz aumentada está permitido realizar las siguientes operaciones elementales con las filas: (1) multiplicar (o dividir) una fila por un número diferente de 0; (2) sumar un múltiplo de una fila a otra fila; (3) intercambiar dos filas. Debemos aplicar estas tres operaciones básicas hasta conseguir una matriz con unos en la diagonal y ceros en el resto de posiciones; en ese momento los valores a la derecha del símbolo “|” proporcionan las soluciones de las ecuaciones. Realicemos los siguientes pasos:

(1) Dividamos la primera fila por 2

$$\left[\begin{array}{ccc|c} 2 & 4 & 6 & 18 \\ 4 & 5 & 6 & 24 \\ 3 & 1 & -2 & 4 \end{array} \right] \rightarrow \left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 4 & 5 & 6 & 24 \\ 3 & 1 & -2 & 4 \end{array} \right]$$

(2) Restemos 4 veces la fila 1 a la fila 2, y dividamos la fila 2 por -3

$$\left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 4 & 5 & 6 & 24 \\ 3 & 1 & -2 & 4 \end{array} \right] \rightarrow \left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 0 & -3 & -6 & -12 \\ 3 & 1 & -2 & 4 \end{array} \right] \rightarrow \left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 0 & 1 & 2 & 4 \\ 3 & 1 & -2 & 4 \end{array} \right]$$

(3) Restemos 3 veces la fila 1 a la fila 3

$$\left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 0 & 1 & 2 & 4 \\ 3 & 1 & -2 & 4 \end{array} \right] \rightarrow \left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 0 & 1 & 2 & 4 \\ 0 & -5 & -11 & -23 \end{array} \right]$$

(4) Sumemos 5 veces la fila 2 a la fila 3; multipliquemos la fila 3 por -1

$$\left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 0 & 1 & 2 & 4 \\ 0 & -5 & -11 & -23 \end{array} \right] \rightarrow \left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 0 & 1 & 2 & 4 \\ 0 & 0 & -1 & -3 \end{array} \right] \rightarrow \left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 0 & 1 & 2 & 4 \\ 0 & 0 & 1 & 3 \end{array} \right]$$

(5) Restemos 2 veces la fila 3 a la fila 2

$$\left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 0 & 1 & 2 & 4 \\ 0 & 0 & 1 & 3 \end{array} \right] \rightarrow \left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 0 & 1 & 0 & -2 \\ 0 & 0 & 1 & 3 \end{array} \right]$$

(6) Restemos 2 veces la fila 2 a la fila 1; restemos 3 veces la fila 3 a la fila 1

$$\left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 2 & 3 & 9 \\ 0 & 1 & 0 & -2 \\ 0 & 0 & 1 & 3 \end{array} \right] \rightarrow \left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 0 & 3 & 13 \\ 0 & 1 & 0 & -2 \\ 0 & 0 & 1 & 3 \end{array} \right] \rightarrow \left[\begin{array}{ccc|c} 1 & 0 & 0 & 4 \\ 0 & 1 & 0 & -2 \\ 0 & 0 & 1 & 3 \end{array} \right]$$

Por tanto, la solución del sistema es $x_1 = 4$, $x_2 = -2$, $x_3 = 3$.

El anterior sistema de ecuaciones tenía una solución única. Cuando esto ocurre decimos que el sistema es determinado. A veces ocurre que el sistema admite infinitas soluciones; en este caso decimos que el sistema es indeterminado. Finalmente, también puede ocurrir que el sistema no tenga solución, en cuyo caso decimos que se trata de un sistema inconsistente. En general, para que un sistema sea determinado es necesario, aunque no suficiente, que conste de tantas ecuaciones como incógnitas (más información en Grossman 1996). Esto es fácil de entender con un ejemplo de un sistema de dos ecuaciones, las cuales se representan como rectas en el plano. Estas dos rectas se pueden cruzar (dos ecuaciones independientes y dos incógnitas, sistema determinado), pueden coincidir (una única ecuación independiente, sistema indeterminado) o pueden ser paralelas (no hay solución, sistema inconsistente).

Problema 16.19. Solucionar el siguiente sistema de ecuaciones lineales

$$\begin{aligned} 3 \cdot x_1 + 2 \cdot x_2 &= 7 \\ 6 \cdot x_1 + 4 \cdot x_2 &= 14 \end{aligned}$$

Solución. Construyamos la matriz aumentada del sistema

$$\left[\begin{array}{cc|c} 3 & 2 & 7 \\ 6 & 4 & 14 \end{array} \right]$$

Restemos 2 veces la primera fila a la segunda

$$\left[\begin{array}{cc|c} 3 & 2 & 7 \\ 0 & 0 & 0 \end{array} \right]$$

Con lo que nos quedamos con una sola ecuación, $3 \cdot x_1 + 2 \cdot x_2 = 7$, por lo que el sistema admite muchas soluciones; de hecho infinitas soluciones, ya que

$$x_1 = \frac{7 - 2 \cdot x_2}{3}$$

y cualquier par de números x_1, x_2 que cumpla la ecuación anterior es una solución del sistema. Por ejemplo, $x_2 = 1$, $x_1 = 5/3$, o $x_2 = 2$, $x_1 = 1$ son soluciones. Las dos rectas de este problema son en realidad la misma recta.

Problema 16.20. Solucionar el siguiente sistema de ecuaciones lineales

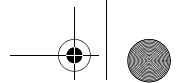
$$\begin{aligned} 3 \cdot x_1 + 2 \cdot x_2 &= 2 \\ 6 \cdot x_1 + 4 \cdot x_2 &= 14 \end{aligned}$$

Solución. Construyamos la matriz aumentada del sistema

$$\left[\begin{array}{cc|c} 3 & 2 & 2 \\ 6 & 4 & 14 \end{array} \right]$$

Restemos 2 veces la primera fila a la segunda

$$\left[\begin{array}{cc|c} 3 & 2 & 2 \\ 0 & 0 & 10 \end{array} \right]$$



Lo cual lleva a la situación absurda de que $0 \cdot x_1 + 0 \cdot x_2 = 10$. Las dos ecuaciones anteriores corresponden a dos rectas paralelas en el plano, las cuales no se cortan, por lo que el sistema no tiene solución.

Problema 16.21. Solucionar el siguiente sistema de ecuaciones lineales

$$2 \cdot x_1 + 4 \cdot x_2 + 6 \cdot x_3 = 18$$

$$4 \cdot x_1 + 5 \cdot x_2 + 6 \cdot x_3 = 24$$

$$8 \cdot x_1 + 10 \cdot x_2 + 12 \cdot x_3 = 30$$

Problema 16.22. Solucionar el siguiente sistema de ecuaciones lineales

$$2 \cdot x_1 + 4 \cdot x_2 + 6 \cdot x_3 = 18$$

$$4 \cdot x_1 + 5 \cdot x_2 = 24$$

$$2 \cdot x_1 + 7 \cdot x_2 + 12 \cdot x_3 = 0$$

Problema 16.23. Solucionar el siguiente sistema de ecuaciones lineales

$$2 \cdot x_2 + 5 \cdot x_3 = 6$$

$$x_1 - 2 \cdot x_3 = 4$$

$$2 \cdot x_1 + 4 \cdot x_2 = -2$$

Problema 16.24. Solucionar el siguiente sistema de ecuaciones lineales

$$x_1 - 2 \cdot x_2 + x_3 + x_4 = 2$$

$$3 \cdot x_1 + 2 \cdot x_3 - 2 \cdot x_4 = -8$$

$$4 \cdot x_2 - x_3 - x_4 = 1$$

$$5 \cdot x_1 + 3 \cdot x_3 + x_4 = 0$$

Problema 16.25. La suma de las edades de tres personas es 161 años. La mayor tiene cuatro veces más años que la menor y el doble que la mediana. ¿Qué edades tienen estas personas?

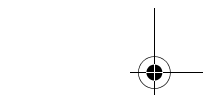
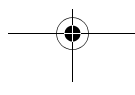
16.8. RESOLUCIÓN NUMÉRICA DE ECUACIONES DE UNA VARIABLE

A veces resulta difícil (o imposible) aislar la variable que nos interesa de una ecuación. Sea por ejemplo la siguiente ecuación

$$x \cdot \log x = 2$$

Si intentamos eliminar el logaritmo nos aparece una función exponencial, con lo que nada ganamos. Sin embargo, si representamos gráficamente la función $y = x \cdot \log x$ queda claro que la función existe para $x > 0$ y que en algún momento toma el valor de 2, por lo que la ecuación debe tener solución. Para resolver este tipo de situaciones debemos recurrir al cálculo numérico, la rama de la matemática que trata de cómo encontrar soluciones aproximadas (pero precisas) a las ecuaciones. En realidad, la mayoría de problemas matemáticos con interés aplicado no permiten una solución analítica, por lo que se deben aproximar numéricamente.

En este apartado trataremos un único método de solución numérica de ecuaciones, el método de la bisección. Este método se basa en el teorema del valor medio, el cual establece que toda función continua f en un intervalo cerrado $[a, b]$ toma todos los valores que se hallan entre $f(a)$ y $f(b)$. En caso de que $f(a)$ y $f(b)$ tengan signos opuestos ($f(a) \cdot f(b) < 0$), el valor 0 será uno de los valores intermedios entre $f(a)$ y $f(b)$, por lo que con certeza existe un valor p en $[a, b]$ que cumple $f(p) = 0$. Este valor p será pues una solución (pueden haber más) de la ecuación $f(x) = 0$.



El método de la bisección consiste en lo siguiente: elegimos un intervalo $[a, b]$ tal que en él la función de interés es continua y $f(a) \cdot f(b) < 0$. A continuación calculamos el valor medio m del intervalo $[a, b]$ y evaluamos $f(m)$. Si $f(m) = 0$ ya tenemos la solución. Si no lo es, averiguamos si el cambio de signo ocurre entre $f(a)$ y $f(m)$ o entre $f(m)$ y $f(b)$. Definimos el nuevo intervalo $[a, b]$ como $[a, m]$ o como $[m, b]$, según donde ocurra el cambio de signo. Repetimos el proceso con este nuevo intervalo de modo que vamos encerrando la solución en un intervalo cada vez menor, hasta alcanzar la precisión deseada. Veámoslo con un ejemplo.

Problema 16.26. Encontrar la raíz de la ecuación $f(x) = x \cdot \log x - 2$ por el método de la bisección.

Solución. En primer lugar observemos que la función sólo existe para $x > 0$ y que es continua en el intervalo $(0, \infty)$. A continuación debemos buscar un intervalo $[a, b]$ en el que la función cambie de signo. Observemos que $f(1) < 0$ y que $f(10) > 0$, por lo que podemos empezar con el intervalo $[1, 10]$. El teorema del valor medio nos asegura que en este intervalo existe un valor p para el cual $f(p) = 0$. Evaluemos la ecuación en el punto medio del intervalo ($m = 5,5$): $f(5,5) = 2,07199$. Puesto que $f(m) > 0$ sustituimos b por m , con lo que el intervalo que queda es $[1, 5,5]$. El nuevo punto medio es $m = 3,25$, y $f(3,25) = -0,336379$. Puesto que $f(m) < 0$ sustituimos a por m , con lo que el intervalo es $[3,25, 5,5]$. El nuevo punto medio es $m = 4,375$, y $f(4,375) = 0,804279$. Puesto que $f(m) > 0$ sustituimos b por m , con lo que el nuevo intervalo es $[3,25, 4,375]$. En estos momentos sabemos que la solución es algún punto del intervalo $[3,25, 4,375]$, con lo que la precisión de nuestra solución es de $4,375 - 3,25 = 1,125$. A cada nuevo paso de este algoritmo vamos acotando más y más la solución; en la práctica nos detendremos cuando hayamos alcanzado la precisión deseada. En nuestro caso, después de 30 iteraciones sabemos que la solución se encuentra en el intervalo $[3,597285014, 3,59728503]$, con lo que la precisión alcanzada es ya de $1,7 \cdot 10^{-8}$. En un punto de este intervalo la función $f(x)$ vale exactamente 0. Los cálculos se pueden acelerar mucho usando una hoja de cálculo.

Problema 16.27. ■ Buscar la solución de las siguientes ecuaciones en el intervalo indicado con un error inferior a 10^{-5} :

- (a) $x - 2^{-x} = 0$ en $[0, 1]$
 (b) $e^x - x^2 + 3 \cdot x - 2 = 0$ en $[0, 1]$
 (c) $2 \cdot x \cdot \cos(2 \cdot x) - (x + 1) \cdot 2 = 0$ en $[-1, 0]$

Problema 16.28. Encontrar una aproximación de la raíz cuadrada de 3 correcta con una exactitud de 10^{-4} usando el método de la bisección.

16.9. PROBABILIDAD DE SUCESOS ELEMENTALES Y DE SUCESOS COMPUESTOS

Definamos un suceso elemental como el resultado, reconocible y bien definido, de un proceso determinado. Por ejemplo: (1) obtener un 4 si tiramos un dado; (2) un ratón es cazado por una rapaz; (3) un individuo de una población que se está estudiando cumple su primer aniversario. El conjunto de todos los sucesos elementales constituye el espacio muestral Ω . En el caso de los ejemplos anteriores Ω vale:

- (1) $\Omega = \{1, 2, 3, 4, 5, 6\}$
 (2) $\Omega = \{\text{el ratón es cazado, el ratón no es cazado}\}$
 (3) $\Omega = \{\text{el individuo cumple el primer aniversario, el individuo muere antes del primer año}\}$

Un suceso elemental no debe confundirse ni solaparse con ningún otro suceso elemental. En el primer ejemplo no suele haber duda sobre el resultado de tirar un dado; en el segundo es posible que nos queden dudas (quizás el ratón es herido pero puede escapar, por ejemplo); en el último caso parece fácil decidir entre si un individuo cumple o no el primer aniversario, pero ¿y si perdemos de vista al individuo en cuestión, porque se esconde o ha emigrado?

La probabilidad P de un suceso elemental x_i se puede determinar empíricamente realizando muchas veces el experimento y contando el número de veces que ocurre cada suceso elemental

$$P(x_i) = \frac{\text{número de veces que se observa } x_i}{\text{número de veces que se realiza el experimento}}$$



De la definición anterior se deduce que la probabilidad de un suceso es un número real comprendido entre 0 y 1. Intuitivamente, aunque no es tan fácil y de hecho se acepta como un axioma, también se ve que si hay n sucesos elementales, la suma de las probabilidades de todos ellos debe ser la unidad

$$0 \leq P(x_i) \leq 1; \quad \sum_{i=1}^n P(x_i) = 1$$

En nuestros tres casos anteriores podríamos tener, por ejemplo:

$$P(\text{sacar un 4 con el dado}) = \frac{140 \text{ veces sale un 4}}{895 \text{ veces que se tira el dado}} \approx 0,156$$

$$P(\text{el ratón sea cazado}) = \frac{56 \text{ veces el ratón es capturado por la rapaz}}{235 \text{ observaciones de ataques de rapaces a ratones}} \approx 0,238$$

$$P(\text{alcanzar el primer aniversario}) = \frac{350 \text{ individuos alcanzan un año de vida}}{1500 \text{ individuos nacidos}} \approx 0,233$$

Para que nuestra estima de la probabilidad, $P(x_i)$, pueda considerarse fiable el experimento debe realizarse muchas veces. Una vez se conocen las probabilidades de los sucesos elementales, podemos usarlas para medir la probabilidad de sucesos más complicados, los cuales denominaremos sucesos compuestos. En general, las probabilidades de sucesos compuestos se calculan a partir de sumas o multiplicaciones de probabilidades de sucesos elementales.

Supongamos que tenemos dos sucesos elementales, A y B. Entonces, la probabilidad de que ocurra alguno de los dos (A o B) es la suma de las probabilidades de A y de B,

$$P(A \text{ o } B) = P(A \cup B) = P(A) + P(B)$$

Por ejemplo, la probabilidad de sacar un número par al tirar un dado vale

$$P(\text{par}) = P(2 \text{ o } 4 \text{ o } 6) = P(2) + P(4) + P(6) = \frac{1}{6} + \frac{1}{6} + \frac{1}{6} = \frac{1}{2}$$

La probabilidad de que ocurran los dos sucesos a la vez (A y B) es el producto de las probabilidades de A y de B,

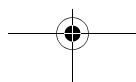
$$P(A \text{ y } B) = P(A \cap B) = P(A) \cdot P(B)$$

Por ejemplo, la probabilidad de sacar un doble 5 al tirar dos dados a la vez vale

$$P(\text{doble } 5) = P(5 \text{ y } 5) = P(5) \cdot P(5) = \frac{1}{6} \cdot \frac{1}{6} = \frac{1}{36}$$

Las afirmaciones anteriores acerca del cálculo de $P(A \text{ o } B)$ y de $P(A \text{ y } B)$ se aplican no sólo al caso en que A y B sean sucesos elementales, sino también cuando A y B son sucesos compuestos pero mutuamente excluyentes entre sí (es imposible que A y B ocurran a la vez). Por supuesto, dos sucesos elementales son siempre mutuamente excluyentes entre sí.

Un método que suele ser muy útil para el cálculo de probabilidades de sucesos compuestos como los anteriores consiste en construir un árbol de probabilidades. Veámoslo con un ejemplo.



Problema 16.29. En las personas, de cada 100 nacimientos, aproximadamente, 51 son niños y 49 niñas. ¿Cuál es la probabilidad de que una madre de tres hijos lo sea de 2 niños y de una niña? ¿Cuál es la probabilidad de que los tres hijos sean del mismo sexo?

Solución. A partir del enunciado podemos definir dos sucesos elementales, con probabilidades $P(\text{niño}) = 0,51$ y $P(\text{niña}) = 0,49$. A continuación construyamos un árbol de probabilidad secuencialmente (el árbol se puede construir como tal árbol, con flechas, o bien, como hacemos aquí, en una tabla con todas las posibles combinaciones). El primer hijo puede ser niño o niña, con las probabilidades anteriores; después de cada posibilidad añadimos el segundo hijo, que también podrá ser niño o niña, con las mismas probabilidades; finalmente hacemos lo mismo con el tercer hijo. Siguiendo los brazos del árbol tenemos todas las posibilidades. Por ejemplo, si suponemos independiente el sexo de cada hijo, la probabilidad de tener tres niños es el producto de las tres probabilidades individuales; es decir $0,51 \cdot 0,51 \cdot 0,51 = 0,1327$. Lo mismo se puede hacer para cada uno de los 8 casos. Puesto que estos 8 casos son todos los posibles, la suma de las probabilidades de todos ellos es la unidad.

Primer hijo	Segundo hijo	Tercer hijo	Probabilidad de cada combinación
niño	niño	niño	$P(\text{niño, niño, niño}) = 0,51 \cdot 0,51 \cdot 0,51 = 0,1327$
niño	niño	niña	$P(\text{niño, niño, niña}) = 0,51 \cdot 0,51 \cdot 0,49 = 0,1274$
niño	niña	niño	$P(\text{niño, niña, niño}) = 0,51 \cdot 0,49 \cdot 0,51 = 0,1274$
niño	niña	niña	$P(\text{niño, niña, niña}) = 0,51 \cdot 0,49 \cdot 0,49 = 0,1225$
niña	niño	niño	$P(\text{niña, niño, niño}) = 0,49 \cdot 0,51 \cdot 0,51 = 0,1274$
niña	niño	niña	$P(\text{niña, niño, niña}) = 0,49 \cdot 0,51 \cdot 0,49 = 0,1225$
niña	niña	niño	$P(\text{niña, niña, niño}) = 0,49 \cdot 0,49 \cdot 0,51 = 0,1225$
niña	niña	niña	$P(\text{niña, niña, niña}) = 0,49 \cdot 0,49 \cdot 0,49 = 0,1176$
			SUMA = 1,0

La probabilidad de tener dos niños y una niña se calcula fácilmente como

$$P(2 \text{ niños y } 1 \text{ niña}) = P(\text{niño, niño, niña}) + P(\text{niño, niña, niño}) + P(\text{niña, niño, niño}) = 0,1274 + 0,1274 + 0,1274 = 0,382$$

La probabilidad de tener los tres hijos del mismo sexo será

$$P(3 \text{ hijos del mismo sexo}) = P(3 \text{ niños}) + P(3 \text{ niñas}) = 0,1327 + 0,1176 = 0,250$$

La construcción del árbol o de la tabla puede ser algo engorrosa en ocasiones, pero una vez finalizada es fácil contestar todas las preguntas que se nos planteen, ya que tenemos calculadas las probabilidades de todos los sucesos compuestos posibles.

Problema 16.30. Al tirar dos dados, (a) ¿cuál es la probabilidad de que sumen 7? (b) ¿Y de que sumen 9?

Problema 16.31. La probabilidad de que una bombilla de la marca ACME sea defectuosa es de 0,01. Elegimos tres bombillas de un lote de gran tamaño; (a) ¿cuál es la probabilidad de que las tres sean defectuosas? (b) ¿y de que lo sea al menos una de las tres?

Problema 16.32. Se reparten cartas de una baraja española (de 48 cartas). La primera es un rey, la segunda también, ¿cuál es la probabilidad de que la tercera también lo sea?

Problema 16.33. ♠ En el mus, ¿cuál es la probabilidad de tener medias de reyes en el primer reparto de cartas?

16.10. PROBABILIDAD CONDICIONADA Y TEOREMA DE BAYES

Sea $P(A|B)$ la probabilidad del suceso A habiendo sucedido previamente el suceso B. Este valor se denomina la probabilidad de A condicionada a B, y se calcula como

$$P(A|B) = \frac{P(A \cap B)}{P(B)}$$

Si reordenamos la ecuación anterior obtenemos una expresión general para calcular la probabilidad de la intersección de dos sucesos, independientemente de si éstos son independientes o no

$$P(A \cap B) = P(A|B) \cdot P(B) = P(B|A) \cdot P(A)$$

A partir de las dos ecuaciones anteriores se deriva el teorema de Bayes

$$P(A|B) = \frac{P(A \cap B)}{P(B)} = \frac{P(B|A) \cdot P(A)}{P(B \cap A) + P(B \cap A^C)} = \frac{P(B|A) \cdot P(A)}{P(B|A) \cdot P(A) + P(B|A^C) \cdot P(A^C)}$$

donde A^C indica el complementario de A, por lo que $P(A) + P(A^C) = 1$.

Problema 16.34. Se saca una carta de un baraja española (de 48 cartas) y resulta ser de copas, ¿cuál es la probabilidad de que sea un as?

Solución. Este problema se puede responder simplemente considerando que el espacio muestral Ω sólo contiene las cartas del palo de copas. Sin embargo, ahora lo resolveremos con la fórmula de la probabilidad condicionada. Definamos:

$$\begin{aligned} P(\text{sacar una copa}) &= P(C) = 1/4 \\ P(\text{sacar un as}) &= P(A) = 1/12 \\ P(\text{sacar el as de copas}) &= P(A \cap C) = 1/48 \end{aligned}$$

Por tanto

$$P(A|C) = \frac{P(A \cap C)}{P(C)} = \frac{1/48}{1/4} = \frac{1}{12}$$

Problema 16.35. La urna U_1 contiene 3 bolas azules y 2 rojas y la urna U_2 2 bolas azules y 5 rojas. Se tira una moneda perfecta y, si sale cara, se retira una bola al azar de la urna U_1 y, si sale cruz, de la urna U_2 . La bola resulta ser azul. ¿Cuál es la probabilidad de que se haya extraído de la urna U_1 ?

Solución. Definamos las siguientes probabilidades:

$$\begin{aligned} \text{probabilidad de elegir la urna } U_1 &= P(U_1) = 1/2 \\ \text{probabilidad de elegir la urna } U_2 &= P(U_2) = 1/2 \\ \text{probabilidad de sacar una bola azul habiendo elegido previamente la urna } U_1 &= P(A|U_1) = 3/5 \\ \text{probabilidad de sacar una bola azul habiendo elegido previamente la urna } U_2 &= P(A|U_2) = 2/7 \end{aligned}$$

Ahora ya podemos aplicar el teorema de Bayes. Para ello basta con darse cuenta de que el complementario de U_1 es U_2 , ya que si no sacamos la bola de la urna U_1 lo haremos obligatoriamente de la urna U_2 . Con lo cual ya podemos calcular la probabilidad de que la urna elegida haya sido U_1 sabiendo que la bola extraída ha sido azul

$$P(U_1|A) = \frac{P(A|U_1) \cdot P(U_1)}{P(A|U_1) \cdot P(U_1) + P(A|U_2) \cdot P(U_2)} = \frac{\frac{3}{5} \cdot \frac{1}{2}}{\frac{3}{5} \cdot \frac{1}{2} + \frac{2}{7} \cdot \frac{1}{2}} = \frac{\frac{3}{10}}{\frac{3}{10} + \frac{1}{7}} = \frac{21}{31} \approx 0,68$$

Problema 16.36. En una cierta población un 10% de los individuos alcanza los 5 años de edad y un 2% por ciento alcanza los 10 años. Tomemos un individuo que acaba de cumplir su quinto aniversario, ¿cuál es la probabilidad de que cumpla los 10 años?

Problema 16.37. Una enfermedad rara afecta a una de cada 100.000 personas. Se dispone de un test para detectarla que da positivo con una probabilidad de 0,99 si el paciente tiene la enfermedad, pero que también da positivo con una probabilidad de 0,01 si el paciente no la tiene (falsos positivos). Suponer que se somete una persona a este test y sale positivo. ¿Cuál es la probabilidad de que efectivamente esa persona padezca la enfermedad?

16.11. DISTRIBUCIÓN Y MEDIDAS DE CENTRALIDAD Y DE DISPERSIÓN DE UNA VARIABLE

Resolver problemas en ecología implica casi siempre medir alguna variable. En general las medidas presentan una cierta variabilidad, debida tanto a errores experimentales como a las diferencias inherentes entre los individuos estudiados. Si representamos la distribución de frecuencias de los valores medidos de una cierta variable aleatoria observaremos que ésta presenta normalmente una forma bien definida, asignable a una determinada distribución estadística. La distribución más conocida, y una de las más frecuentes, es la **normal**; pero hay muchas otras. Aunque no entraremos aquí en detalles sobre las distribuciones estadísticas, recomendamos al lector que consulte un texto general de estadística, puesto que casi todos los tests que se presentan a continuación realizan suposiciones específicas sobre la distribución de la variable estudiada.

Debido a la variabilidad expuesta en el párrafo anterior, normalmente deberemos tomar muchas medidas para poder caracterizar adecuadamente una variable ecológica. Conviene resumir estas observaciones en uno o pocos valores, que denominamos estadísticos. Los estadísticos son funciones de la muestra y se usan para estimar los parámetros correspondientes de la población entera, dado que normalmente no será posible medir todos los individuos que la componen. Aquí usamos población en el sentido estadístico; es decir, como la colección de todas las observaciones posibles del fenómeno de interés. Los estadísticos más comunes son los de centralidad (o localización) y los de dispersión.

Estadísticos de centralidad. Los principales son la **media aritmética** y la **mediana**. La media aritmética de una variable Y de la cual se han realizado n observaciones (Y_i) se calcula como

$$\bar{Y} = \frac{\sum_{i=1}^n Y_i}{n}$$

A este valor se le conoce como media aritmética muestral de la variable aleatoria Y . El calificativo muestral se añade para diferenciar este valor de la media poblacional μ , parámetro de la variable aleatoria que se desconoce. Si las n observaciones se han realizado aleatoriamente y las muestras son independientes unas de otras, el valor de la media muestral tiende al de la media poblacional, y tanto más lo hará cuanto mayor sea el número de muestras (n).

La mediana es otro estadístico de centralidad, el cual se define como el valor de la variable que tiene tantas observaciones por encima como por debajo. Para calcular la mediana hay que ordenar previamente las n observaciones y ver cual de ellas separa el 50% de las mismas a cada lado.

Es preferible utilizar la mediana a la media cuando la variable presenta valores extremos.

Estadísticos de dispersión. Los principales son la **variancia** y la **desviación típica** (o **estándar**). La variancia σ^2 de una variable aleatoria Y es una medida de cuan alejadas están las observaciones individuales Y_i de la media μ . Se calcula como la esperanza (el valor medio) del cuadrado de la diferencia de las observaciones con respecto a la media. Sin embargo, como en la práctica se suele desconocer el valor de μ , la variancia poblacional se suele estimar utilizando la variancia muestral s^2 , a partir de

$$s^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (Y_i - \bar{Y})^2}{n - 1}$$

Obsérvese que el denominador de la expresión anterior contiene $n - 1$ y no n ; esto es así porque de esta forma se obtiene un estimador no sesgado de σ^2 , cosa que no ocurre cuando se utiliza n .

La desviación típica (o estándar) muestral (s) es la raíz cuadrada de la variancia muestral

$$s = \sqrt{s^2}$$

Muchas calculadoras proporcionan la media, la mediana, la variancia y la desviación típica de una serie de observaciones de una variable. Las hojas de cálculo, como Excel, permiten calcular estos estadísticos con facilidad, bien aplicando las fórmulas que acabamos de ver, bien utilizando funciones específicas, como veremos en el siguiente ejemplo.

Problema 16.38. Calcular la media y la desviación típica de la altura de 10 personas, cuyas alturas individuales (en cm) son {172, 189, 169, 171, 188, 176, 178, 190, 178, 170}.

Solución

- (1) Introduzcamos en las casillas A2 a A11 las alturas (en cm) de las 10 personas.
- (2) Situemos el cursor en una casilla vacía, B2 por ejemplo, y escribamos en ella: “= PROMEDIO(A2:A11)”.
- (3) Situemos el cursor en otra casilla, C2 por ejemplo, y escribamos: “= DESVEST(A2:A11)”.

Con ello habremos obtenido la media y la desviación típica de las 10 observaciones en las casillas B2 (178,10 cm) y C2 (8,16 cm), respectivamente.

	A	B	C	D	E	F
1	Altura	Media	Desv. estándar			
2	172	178,10	8,16			
3	189					
4	169					
5	171					
6	188					
7	176					
8	178					
9	190					
10	178					
11	170					

Problema 16.39. Calcular la media, la mediana, la variancia y la desviación típica de la longitud del cuerpo (en mm) de dos especies de coccinélidos (Coleoptera) muestreados en copas de cítricos.

<i>Rodolia cardinalis</i>	3,3	3,5	3,0	3,4	3,2	3,5	3,0	3,4	3,5	3,7
<i>Adalia decempunctata</i>	4,9	4,2	4,2	3,9	3,8	4,2	5,0	3,4	4,1	3,9

16.12. TIPOS DE VARIABLES ALEATORIAS Y CONTRASTE DE HIPÓTESIS

En general el estudio de un problema ecológico implica la formulación de una hipótesis y la realización de unas medidas u observaciones que utilizaremos para testarla (capítulo 1). Las hipótesis se ponen a prueba mediante unos métodos estadísticos que se conocen con el nombre genérico de contraste de hipótesis. El método más adecuado a cada caso dependerá, en primer lugar, del tipo de variable que hayamos medido. Distinguiamos entre:

- (1) **Variables continuas.** Son aquellas que pueden presentar cualquier valor dentro de un cierto rango (como la altura, el peso, etc.). Matemáticamente se trata de números reales.
- (2) **Variables discretas o discontinuas.** Son aquellas que sólo pueden tomar determinados valores dentro de su rango (por ejemplo, el número de hojas o el número de individuos en una población). Matemáticamente se trata de números enteros. Las variables discretas y las variables continuas se conocen en su conjunto como **variables cuantitativas**, y son medibles y se pueden resumir con los estadísticos que hemos visto en el apartado anterior.
- (3) **Variables cualitativas o categóricas.** Son aquellas cuyos valores corresponden a diferentes categorías no numéricas, las cuales pueden o no presentar un orden inherente (por ejemplo, color, sexo o profesión).

Una vez se ha formulado una hipótesis sobre un determinado fenómeno, el siguiente paso es tratar la información numérica recogida de tal forma que nos permita concluir en términos probabilísticos si, de acuerdo con los datos, la hipótesis inicial queda aceptada o rechazada. Este proceso se conoce con el nombre de **contraste de hipótesis**, y en él se distinguen varias fases:

- (1) Establecimiento de la hipótesis nula (H_0) y de su contrario, la hipótesis alternativa (H_1).
- (2) Fijación de la magnitud del error que estamos dispuestos a cometer (nivel de significación del test).
- (3) Elección y cálculo del estadístico de prueba.
- (4) Obtención de la región de aceptación.
- (5) Comprobación de la presencia o no del estadístico de prueba en la región de aceptación.

Las conclusiones de cualquier procedimiento estadístico están sujetas a ciertos errores inherentes a todo análisis basado en un muestreo. La virtud de la estadística es, precisamente, que nos permite conocer la magnitud de estos errores. Los errores pueden ser básicamente de dos tipos: el **error de tipo I** es el que se comete cuando, siendo la H_0 cierta, el procedimiento estadístico nos lleva a rechazarla. La probabilidad de no cometer este error se conoce con el nombre de **nivel de significación** o P . El **error de tipo II** es el que se comete cuando el procedimiento nos lleva a aceptar H_0 cuando en realidad ésta no es cierta. La probabilidad de no cometer este error se conoce con el nombre de **potencia del test**. Aunque lo deseable sería definir las regiones de aceptación y rechazo para minimizar los errores de tipo I y de tipo II simultáneamente, esto no es posible, ya que las probabilidades de ambos errores están inversamente relacionadas. En la tabla siguiente se presentan los tests estadísticos básicos según el tipo de variables implicadas.

Variabes	Cualitativa (2 valores)	Cualitativa (> 2 valores)	Cuantitativa
Cualitativa (2 valores)	χ^2	χ^2	t Student
Cualitativa (>2 valores)	χ^2	χ^2	ANOVA
Cuantitativa	t Student	ANOVA	Regresión

En los apartados que siguen trataremos sucintamente los test de la t de Student, de la χ^2 y de regresión. El lector interesado puede encontrar una introducción al análisis de la variancia (ANOVA) en cualquier libro de estadística básica (Sokal & Rohlf 1995; Moore 1998; Cuadras 2000; Gotelli & Ellison 2004).

16.13. COMPARACIÓN DE MEDIAS CON LA t DE STUDENT

Supongamos que deseamos saber si dos poblaciones, A y B, de una especie difieren en alguna característica; su longitud X , por ejemplo. Estas dos poblaciones estarán caracterizadas por unas medias poblacionales que desconocemos (μ_A y μ_B) y por unas desviaciones típicas poblacionales que también desconocemos (σ_A y σ_B). Para saber si μ_A y μ_B son realmente (estadísticamente) distintas se procede de la siguiente forma:

- (1) Se mide la variable X en n_A muestras de la población A y n_B muestras de la población B.
- (2) Se calculan las medias (\bar{X}_A y \bar{X}_B) y desviaciones típicas muestrales (s_A y s_B) de las dos poblaciones.

(3) Se establece la hipótesis nula y la hipótesis alternativa,

$$H_0: \mu_A = \mu_B$$

H_1 , hay tres tipos de contraste (debemos elegir según que deseemos evaluar en cada caso):

– derecha, $H_1: \mu_A > \mu_B$

– izquierda, $H_1: \mu_A < \mu_B$

– bilateral, $H_1: \mu_A$ distinto a μ_B .

(4) Se fija el nivel de significación (a menudo se toma $\alpha = 0,05$, correspondiente a un 95% de confianza en el resultado del test).

(5) Se calcula el estadístico t como

$$t = \frac{(\bar{X}_A - \bar{X}_B)}{\sqrt{\frac{s_A^2}{n_A} + \frac{s_B^2}{n_B}}}$$

(6) Se determina la región de aceptación buscando en la tabla estadística correspondiente el valor de t_α con gl grados de libertad, donde gl es el menor de los valores $(n_A - 1)$ y $(n_B - 1)$. El valor de t_α se puede también obtener con la función DISTR.T.INV(α , gl) de Excel. Según el tipo de H_1 que hayamos tomado, la región de aceptación es la siguiente:

– derecha, se rechaza H_0 si $t > t_\alpha$

– izquierda, se rechaza H_0 si $t < -t_\alpha$

– bilateral, se rechaza H_0 si $|t| > t_{\alpha/2}$.

(7) También se puede buscar directamente el valor de significación P de la t calculada con la función de Excel DISTR.T(t ; gl ; c), donde t es el valor de t calculado, gl el número de grados de libertad, y c el número de colas de la distribución (una cola cuando nos preguntamos si una media es mayor o menor que la otra y dos colas cuando nos preguntamos si una media es distinta a la otra). El valor que proporciona DISTR.T(t ; gl ; c) es la significación P del test.

El test anterior requiere que las dos poblaciones se hayan muestreado aleatoriamente, que las muestras sean independientes unas de otras, y que la variable X siga una distribución normal en las dos poblaciones.

Problema 16.40. Se ha medido la producción de mandarinas (en kg) en 8 árboles en los que se impedía que las hormigas subieran a sus copas y en 8 árboles control. ¿Es superior la producción en los árboles experimentales que en los de control?

Árboles control (C)	13,9	12,5	26,2	14,5	25,6	8,9	7,1	7,3
Árboles sin hormigas (E)	11,8	40,9	15,8	8,7	35,5	31,2	19,5	23,4

Solución

(1) Calculemos con Excel las medias (\bar{X}_C y \bar{X}_E) y desviaciones típicas muestrales (s_C y s_E) de las dos poblaciones:

Tratamiento	\bar{X}	s
C	14,5	7,6
E	23,4	11,6

(2) Establezcamos la hipótesis nula y la hipótesis alternativa:

$$H_0: \mu_E = \mu_C$$

$$H_1: \mu_E > \mu_C$$

(3) Fijemos el nivel de significación a $\alpha = 0,05$.

(5) Calculemos el estadístico t como

$$t = \frac{(\bar{X}_E - \bar{X}_C)}{\sqrt{\frac{s_E^2}{n_E} + \frac{s_C^2}{n_C}}} = \frac{(23,4 - 14,5)}{\sqrt{\frac{11,6^2}{8} + \frac{7,6^2}{8}}} = \frac{8,9}{4,90} = 1,81$$

(6) Determinemos la región de aceptación. La función DISTR.T.INV(0,1; 7) de Excel proporciona un valor de t_α con 7 grados de libertad de $t_{0,1} = 1,89$ (usamos 0,1 y no 0,05 porque se trata de un test unilateral). Puesto que $t < t_\alpha$ aceptamos H_0 ; es decir, aunque en promedio los árboles experimentales parecen producir más, con los datos disponibles no podemos afirmar que esto sea cierto con una confianza del 95%.

(7) Con la función DISTR.T(1,81; 7; 1) obtenemos un nivel de significación $P = 0,057$, el cual nos indica que no estamos demasiado lejos de la significación habitual del 5%.

Problema 16.41. El mismo experimento ya se había llevado a cabo en el año anterior. ¿Hubo diferencias en esa ocasión entre los árboles control y los árboles experimentales?

Árboles control (C)	8,2	5,0	4,4	11,8	7,0	4,1	5,8	10,5
Árboles sin hormigas (E)	4,7	8,5	13,1	3,2	5,4	0,5	17,8	11,3

A veces las observaciones no son independientes sino que corresponden a medidas sucesivas tomadas en un mismo grupo de individuos. Un caso particular frecuente en ecología son las **medidas apareadas**. Supongamos, por ejemplo, que en un campo de cultivo establecemos 10 parcelas de 1 m² y que en ellas contamos el número de especies de malas hierbas. A continuación aplicamos un herbicida y al cabo de unos meses contamos de nuevo el número de especies de malas hierbas que hay en esas mismas parcelas. Para saber si el herbicida ha reducido el número de especies de malas hierbas no podemos utilizar el método descrito anteriormente, puesto que el número de especies antes y después del tratamiento en cada parcela han de estar necesariamente relacionados, lo que viola la suposición de independencia de las observaciones. En casos como éste el procedimiento a seguir es el siguiente:

(1) Sean X_i e Y_i los valores de una variable en cada uno de los n pares experimentales (antes y después del tratamiento, por ejemplo). Definamos D_i como la diferencia $X_i - Y_i$.

(2) Calculemos la media y la desviación típica de D (\bar{D} y s_D).

(3) Establezcamos la hipótesis nula y la hipótesis alternativa,

$$H_0: \mu_D = 0$$

H_1 , nuevamente hemos de elegir entre:

– derecha, $H_1: \mu_D > 0$

– izquierda, $H_1: \mu_D < 0$

– bilateral, $H_1: \mu_D$ distinto a 0.

(4) Fijemos el nivel de significación ($\alpha = 0,05$, por ejemplo).

(5) Calculemos el estadístico t como

$$t = \frac{\bar{D}}{s_D/\sqrt{n}}$$

(6) Determinamos la región de aceptación a partir del valor de t_α con $n - 1$ grados de libertad (p. ej., con la función DISTR.T.INV(α , $n - 1$) de Excel). Según el tipo de H_1 que hayamos tomado, la región de aceptación será:

– derecha, se rechaza H_0 si $t > t_\alpha$

– izquierda, se rechaza H_0 si $t < -t_\alpha$

– bilateral, se rechaza H_0 si $|t| > t_{\alpha/2}$.

Problema 16.42. Un grupo de 9 atletas se somete a un entrenamiento para mejorar su velocidad. La siguiente tabla presenta el tiempo en segundos empleado en recorrer una cierta distancia antes y después del entrenamiento. ¿Ha servido éste para mejorar la velocidad de los atletas?

Atleta	#1	#2	#3	#4	#5	#6	#7	#8	#9
Antes del entrenamiento	48,3	53,5	47,5	49,0	51,1	55,6	59,1	54,2	56,0
Después del entrenamiento	48,2	52,5	47,6	48,5	50,2	53,5	58,6	54,4	55,5

16.14. REGRESIÓN Y CORRELACIÓN: ASOCIACIÓN ENTRE DOS VARIABLES CONTINUAS

La regresión se utiliza para analizar la relación entre dos variables continuas. Supongamos que sospechamos que una variable Y depende de (o está relacionada con) otra variable X . La forma más simple de expresar esta relación es con una función lineal de Y respecto a X , del tipo:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 \cdot X$$

Este modelo tiene dos parámetros: la **pendiente** de la recta (β_1) y la **ordenada en el origen**; es decir, el valor de Y cuando $X = 0$ (β_0). En general, un conjunto de datos experimentales no se ajustará exactamente a una recta, puesto que, aunque el modelo sea cierto, existirá siempre una cierta variabilidad en las observaciones. Será imposible, pues, trazar una recta que pase por todos los puntos. Lo que buscaremos en estos casos será la recta que pase lo más cerca posible de las observaciones (es decir, que mejor las ajuste), lo cual implica minimizar una cierta función. La más utilizada es la suma de los cuadrados de las distancias de las coordenadas Y_i a la recta. A una recta que cumple esta característica la denominamos la recta de regresión por **mínimos cuadrados**. Los valores β_0 y β_1 se pueden obtener analíticamente y Excel los proporciona cuando se agrega una línea de tendencia a un gráfico.

Siempre es posible ajustar una recta de regresión por mínimos cuadrados a una nube de puntos (X_i, Y_i). Sin embargo, ¿cómo sabremos si la recta es realmente (estadísticamente) representativa de la relación? Para ello debemos acudir a otro estadístico, el coeficiente de correlación, R (o al coeficiente de determinación, que se define como el coeficiente de correlación al cuadrado, R^2). El coeficiente de correlación varía entre -1 y 1 (y R^2 entre 0 y 1). El valor de R^2 indica el porcentaje de la variancia de la variable Y explicado por la variable X y, por tanto, la bondad del ajuste de la recta a los puntos experimentales. Cuando $R^2 = 1$ el ajuste es perfecto (si $R = 1$ ambas variables son puntos de una recta de pendiente positiva y, si $R = -1$, de pendiente negativa), cuando $R^2 = 0$ no existe relación lineal alguna entre las variables X e Y . En casos intermedios, para saber si la correlación lineal es significativa debemos realizar el siguiente test:

(1) Se establece la hipótesis nula y la hipótesis alternativa:

$$H_0: R = 0$$

H_1 , como siempre debemos elegir entre:

– derecha, $H_1: R > 0$

– izquierda, $H_1: R < 0$

– bilateral, $H_1: R$ distinto a 0 .

(2) Se calcula el estadístico t como:

$$t = \frac{R \cdot \sqrt{n-2}}{\sqrt{1-R^2}}$$

(3) Se decide un nivel de significación (en general tomaremos $\alpha = 0,05$) y se obtiene el valor de t_α correspondiente con $n - 2$ grados de libertad (éste se puede obtener con la función DISTR.T.INV($\alpha, n - 2$) de Excel). Según el tipo de H_1 que estemos testando, tendremos:

- derecha, se rechaza H_0 si $t > t_\alpha$
- izquierda, se rechaza H_0 si $t < -t_\alpha$
- bilateral, se rechaza H_0 si $|t| > t_{\alpha/2}$.

Este test es equivalente a testar si la pendiente de la regresión (β_1) es distinta de cero. Obviamente una pendiente igual a cero implica que no existe relación (lineal) entre ambas variables.

Problema 16.43. Se sospecha que los mandarinos más grandes producen más cantidad de frutos. ¿Podemos aceptar la sospecha en base a estos datos de diámetro de troncos y producción de 12 mandarinos en el año 2005?

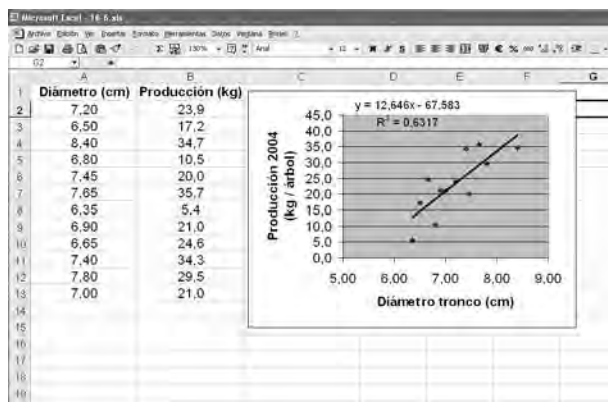
Diámetro (cm)	7,2	6,5	8,4	6,8	7,45	7,65	6,35	6,9	6,65	7,4	7,8	7,0
Producción (kg)	23,9	17,2	34,7	10,5	20,0	35,7	5,4	21,0	24,6	34,3	29,5	21,0

Solución. En este caso la hipótesis que deseamos testar es la siguiente:

$$H_0: R = 0$$

$$H_1: R > 0$$

Introduzcamos el diámetro del tronco en la columna A y la producción en la columna B de una hoja de Excel; representemos gráficamente la producción respecto al diámetro y agreguemos al gráfico una línea de tendencia (lineal) con la recta de regresión y el coeficiente R^2 correspondientes.



Por el aspecto del gráfico sí parece haber una relación entre el diámetro del árbol y su producción de mandarinas. Para comprobarlo calculemos el estadístico t :

$$t = \frac{R \cdot \sqrt{n-2}}{\sqrt{1-R^2}} = \frac{\sqrt{0,6317} \cdot \sqrt{12-2}}{\sqrt{1-0,6317}} = 4,14$$

Para un nivel de significación $\alpha = 0,05$, t_α con 10 grados de libertad vale 2,228 (obtenido con la función DISTR.T.INV($\alpha, n - 2$) de Excel). Por lo tanto, como $t > t_\alpha$, rechazamos H_0 y aceptamos H_1 : las dos variables están asociadas y lo están en el sentido que los árboles mayores producen, efectivamente, más mandarinas. La probabilidad de equivocarnos con la afirmación anterior es menor que 0,05. Podríamos afinar todavía más calculando la probabilidad que corresponde a una t de 4,14, con 10 grados de libertad y 1 cola. La función DISTR.T(4,14; 10; 1) de Excel proporciona un valor de $P =$

0,001. Ésta es pues la probabilidad de equivocarnos al considerar que existe una relación lineal entre ambas variables.

Todo lo que hemos visto para funciones lineales vale para otros tipos de funciones que, aunque no sean lineales, son fácilmente transformables en una función lineal,

$$\text{funciones exponenciales: } y = a \cdot e^{b \cdot x} \Rightarrow \ln y = \ln a + b \cdot x$$

$$\text{funciones potenciales: } y = a \cdot x^b \Rightarrow \ln y = \ln a + b \cdot \ln x$$

Vemos que las funciones exponenciales se convierten en una línea recta si representamos el logaritmo de y respecto de x , mientras que para linealizar una función potencial hay que tomar los logaritmos de ambas variables. Excel calcula los valores de los parámetros a y b anteriores cuando se ajusta una línea de tendencia exponencial o potencial a un conjunto de pares de datos.

Problema 16.44. ¿Podemos afirmar que existe una relación potencial entre la velocidad de vuelo y la longitud de los distintos animales voladores de la tabla siguiente? (Datos de varios autores, recopilados por MacMahon & Bonner 1986.)

Longitud (cm)	0,2	1,3	8,1	8,5	11	11	17	34	41	56	120	160
Velocidad (cm·s ⁻¹)	190	660	1120	1000	690	1200	2550	1560	2320	2280	1880	2280

16.15. EL TEST χ^2 PARA EL ANÁLISIS DE FRECUENCIAS

Algunas variables de interés ecológico toman valores no continuos o no cuantitativos: la presencia de una especie en un lugar determinado, por ejemplo. En el apartado anterior hemos visto como analizar la asociación entre dos variables continuas; ahora aprenderemos como hacerlo cuando éstas no lo son. Lo que queremos determinar en este caso es si las variables en cuestión son independientes entre sí. Para ello se comparan las frecuencias observadas de cada combinación de valores con las frecuencias teóricas esperadas si no existiera relación entre las variables. Dado que la probabilidad de que dos sucesos independientes ocurran simultáneamente es su producto, las frecuencias esperadas se obtienen multiplicando las frecuencias de los valores correspondientes para cada variable. Veámoslo con un ejemplo.

Problema 16.45. Un juego consiste en tirar un dado (par, impar) y tirar una moneda al aire (cara, cruz) simultáneamente. Se ha realizado este juego 1000 veces y se han obtenido los resultados que se presentan en la siguiente tabla. ¿Existe alguna asociación entre el resultado de tirar el dado y el de tirar la moneda?

	Sale cara	Sale cruz
Sale par	230	280
Sale impar	265	225

Solución. Si el dado y la moneda fueran perfectos esperaríamos haber obtenido 250 resultados de cada tipo. Sin embargo, puede que ni uno ni otra lo sean, por lo que en primer lugar debemos calcular las probabilidades de que salga cara y cruz con la moneda y de que salga par e impar con el dado. Para ello añadimos una fila y una columna a la tabla anterior donde pondremos las sumas de las filas y las columnas.

Frecuencias observadas	Sale cara	Sale cruz	SUMA
Sale par	230	280	510
Sale impar	265	225	490
SUMA	495	505	1000

Obtenemos las siguientes probabilidades empíricas: $P(\text{cara}) = 0,495$; $P(\text{cruz}) = 0,505$; $P(\text{par}) = 0,510$; $P(\text{impar}) = 0,490$. Si los resultados de tirar el dado y el de tirar la moneda fueran independientes el uno del otro tendríamos

$$P(\text{cara y par}) = P(\text{cara}) \cdot P(\text{par}) = 0,495 \cdot 0,510 = 0,252$$

Como hemos efectuado 1000 veces el experimento esperaríamos haber obtenido 252 veces el resultado cara y par. El resto de combinaciones se pueden calcular de forma análoga y con ellas y las frecuencias observadas se construye la siguiente tabla:

Dado	Moneda	Probabilidad si son independientes	Resultados esperados	Resultados observados	$(\text{obs} - \text{esp})^2/\text{esp}$
Par	Cara	$0,510 \cdot 0,495 = 0,252$	252	230	1,92
Par	Cruz	$0,510 \cdot 0,505 = 0,258$	258	280	1,88
Impar	Cara	$0,490 \cdot 0,495 = 0,243$	243	265	2,19
Impar	Cruz	$0,490 \cdot 0,505 = 0,247$	247	225	2,13
SUMA		1,0	1000	1000	8,12

El test que se plantea es el siguiente:

H_0 : El resultado de tirar el dado y el de tirar la moneda son independientes.

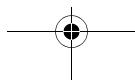
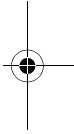
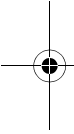
H_1 : El resultado de tirar el dado y el de tirar la moneda no son independientes el uno del otro.

El estadístico de contraste es la χ^2 , que ya se ha calculado en la tabla como

$$\chi^2 = \sum_{\text{todas las celdas}} \frac{(\text{observados} - \text{esperados})^2}{\text{esperados}} = 8,12$$

Intuitivamente se puede ver que este estadístico aumenta cuando los valores observados se alejan de los esperados. Para decidir si el valor obtenido es suficientemente grande como para considerar que las dos variables no son independientes debemos buscar el valor crítico de χ^2 en una tabla estadística (o utilizar la función correspondiente de Excel). En la χ^2 el número de grados de libertad es el producto $(N \text{ filas} - 1) \cdot (N \text{ columnas} - 1)$. En nuestro caso: $(2 - 1) \cdot (2 - 1) = 1$ grado de libertad. Para el valor obtenido de 8,12 con 1 grado de libertad Excel, con la función $\text{DIST.CHI}(8,12; 1)$, proporciona una significación $P = 0,0044$. Puesto que esta probabilidad es menor que 0,05 rechazamos la hipótesis nula (independencia de las dos variables) y concluimos que cuando sale par con el dado es más fácil que salga cruz con la moneda. La probabilidad de equivocarnos al afirmar que las dos variables están asociadas es muy baja, de 0,0044.

Problema 16.46. En julio de 2003 se muestrearon 101 trampas de caída en un campo de cítricos. En 2 de las trampas se encontraron a la vez *Formica rufibarbis* y *F. subrufa*, en 54 *F. rufibarbis* pero no *F. subrufa*, en 12 *F. subrufa* pero no *F. rufibarbis* y en 33 ninguna de las dos especies de *Formica*. ¿Podemos aceptar la hipótesis de que estas dos especies de *Formica* se distribuyen independientemente la una de la otra? (Datos inéditos de Espadaler *et. al.*)



BIBLIOGRAFÍA

- Al final de cada referencia se indica entre corchetes [...] el capítulo o capítulos en que se cita dicha referencia.
- Alstad, D. 2001. *Basic Populus models of ecology*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall. [Presentación, 5]
- Ariey, E., Duchemin, J.B., & Robert, V. 2003. Metapopulation concepts applied to falciparum malaria and their impacts on the emergence and spread of chloroquine resistance. *Infection, Genetics and Evolution* 2: 185-192. [7]
- Àvila, A., Bellot, J. & Piñol, J. 1999. Element budgets in catchments. In: Rodà, E., Gracia, C., Retana, J. & Bellot, J. (eds.) *Ecology of mediterranean evergreen oak forests*. Ecological Studies, 137. p. 283-296. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag. [14]
- Àvila, A. & Alarcón, M. 2003. Precipitation chemistry at a rural Mediterranean site: between anthropogenic pollution and natural emissions. *Journal of Geophysical Research* 108(D9): 4278 [15]
- Àvila, A. & Rodà, F. 2002. Assessing decadal changes in rainwater alkalinity at a rural Mediterranean site in the Montseny Mountains (NE Spain). *Atmospheric Environment* 36: 2881-2890. [14]
- Barracó, E., Parés, M., Prat, A. & Terradas, J. 1999. *Barcelona 1985-1999. Ecologia d'una ciutat*. Barcelona: Ajuntament de Barcelona. [12]
- Baz, A. & García-Boyeró, A. 1995. The effects of forest fragmentation on butterfly communities in central Spain. *Journal of Biogeography* 22: 129-140. [11]
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1999. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Beven, K.J. 2001. *Rainfall-runoff modelling. The primer*. Chichester, UK: Wiley. [1]
- Bialek, W. & Botstein, D. 2004. Introductory Science and Mathematics Education for 21st-Century Biologists. *Science* 303: 788-790. [Presentación]
- Boag, P.T. & Grant, P.R. 1981. Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galápagos. *Science* 214: 82-85. [3]
- Bormann, F.H. 1953. The statistical efficiency of sample plot size and shape in forest ecology. *Ecology* 34: 474-487. [3]
- Bormann, F.H. & Likens, G.E. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem*. New York: Springer-Verlag. [14]
- Bosch, J., Retana, J. & Cerdá, X. 1997. Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia* 109: 583-591. [9]
- Braun-Blanquet, J. & de Bolós, O. 1957. Les groupements végétaux du Bassin Moyen de l'Ebre et leur dynamique. *Anales de la estación experimental del Aula Dei*, 5: 1-266. [9]
- Breton, L.M. & Addicott, J.F. 1992. Density-dependent mutualism in an aphid-ant interaction. *Ecology* 73: 2175-2180. [8]
- Brotans, L. & Herrando, S. 2001. Factors affecting bird communities in fragments of secondary pine forests in the north-western Mediterranean basin. *Acta Oecologica* 22: 21-31. [11]
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* 124: 255-279. [3]
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. Chicago, IL: University of Chicago Press. [6]
- Brown, J.H. & Lomolino, M.V. 1989. On the nature of scientific revolutions: independent discovery of the equilibrium theory of island biogeography. *Ecology* 70: 1954-1957. [11]
- Brown, J.H., Whitham, T.G., Ernest, S.K.M. & Gehring, C.A. 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science* 293: 643-650. [8]
- Callaway, R.M. & Davis, F.W. 1993. Vegetation dynamics, fire, and the physical environment in Coastal Central California. *Ecology* 74: 1567-1578. [10]
- Carrascal, L.M., Díaz, J.A., Huertas, D.L. & Mozetich, I. 2001. Behavioral thermoregulation by treecreepers: trade-off between saving energy and reducing crypsis. *Ecology* 82: 1642-1654. [2]
- Carson, R. 1962. *Silent spring*. Boston, MA: Houghton Mifflin. [15]
- Catalan, J. 2000. Primary production in a high mountain lake: an overview from minutes to kiloyears. *Atti Associazione Italiana Oceanologia Limnologia* 13: 1-21. [13]
- Cerdá, X. & Retana, J. 1997. Links between worker polymorphism and thermal biology in a termophilic ant species. *Oikos* 78: 467-474. [2]
- Chalmers, A.F. 1999. *What is this thing called science?* (3rd ed.) Indianapolis, IN: Hackett Publishing Company, Inc. [1]
- Charlson, R.J., Warren, S.G., Lovelock, J.E. & Andreae, M.O. 1987. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature* 326: 655-661. [15]
- Christian, C.E. 2001. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature* 413: 635-639. [8]
- Chust, G., Ducrot, D., Riera, J.L. & Pretus, J.L. 1999. Characterizing human-modelled landscapes at a stationary state: a case study of Minorca, Spain. *Environmental Conservation* 26: 322-331. [10]

- Ciros-Pérez, J., Carmona, M.J. & Serra, M. 2001. Resource competition between sympatric sibling rotifer species. *Limnology and Oceanography* 46: 1511-1523. [8]
- Ciros-Pérez, J., Carmona, M.J. & Serra, M. 2002. Resource competition and patterns of sexual reproduction in sympatric sibling rotifer species. *Oecologia* 131: 35-42. [8]
- Civantos, E. & Forsman, A. 2000. Determinants of survival in juvenile *Psammodromus algirus* lizards. *Oecologia* 124: 64-72. [3]
- Clements, J.F. 2000. *Birds of the World: A checklist*. Temecula, CA: Ibis Publishing. [11]
- Cohen, J.E. 1994. Marine and Continental food webs: Three paradoxes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 343: 57-69. [13]
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310. [10]
- Connell, J.H., Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144. [10]
- Costanza, R., d'Arge, R., Groot, R. de, Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Nacem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. & Belt, M. van den. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260. [1]
- Cuadras, C.M. 1981. *Métodos de análisis multivariante*. Barcelona: Eunibar. [9]
- Cuadras, C.M. 2000. *Problemas de probabilidades y estadística. Vol 2, Inferencia estadística*. Barcelona: Ediciones Universidad de Barcelona. [16]
- Davidson, J. & Andrewartha, H.G. 1948. The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on the fluctuations in the size of a natural population of *Thrips imaginis*. *Journal of Animal Ecology* 17: 200-222. [2]
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41: 351-389. [13]
- Dayton, P.K., Robilliard, G.A., Paine, R.T. & Dayton, L.B. 1974. Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. *Ecological Monographs* 44: 105-128. [13]
- Dean, A.M. 1983. A simple model of mutualism. *The American Naturalist* 121: 409-417. [8]
- Díaz, M., Carbonell, R., Santos, T. & Tellería, J.L. 1998. Breeding bird communities in pine plantations of the Spanish plateau: biogeography, landscape and vegetation effects. *Journal of Applied Ecology* 35: 562-574. [11]
- Díaz-Delgado, R., Lloret, F., Pons, X. & Terradas, J. 2002. Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology* 83: 2293-2303. [10]
- Donovan, T.M. & Welden, C.W. 2002a. *Spreadsheet exercises in conservation biology and landscape ecology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. [16]
- Donovan, T.M. & Welden, C.W. 2002b. *Spreadsheet exercises in ecology and evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. [16]
- Ehrlich, P.R. 1968. *The population bomb*. New York: Ballantine Books. [4]
- Eggeling, W.J. 1947. Observations on the Ecology of the Budongo rain forest, Uganda. *Journal of Ecology* 34: 20-87. [10]
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. London: Sidwick & Jackson. [3]
- Elton, C. 1958. *The ecology of invasions by plants and animals*. London: Methuen. [3]
- Elton, C. & Nicholson, M. 1942. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology* 11: 215-244. [8]
- Eriksson, E. 1960. The yearly circulation of chloride and sulphur in nature; meteorological, geochemical and pedological implications. Part II. *Tellus* 12: 63-109. [15]
- Erwin, T.L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin* 36: 74-75. [9]
- Erwin, T.L. 1983. Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging. In: Sutton, S.L., Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (eds.) *Tropical rain forest: ecology and management*. p. 59-75. Oxford, UK: Blackwell. [9]
- Escarre, A., Rodà, F., Terradas, J. & Mayor, X. 1999. Nutrient distribution and cycling. In: Rodà, F., Gracia, C., Retana, J. & Bellot, J. (eds.) *Ecology of mediterranean evergreen oak forests*. Ecological Studies, 137. p. 253-269. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag. [14]
- Espadaler, X. & Rodà, F. 1984. Formigues de la Meda Gran (Girona) (Hymenoptera, Formicidae). *Arxius de la Secció de Ciències de l'Institut d'Estudis Catalans* 73: 245-254. [11]
- Estrada, J., Pedrocchi, V., Brotons, L. & Herrando, S. (eds.). 2004. *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya 1999-2002*. Bellaterra, Barcelona: Lynx Edicions. [11]
- Federer, C.A., Flynn, L.D., Martin, C.W., Hornbeck, J.W. & Pierce, R.S. 1990. *Thirty years of hydrometeorologic data at the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire*. General Technical Report NE-141. Radnor, PA: US Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station. [14]
- Fujiwara, M. & Caswell, H. 2001. Demography of the endangered North Atlantic right whale. *Nature* 414: 537-541. [6]
- Gallardo, A., Merino, J. 1993. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of Southwest Spain - influence of substrate quality. *Ecology* 74: 152-161. [13]
- Gaona, P., Ferreras, P. & Delibes, M. 1998. Dynamics and viability of a metapopulation of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Ecological Monographs* 68: 349-370. [4, 7]
- García, M.B. 2003. Demographic variability of a relict population of a critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conservation Biology* 17: 1672-1680. [6]
- García-Pausas, J., Casals, P. & Romanyà, J. 2004. Litter decomposition and faunal activity in Mediterranean forest soils: effects of N content and the moss layer. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 989-997. [13]
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227. [11]
- Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore, MD: Williams & Wilkins. [Prólogo, 8] Reeditado en 1971 por Dover Publ. Inc., New York.
- Gilpin, M.E. & Hanski, I. 1991. *Metapopulation dynamics. Empirical and theoretical investigations*. London: Academic Press. [7]

- Gómez, C. & Espadaler, X. 2000. Species body-size distribution and spatial scale in Iberian ants. *Vie et Milieu* 50: 289-295. [11]
- Gonzalez A., Lawton, J.H., Gilbert, F.S., Blackburn, T.M. & Evans-Freke I. 1998. Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microecosystem. *Science* 281: 2045-2047. [7]
- González-Solis, J., Guix, J.C., Mateos, E. & Llorens, L. 2001. Population density of primates in a large fragment of the Brazilian Atlantic rainforest. *Biodiversity and Conservation* 10: 1267-1282. [3]
- Gotelli, N.J. 2001. *A primer of ecology* (3rd ed.), Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. [Presentación, 5, 7]
- Gotelli, N.J. & Ellison, A.M. 2004. *A primer of ecological statistics*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. [9, 16]
- Gracia, C., Burriel, J.A., Ibáñez, J.J., Mata, T. & Vayreda, J. 2000-2004. *Inventari ecològic i forestal de Catalunya*. 10 volúmenes. Bellaterra, Barcelona: CREAF. <http://naturaf.udg.edu/mirabosc/>. [5, 12, 14]
- Greig-Smith, P. 1957. *Quantitative plant ecology* (2nd ed. 1964). Londres: Butterworths. [Prólogo]
- Grossman, S.I. 1996. *Algebra lineal* (5^a edición). México: McGraw-Hill. [9, 16]
- Guasch, H. 1995. Primary production of epilithic biofilms in Mediterranean streams. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona. [13]
- Hagemeyer W.J.M. & Blair M.J. 1997. *The EBCC atlas of european breeding birds: their distribution and abundance*. London: T. & A. D. Poyser. [11]
- Hanski, I. & Gilpin, M.E. (eds.) 1997. *Metapopulation biology. Ecology, genetics, and evolution*. San Diego, CA: Academic Press. [7]
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. New York: Oxford University Press. [7]
- Hardin, G. 1968. The tragedy of the commons. *Science* 162: 1243-1248. [5]
- Harrison, S., Murphy, D.D. & Ehrlich, P.R. 1988. Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: Evidence for a metapopulation model. *The American Naturalist* 132: 360-382. [7]
- Harte, J. 1985. *Consider a spherical cow. A course in environmental problem solving*. Los Altos, CA: William Kaufmann Inc. [Presentación, 6, 14, 16]
- Hasell, M.P., Lawton, J.H. & May, R.M. 1976. Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. *Journal of Animal Ecology* 45: 471-489. [5]
- Hastings, A., Arzberger, P., Bolker, B., Collins, S., Ives, A.R., Johnson, N.A. & Palmer, M.A. 2005. Quantitative Bioscience for the 21st Century. *BioScience* 55: 511-517. [Presentación]
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Freitas, H., Giller, P.S., Good, J., Harris, R., Höglberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P.W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C.P.H., O'Donovan, G., Otway, S.J., Pereira, J.S., Prinz, A., Read, D.J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E.-D., Siemann, E., Sjörs, E., Spehn, E.M., Terry, A.C., Troumbis, A.Y., Woodward, F.I., Yachi, S. & Lawton, J.H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 285: 1123-1127. [13]
- Hedin, L.O., Vitousek, P.M. & Matson, P.A. 2003. Nutrient losses over four million years of tropical forest development. *Ecology* 84: 2231-2255. [15]
- Hernández-García, V., Hernández-López, J.L. & Castro, J.J. 1998. The octopus (*Octopus vulgaris*) in the small-scale trap fishery off the Canary Islands (Central-East Atlantic). *Fisheries Research* 35: 183-189. [5]
- Herrera, C.M. 2000. Measuring the effects of pollinators and herbivores: evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology* 81: 2170-2176. [8]
- Hiraldo, F., Negro, J.J., Donazar, J.A. & Gaona, P. 1996. A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel in southern Spain. *Journal of Applied Ecology* 33: 1085-1093. [3]
- Hitchcock, D.R. & Lovelock, J.E. 1967. Life detection by atmosphere analysis. *Icarus* 7: 149-159. [15]
- Horn, H.S. 1975. Succession. In: May R.M. (ed.) *Theoretical ecology*. p. 187-204. Philadelphia, PA: W.B. Saunders. [10]
- Hudson, J.A. 1988. The contribution of soil moisture storage to the water balances of upland forested and grassland catchments. *Hydrological Sciences Journal* 33: 289-309. [14]
- Huffaker, C.B. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillation. *Hilgardia* 27: 343-383. [8]
- Hunt, R. 1982. *Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis*. London: Edward Arnold. [5]
- Husband, B.C. & Barrett, S.C.H. 1998. Spatial and temporal variation in population size of *Eichhornia paniculata* in ephemeral habitats: implications for metapopulation dynamics. *Journal of Ecology* 86: 1021-1031. [7]
- Hutchinson, G.E. 1959. Concluding remarks. *Population Studies: Animal ecology and demography. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427. [2]
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia; or, why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159. [2, 9]
- Hutchinson, G.E. 1965. *The ecological theatre and the evolutionary play*. New Haven, CT: Yale University Press. [2]
- IPCC. 2001. *Climate change 2001: The scientific basis. Contribution of working group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Houghton, J.T., Ding, Y., Griggs, D.J., Noguer, M., van der Linden, P.J., Dai, X., Maskell, K. & Johnson, C.A. (eds.)] Cambridge, UK: Cambridge University Press. [15]
- Jenouvrier, S., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. 2003. Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* 72: 576-587. [4]
- Johnston, D.W. & Odum, E.P. 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the piedmont of Georgia. *Ecology* 37: 50-62. [9, 10]
- Karl, D.M. & Michaels, A.F. 2001. Nitrogen cycle. In: Steele, J.H., Turekian, K.K. & Thorpe, S.A. (eds.) *Encyclopaedia of Ocean Sciences*. Vol 4. p. 1876-1884. London: Academic Press. [15]
- Kershaw, K.A. 1964. *Quantitative and dynamic ecology*. Londres: Edward Arnold. [Prólogo]
- Klar, A.J.S. 2002. Fibonacci's flowers. *Nature* 417: 595. [4]
- Kohn, D.D. & Walsh, D.M. 1994. Plant species richness - the effect of island size and habitat diversity. *Journal of Ecology* 82: 367-377. [11]

- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology* (2nd ed.). Menlo Park, CA: Addison Wesley Longman Inc. [3, 9]
- Krebs, C.J. 1994. *Ecology* (4th ed.) New York: Harper Collins College Publishers. [6]
- Krebs, C.J. 2001. *Ecology* (5th ed.) San Francisco, CA: Benjamin Cummings. [Prólogo, 2]
- Lack, D. 1966. *Population studies of birds*. Oxford, UK: Oxford University Press. [5]
- Lande, R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *The American Naturalist* 130: 624-635. [7]
- Lauenroth, W.K. & Sala, O.E. 1992. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications* 2: 397-403. [13]
- Legendre, P. & Legendre L. 1998. *Numerical ecology* (2nd ed.) Amsterdam: Elsevier. [9]
- Lenton, T.M. 2001. The role of land plants, phosphorus weathering and fire in the rise and regulation of atmospheric oxygen. *Global Change Biology* 7: 613-629. [15]
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212. [6]
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240. [7]
- Likens, G.E., Bormann, F.H., Johnson, N.M., Fisher, D.W. & Pierce, R.S. 1970. Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem. *Ecological Monographs* 40: 23-47. [14]
- Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S., Eaton, J.S. & Johnson, N.M. 1977. *Biogeochemistry of a forested ecosystem*. New York: Springer Verlag. [14]
- Leonart, J. 1999. Precautionary approach and Mediterranean fisheries. Precautionary approaches to local fisheries and species introductions in the Mediterranean. CIESM Workshop. Kerkennah, Tunisia. 23-26 September. [5]
- Lloret, F., Calvo, E., Pons, X. & Díaz-Delgado, R. 2002. Wildfires and landscape patterns in the Eastern Iberian Peninsula. *Landscape Ecology* 17: 745-759. [10]
- Lloyd, A.L. & May, R.M. 1999. Synchronicity, chaos and population cycles: spatial coherence in an uncertain world. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 417-418. [8]
- Lotka, A.J. 1924. *Elements of physical biology*. Baltimore, MD: The Williams and Wilkins Co., Inc. Reeditado en 1956 como *Elements of mathematical biology*. New York: Dover Publications, Inc. [Prólogo, 12]
- Lovelock, J.E. 1987. *Gaia. A new look at life on Earth* (2nd ed.) Oxford, UK: Oxford University Press. [15]
- MacArthur, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 43: 293-295. [9]
- MacArthur, R.H. 1960. On the relative abundance of species. *The American Naturalist* 94: 25-36. [9]
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical ecology. Patterns in the distribution of species*. Princeton, NJ: Princeton University Press. [1]
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387. [11]
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press. [11]
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *The American Naturalist* 97: 357-374. [9]
- Margalef, R. 1958. Information theory in ecology. *General Systems* 3: 36-71. [9]
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Barcelona: Ediciones Omega. [2, 3, 9, 14]
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Barcelona: Ediciones Omega. [9, 13]
- Margalef, R. 1992. *Planeta azul, planeta verde*. Barcelona: Prensa Científica. [14]
- Margalef, R. 1997. *Our biosphere*. Excellence in Ecology 10. Oldendorf, Germany: Ecology Institute. [9]
- Margalef, R. & Gutierrez, E. 1983. How to introduce connectance in the frame of an expression for diversity. *The American Naturalist* 121: 601-607. [9]
- Marker, L.L., Dickman, A.J., Jeo, R.M., Mills, M.G.L. & Macdonald, D.W. 2003. Demography of the namibian cheetah, *Acononyx jubatus jubatus*. *Biological Conservation* 114: 413-425. [6]
- Martí, E. 1995. Nutrient dynamics in two mediterranean streams differing in watershed physiographic features. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona. [14]
- Martí, R. & Del Moral, J.C. 2003. *Atlas de las aves reproductoras de España*. Madrid: Dirección General de la Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. [11]
- Martínez-Vilalta, A., Bertolero, A., Bigas, D., Paquet, J.-Y. & Martínez-Vilalta, J. 1998. Descripción de la comunidad de passeriformes de canyissar que nidifica al Delta de l'Ebre. *Butlletí del Parc Natural Delta de l'Ebre* 10: 28-35. [3]
- Martínez-Vilalta, J., Bertolero, A., Bigas, D., Paquet, J.-Y. & Martínez-Vilalta, A. 2002. Habitat selection of the passerine community nesting at the Ebro delta reedbeds (NE Spain): some management implications. *Wetlands* 22: 318-325. [9]
- Martínez-Vilalta, J., Mangiron, M., Ogaya, R., Sauret, M., Serrano, L., Peñuelas, J. & Piñol, J. 2003. Sap flow of three co-occurring Mediterranean species under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiology* 23: 747-758. [2]
- May, R.M. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science* 186: 645-647. [5]
- May, R.M. 1974. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton, NJ: Princeton University Press. [5]
- McAuliffe, J.R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131: 459-490. [10]
- McDonald, K.A. & Brown, J.H. 1992. Using montane mammals to model extinctions due to global change. *Conservation Biology* 6: 409-415. [11]
- Mediavilla, S. & Escudero, A. 2003. Leaf life span differs from retention time of biomass and nutrients in the crowns of evergreen species. *Functional Ecology* 17: 541-548. [14]
- Merino, L. 2003. La flora amenazada de Sierra Nevada. *National Geographic* Abril 2003: Gran Angular. [4]
- Merserburger, G.C., Martí, E. & Sabater, F. 2005. Net changes in nutrient concentrations below a point source input in two streams draining catchments with contrasting land uses. *Science of the Total Environment* 347: 217-229. [14]
- Montes del Olmo, C. & Ramírez-Díaz, L. 1978. *Descripción y muestreo de poblaciones en comunidades vege-*

- tales y animales*. Sevilla: Publicaciones de la Universidad de Sevilla. [Prólogo]
- Moore, D.S. 1998. *Estadística básica aplicada*. Barcelona: Antoni Bosch. [16]
- Moss, C.J. 2001. The demography of an African elephant (*Loxodonta africana*) population in Amboseli, Kenya. *Journal of Zoology* 255: 145-156. [6]
- Nielsen, O.K. 1999. Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses. *Journal of Animal Ecology* 68: 1034-1050. [8]
- Odum, E.P. 1953. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia, PA: Saunders. [12]
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270. [10, 12, 13]
- Oro, D. 2003. Managing seabird metapopulations in the Mediterranean: constraints and challenges. *Scientia Marina* 67: 13-22. [7]
- Oro, D. & Ruxton, G.D. 2001. The formation and growth of seabird colonies: Audouin's gull as a case study. *Journal of Animal Ecology* 70: 527-535. [4]
- Oro, D., Aguilar, J.S., Igual, J.M. & Louzao, M. 2004a. Modelling demography and extinction risk in the endangered Balearic shearwater. *Biological Conservation* 116: 93-102. [4]
- Oro, D., Cam, E., Pradel, R. & Martínez-Abraín, A. 2004b. Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271: 387-396. [3]
- Pedrocchi, V., Oro, D., González-Solís, J., Ruiz, X. & Jover, L. 2002. Differences in feeding ecology between the two largest breeding colonies of Audouin's gulls: the effects of fishery activities. *Scientia Marina* 66: 313-320. [9]
- Pergent, G., Romero, J., Pergent-Martini, C., Mateo, M.A. & Boudouresque, C.F. 1994. Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series* 106: 139-146. [13]
- Peñuelas, J., Filella, I. & Comas, P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8: 531-544. [2]
- Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. [2]
- Peters, R.H. 1991. *A critique for ecology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. [1]
- Piñol, J. 1990. Hidrologia i biogeoquímica de conques forestades de les Muntanyes de Prades. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona. [14, 15]
- Piñol, J., Avila, A. & Escarré, A. 1999. Water balance in catchments. In: Rodà, F., Gracia, C., Retana, J. & Bellot, J. (eds.) *Ecology of mediterranean evergreen oak forests*. Ecological Studies, 137. p. 273-282. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag. [14]
- Piñol, J., Terradas, J. & Lloret, F. 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change* 38: 345-357. [15]
- Piñol, J., Beven, K.J. & Viegas, D.X. 2005. Modelling the effect of fire-exclusion and prescribed fire on wildfire size in Mediterranean ecosystems. *Ecological Modelling* 183: 397-409. [1]
- Porter, W.P. & Gates, D.M. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs* 39: 227-244. [2]
- Prentice, I.C., Farquhar, G.D., Fasham, M.J.R., Goulden, M.L., Heimann, M., Jaramillo, V.J., Kheshti, H.S., Le Quéré, C., Scholes, R.J. & Wallace, D.W.R. 2001. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: IPCC, 2001. *Op. cit.* p. 183-238. [15]
- Pugnaire, E.I., Haase, P. & Puigdefabregas, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426. [8]
- Ramaswamy, V., Boucher, O., Haigh, J., Hauglustaine, D., Haywood, J., Myhre, G., Nakajima, T., Shi, G.Y. & Solomon, S. 2001. Radiative forcing of climate change. In: IPCC, 2001. *Op. cit.* p. 349-416. [15]
- Real, J. & Mañosa, S. 1997. Demography and conservation of western European Bonelli's eagle *Hieratus fasciatus* populations. *Biological Conservation* 79: 59-66. [6]
- Redfield, A.C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist* Autumn issue: 205-221. [15]
- Rey, A., Pegoraro, E., Tedeschi, V., de Parri, I., Jarvis, P. & Valentini, R. 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology* 8: 851-866. [13]
- Ribas, J. 2000. *Els ocells del Vallès Oriental*. Bellaterra, Barcelona: Lynx Edicions. [11]
- Ribes, J., Piñol, J., Cañellas, N. & Espadaler, X. 2004. Heterópteros de un cultivo ecológico de cítricos de Tarragona (NE España) (Hemiptera: Heteroptera). *Orsis*, 19: 21-35. [3, 9]
- Ricklefs, R.E. 1990. *Ecology* (3rd ed.) New York: W.H. Freeman and Company. [12]
- Ricklefs, R.E. 1998. *Invitación a la ecología. La economía de la naturaleza*. Madrid: Editorial Médica Panamericana S.A. [Prólogo, 12, 14]
- Rodà, F., Bellot, J., Escarré, A., Àvila, A., Piñol, J. & Terradas, J. 1993. Saharan dust and the atmospheric inputs of elements to Mediterranean Ecosystems. *Water Air & Soil Pollution* 66: 277-288. [15]
- Rodhe, H. & Björkström, A. 1979. Some consequences of non-proportionality between fluxes and reservoir contents in natural systems. *Tellus* 31: 269-278. [15]
- Rodrigo, A., Àvila, A. & Rodà, F. 2003. The chemistry of precipitation, throughfall and stemflow in two holm oak (*Quercus ilex* L.) forests under a contrasted pollution environment in NE Spain. *The Science of the Total Environment* 305: 195-205. [14]
- Rodrigo, A., Retana, J. & Picó, X. 2004. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology* 85: 716-729. [10]
- Rodríguez, A. & Delibes, M. 2003. Population fragmentation and extinction in the Iberian lynx. *Biological Conservation* 109: 321-331. [7]
- Rojstaczer, S., Sterling, S.M. & Moore, N.J. 2001. Human appropriation of photosynthesis products. *Science* 294: 2549-2552. [15]
- Ruff, C.B., Trinkaus, E. & Holliday, T.W. 1997. Body mass and encephalization in Pleistocene Homo. *Nature* 387: 173-176. [2]
- Ruiz-Olmo, J. & Aguilar, A. 1995. *Els grans mamífers de Catalunya i Andorra*. Bellaterra, Barcelona: Lynx Edicions. [6]
- Ryan, M.G., Binkley, D., Fownes, J.H., Giardina, C.P. & Senock, R.S. 2004. An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monographs* 74: 393-414. [13]
- Salas, S.L. & Hille, E. 1999. *Calculus* (3ª ed.). Vol 1. Barcelona: Editorial Reverté. [16]

- Sale, P.F. & Douglas, W.A. 1984. Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relations of community structure to reef structure. *Ecology* 65: 409-422. [10]
- Santos, T., Telleria, J.L. & Carbonell, R. 2002. Bird conservation in fragmented Mediterranean forests of Spain: effects of geographical location, habitat and landscape degradation. *Biological Conservation* 105: 113-125. [11]
- Schlesinger, W.H. 1997. *Biogeochemistry. An analysis of global change* (2nd ed.). San Diego, CA: Academic Press. [13, 14, 15]
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge: Cambridge University Press. [2]
- Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge: Cambridge University Press. [2]
- Serrano, D. & Tella, J.L. 2003. Dispersal within a spatially structured population of lesser kestrels: the role of spatial isolation and conspecific attraction. *Journal of Animal Ecology* 72: 400-410. [7]
- Simberloff, D.S. & Wilson, E.O. 1969. Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology* 50: 278-296. [11]
- Smith, F.A., Betancourt, J.L. & Brown, J.H. 1995. Evolution of body size in the woodrat over the past 25,000 years of climate change. *Science* 270: 2012-2014. [2]
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry* (3rd ed.). New York: W.H. Freeman. [16]
- Southwood, T.R.E. 1966. *Ecological methods: with particular reference to insect populations*. Londres: Chapman & Hall. [Prólogo]
- Spivak, M. 1995. *Calculus*. Barcelona: Ed. Reverté. [16]
- Starfield, A.M., Smith, K.A. & Bleloch, A.L. 1990. *How to model it. Problem solving for the computer age*. New York: McGraw-Hill Inc. [1]
- Steen, I. 1998. Phosphorus availability in the 21st century. Management of a non-renewable resource. *Phosphorus & Potassium* 217: 25-31. [15]
- Teal, J.M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43: 614-624. [13]
- Telleria, J.L. & Santos, T. 1995. Effects of forest fragmentation on a guild of wintering passerines: the role of habitat selection. *Biological Conservation* 71: 61-67. [7]
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación*. Barcelona: Ediciones Omega. [Prólogo]
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77: 350-363. [10]
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R. & Polasky, S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418: 671-677. [15]
- Tilman, D. & Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 467: 363-365. [10]
- Tipler, P.A. 1994. *Física*. Barcelona: Editorial Reverté. [2]
- Tirado, R. & Pugnaire, F.I. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia* 136: 296-301. [3]
- Turchin, P. 2003. Evolution in population dynamics. *Nature* 424: 257-258. [8]
- Turchin, P., Taylor, A.D. & Reeve, J.D. 1999. Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test. *Science* 285: 1068-1071. [8]
- Valentini, R., Matteucci, G., Dolman, A.J., Schulze, E.-D., Rebmann, C., Moors, E.J., Granier, A., Gross, P., Jensen, N.O., Pilegaard, K., Lindroth, A., Grelle, A., Bernhofer, C., Grünwald, T., Aubinet, M., Ceulemans, R., Kowalski, A.S., Vesala, T., Rannik, Ü., Berbigier, P., Loustau, D., Gugmundsson, J., Thorgeirsson, H., Ibrom, A., Morgenstern, K., Clement, R., Moncrieff, J., Montagnani, L., Minerbi, S. & Jarvis, P.G. 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404: 861-865. [13]
- Velando, A. & Freire, J. 2002. Population modelling of European shags (*Phalacrocorax aristotelis*) at their southern limit: conservation implications. *Biological Conservation* 107: 59-69. [6]
- Vilà, M., Burriel, J.A., Pino, J., Chamizo, J., Llach, E., Porterias, M. & Vives, M. 2003. Association between *Opuntia* species invasion and changes in land-cover in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9: 1234-1239. [11]
- Vitousek, P.M. & Sanford Jr., R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 137-167. [14]
- Vitousek, P.M., Ehrlich, P.R., Ehrlich, A.H. & Matson, P.A. 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. *BioScience* 34: 368-373. [15]
- Volk, T. 2000. *Gaia toma cuerpo. Fundamentos para una fisiología de la Tierra*. Madrid: Ediciones Catedra. [13, 15]
- Volterra, V. 1931. *Leçons mathématiques de la lutte pour la vie*. Paris: Gauthier-Villars. [Prólogo]
- Watson, A.J. & Lovelock, J.E. 1983. Biological homeostasis of the global environment: the parable of Daisyworld. *Tellus* 35B: 284-289. [15]
- West, G.B., Brown J.H. & Enquist, B.J. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276: 122-126. [6]
- Whittaker, W.H., Bush, M.B. & Richards, K. 1989. Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecological Monographs* 59: 59-123. [11]
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernandez, A. 1998. Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus arctos*) in the Cordillera Cantábrica, Spain. *Ecological Applications* 8: 539-570. [4]
- Williams, C.B. 1964. *Patterns in the balance of nature*. Londres: Academic Press. [Prólogo]
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press. [11]
- Wilson, E.O. & Bossert, W.H. 1971. *A primer of population biology*. Stamford, CT: Sinauer Associates, Inc. [Presentación, 1]
- Yoshida, T., Jones, L.E., Ellner, S.P., Fussmann, G.F. & Hairston Jr., N.G. 2003. Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature* 424: 303-306. [8]

LISTA DE SÍMBOLOS Y NOMBRES DE VARIABLES

ESTADÍSTICOS DE USO GENERAL

gl	Grados de libertad.
n	Tamaño muestral (número de muestras recogidas).
P	En un test estadístico, probabilidad de que la hipótesis nula sea cierta dados los datos obtenidos.
R	Coefficiente de correlación lineal entre dos variables aleatorias.
R^2	Coefficiente de determinación de la relación lineal entre dos variables aleatorias (indica el porcentaje de la variancia de la variable dependiente explicada por la variable independiente).
s	Desviación estándar estimada (muestral) de una variable aleatoria.
s^2	Variancia estimada (muestral) de una variable aleatoria.
s_E	Error estándar estimado (muestral) de una variable aleatoria.
t	Valor de la t de Student calculado a partir de los resultados de un muestreo.
t_α	Valor de la distribución t de Student para $n - 1$ grados de libertad y un nivel de confianza igual a $1 - \alpha$.
\bar{X}, \bar{Y}	Promedio estimado (muestral) de una variable aleatoria (X e Y en este caso).
μ, μ_X	Promedio poblacional de una variable aleatoria, o de la variable aleatoria X .
σ, σ_X	Desviación estándar poblacional de una variable aleatoria, o de la variable aleatoria X .
σ^2	Variancia poblacional de una variable aleatoria.
χ^2	Valor de χ^2 calculado a partir de los resultados de un muestreo.
χ^2_α	Valor de la distribución χ^2 para un nivel de confianza igual a $1 - \alpha$.

CAPÍTULO 2

a	Constante de la relación exponencial entre la presión de vapor del agua en la atmósfera en condiciones de saturación y la temperatura (= 0,625 kPa).
a_s	Absortividad de onda corta (sin unidades).
A	Área (longitud ²).
A_f	Área foliar de una planta (superficie).

A_x	Área transversal del xilema de una planta (superficie).
A_{brutas}, A_{neta}	Tasas de fotosíntesis bruta y neta, respectivamente ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \text{ hoja} \cdot \text{s}^{-1}$ o derivadas).
b	Constante (exponente) de la relación exponencial entre y la presión de vapor del agua en la atmósfera en condiciones de saturación y la temperatura (= 0.0635 °C ⁻¹).
C	Constante genérica en una relación alométrica. Específicamente, constante de la relación potencial entre la tasa metabólica de un organismo y su masa ($\text{W} \cdot \text{kg}^{4/3}$).
e, e_o	Concentración de vapor de agua (o presión de vapor) en la atmósfera (normalmente en kPa cuando trabajamos con presiones).
e_s	Concentración de vapor de agua (o presión de vapor) en la atmósfera en condiciones de saturación (normalmente en kPa cuando trabajamos con presiones).
E, E_f	Tasa de evaporación (animales) o de transpiración (plantas) (volumen o masa de agua por unidad de tiempo). Con el subíndice f indica la tasa de transpiración por unidad de área foliar de una planta.
f	Magnitud genérica transportada en una transferencia de materia (volumen o masa).
F	Flujo en una transferencia de materia genérica (volumen o masa por unidad de tiempo).
g	Conductancia al vapor de agua de la superficie de un organismo (conductancia foliar en el caso de las plantas) ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{kPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ o derivadas).
G, G_n	Conducción y conducción neta, respectivamente (W).
h	Altura de una planta (m).
H, H_n	Convección y convección neta, respectivamente (W).
k	Conductividad del medio en relación a la sustancia transportada en una transferencia de materia genérica (volumen o masa transportada por unidad de tiempo, por unidad de superficie y por unidad de gradiente).
k_c	Conductividad térmica (considerando conducción y convección conjuntamente) ($\text{W} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$ o derivadas).
k_h	Conductividad hidráulica total de una planta ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ o $\text{m}^4 \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$).

k_x	Conductividad hidráulica de una planta por unidad de sección transversal del xilema ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ o $\text{m}^2\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$).	ξ	Variable dependiente en una relación alométrica genérica (las unidades dependen de la variable considerada).
K	Conductancia del medio en relación a la sustancia transportada en una transferencia de materia genérica; es decir, la conductividad por unidad de longitud (volumen o masa transportada por unidad de tiempo, por unidad de superficie y por unidad de variación en la propiedad que causa el flujo).	σ	Constante de Stefan-Boltzmann ($= 5.67\cdot 10^{-8} \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{K}^{-4}$).
L, L_n	Flujo por calor latente y flujo por calor latente neto, respectivamente (W).	Φ, Φ_n	Radiación y radiación neta, respectivamente (W).
M	Flujo energético asociado al metabolismo; tasa metabólica en unidades de energía por unidad de tiempo (W).	Ψ_f	Potencial hídrico en las hojas (normalmente en MPa).
m	Masa de un organismo (kg o derivadas).	Ψ_s	Potencial hídrico en el suelo (normalmente en MPa).
p	Propiedad genérica, la variación de la cual causa el flujo en una transferencia de materia genérica (las unidades dependen de la propiedad considerada).	CAPÍTULO 3	
PAR	Radiación fotosintéticamente activa (de <i>Photosynthetically Active Radiation</i> en inglés).	C	Número de individuos capturados en el segundo muestreo (técnicas de captura-recaptura).
Q_{10}	Cociente entre la velocidad de un proceso a una cierta temperatura y la velocidad a una temperatura 10°C más baja (sin unidades).	$CI_{1-\alpha}$	Intervalo de confianza de la media con un nivel de confianza igual a $1 - \alpha$.
r	Radio de un organismo de forma asimilable a una esfera o a un cilindro (m o derivadas).	M	Número de individuos marcados en el primer muestreo (técnicas de captura-recaptura).
R	Tasa de respiración de un organismo o tejido ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{hoja}\cdot\text{s}^{-1}$ o derivadas).	N	Tamaño poblacional (número de individuos).
S	Radiación solar de onda corta ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ o derivadas).	n	Número de parcelas, muestras o unidades de muestreo.
T, T_o	Temperatura; el subíndice o indica que se trata de la temperatura ambiental ($^\circ\text{C}$ o K).	n_b	En un muestreo estratificado, número de unidades de muestreo en el estrato b .
V	Volumen de un organismo (m^3 o derivadas).	r_O, r_E	Distancia al vecino más próximo observada (medida) y esperada, respectivamente (m o derivadas).
V_T	Velocidad (o tasa) a la que se produce un proceso a la temperatura T (las unidades dependen del proceso).	R	Número de individuos capturados en el segundo muestreo que estaban marcados (técnicas de captura-recaptura).
V_0	Constante de proporcionalidad en la relación exponencial entre la velocidad de un proceso y la temperatura. Corresponde a la velocidad (o tasa) a la que se produce el proceso a 0°C (las unidades dependen del proceso).	s	Desviación estándar.
VPD	Déficit de presión de vapor en la atmósfera (de <i>Vapour Pressure Deficit</i> en inglés) (normalmente en kPa).	s^2	Variancia.
x	Longitud a lo largo de la que se produce el transporte en una transferencia de materia (m o derivadas).	s_E	Error estándar.
z	Exponente genérico en una relación alométrica.	$s_{E,r}$	Error estándar de la distancia al vecino más próximo observada.
ε	Emisividad de un cuerpo (varía entre 0 y 1; sin unidades).	t_α	Valor de la distribución t de Student para $n - 1$ grados de libertad y un nivel de confianza igual a $1 - \alpha$.
Θ	Medida genérica del tamaño corporal de un organismo en una relación alométrica (las unidades dependen de la variable considerada).	\bar{X}	Promedio calculado a partir de un muestreo (normalmente individuos o individuos-superficie $^{-1}$).
λ	Calor latente de vaporización ($\text{J}\cdot\text{kg}^{-1}$ o derivadas).	\bar{X}_b	En un muestreo estratificado, promedio correspondiente al estrato b (individuos-superficie $^{-1}$).
μ	Constante (exponente) de la relación exponencial entre la velocidad de un proceso y la temperatura ($^\circ\text{C}^{-1}$).	z	Estadístico que nos indica si una distribución espacial determinada es significativamente distinta de una distribución aleatoria.
		ρ	Densidad poblacional (individuos por unidad de superficie o volumen).
		χ^2	Valor observado de χ^2 en un test para determinar el tipo de distribución espacial de los individuos de una población.
		CAPÍTULO 4	
		b	Tasa instantánea (o intrínseca) de natalidad de una población (tiempo $^{-1}$).
		B	Número de nacimientos por unidad de tiempo en una población (individuos-tiempo $^{-1}$).

LISTA DE SÍMBOLOS Y NOMBRES DE VARIABLES

d	Tasa instantánea (o intrínseca) de mortalidad de una población (tiempo ⁻¹).	PMS	Producción máxima sostenible de una población (individuos-tiempo ⁻¹).
D	Número de muertes por unidad de tiempo en una población (individuos-tiempo ⁻¹).	r	Tasa instantánea o intrínseca (máxima) de crecimiento de una población (tiempo ⁻¹).
E	Número de emigrantes que abandonan una población por unidad de tiempo (individuos-tiempo ⁻¹).	t	Tiempo (tiempo).
I	Número de inmigrantes que llegan a una población por unidad de tiempo (individuos-tiempo ⁻¹).		
N	Tamaño de la población (individuos).		
N_t	Tamaño de la población en el momento t (individuos).		
P	Probabilidad.		
r	Tasa instantánea (o intrínseca) de crecimiento de una población (tiempo ⁻¹).		
\bar{r}	Media aritmética de r en el modelo de estocasticidad ambiental (tiempo ⁻¹).		
t	Tiempo (tiempo).		
λ	Tasa discreta (o finita) de crecimiento de una población (sin unidades, aunque se refiere implícitamente a un cierto periodo).		
σ_r	Desviación típica de r en el modelo exponencial con estocasticidad ambiental (tiempo ⁻¹).		
σ_λ	Desviación típica de λ en el modelo exponencial discreto con estocasticidad ambiental (tiempo ⁻¹).		
τ	Tiempo de duplicación de una población (tiempo).		

CAPÍTULO 5

a	Constante que determina la disminución de la tasa de natalidad b' con el tamaño de la población N (individuo ⁻¹ -tiempo ⁻¹).
b	Tasa máxima instantánea de natalidad de una población (cuando N tiende a 0) (tiempo ⁻¹).
b'	Tasa instantánea de natalidad de una población (tiempo ⁻¹).
c	Constante que determina el aumento de la tasa de mortalidad d' con el tamaño de la población N (individuo ⁻¹ -tiempo ⁻¹).
d	Tasa mínima instantánea de mortalidad de una población (cuando N tiende a 0) (tiempo ⁻¹).
d'	Tasa instantánea de mortalidad de una población (tiempo ⁻¹).
e	Tasa instantánea de explotación de una población (tiempo ⁻¹).
e_B	Esfuerzo bruto (esfuerzo bruto-tiempo ⁻¹).
e_C	Eficiencia de captura (esfuerzo bruto ⁻¹).
E	Explotación de una población (individuos-tiempo ⁻¹).
h	Cuota (fija, constante) a la que se explota una población (individuos-tiempo ⁻¹).
K	Capacidad de carga o capacidad portadora de una población (individuos).
N, N^*	Tamaño de la población (individuos). El asterisco indica el tamaño en el equilibrio.
N_t	Tamaño de la población en el momento t (individuos).

CAPÍTULO 6

b_i	Fertilidad de los individuos de la clase de edad i (descendientes-individuo ⁻¹).
c_i	Proporción de los individuos de una población que pertenece a la clase de edad i cuando la distribución de edades de la población es estable.
e_i	Esperanza de vida de los individuos de la clase de edad i ; $x_i + e_i$ es la edad promedio a la que morirán los individuos de la clase de edad i (tiempo).
G	Tiempo generacional (tiempo).
i	Cada una de las clases de edad en que está dividida la población.
l_i	Proporción de los individuos nacidos que sobrevive hasta el comienzo de la clase de edad i (la función l se denomina función de supervivencia).
L_i	Número medio de años vividos en la clase de edad i por individuo nacido; se calcula como la superficie del rectángulo de base w_i y de altura la media de l_i y l_{i+1} (tiempo).
L	Matriz de Leslie.
m	Número de clases de edad en que se divide la población.
n_i	Número de individuos en la clase de edad i .
N, N^*	Tamaño de la población (individuos). El asterisco indica el tamaño en el equilibrio.
N_t	Tamaño de la población en el momento t (individuos).
n_t	Vector que contiene el número de individuos de cada clase de edad en el momento t (individuos).
p_i	Proporción de los individuos de la clase de edad i que sobrevivirán hasta la clase de edad $i + 1$.
P	Probabilidad.
r	Tasa instantánea (o intrínseca) de crecimiento de una población (tiempo ⁻¹).
R_0	Tasa reproductiva neta de la población (descendientes-individuo ⁻¹).
t	Tiempo (tiempo).
T_i	Tiempo que queda por vivir, en promedio, a cada individuo nacido a partir de la edad x_i (tiempo).
T	Matriz de transición (o de Lefkovich).
v_i	Valor reproductivo de los individuos de la clase de edad i .
w_i	Duración de la clase de edad i (tiempo).
x_i	Edad de los individuos de la clase de edad i (tiempo).

CAPÍTULO 7

A	Área que ocupa la metapoblación (superficie).
-----	---

c	Parámetro del modelo de Levins que indica cómo crece p_c con la proporción de manchas ocupadas f (tiempo ⁻¹).
C	Tasa de colonización (proporción de manchas de hábitat colonizadas por unidad de tiempo) (tiempo ⁻¹).
D, D_c	Proporción de hábitat que ha sido destruido permanentemente. El subíndice c se refiere al valor crítico a partir del cual la metapoblación se extingue irremisiblemente.
e	Parámetro del modelo de metapoblaciones con efecto rescate que indica cómo crece p_e con la proporción de manchas desocupadas ($1 - f$, tiempo ⁻¹).
E	Tasa de extinción (proporción de manchas en las que la población se extingue por unidad de tiempo) (tiempo ⁻¹).
f	Fracción de manchas de hábitat de una metapoblación que se encuentran ocupadas por poblaciones de la especie considerada.
f^*	Fracción de manchas de hábitat de una metapoblación que se encuentran ocupadas en el equilibrio.
n	Número de poblaciones locales (manchas de hábitat ocupadas) en una metapoblación.
p_c	Probabilidad de colonización de una mancha de hábitat de la metapoblación que se encuentre desocupada (tiempo ⁻¹).
p_e	Probabilidad de extinción local, es decir, probabilidad de que una población que ocupa una mancha determinada de hábitat se extinga (tiempo ⁻¹).
P	Probabilidad.
P_n	Probabilidad de persistencia regional de n poblaciones locales al cabo de una unidad de tiempo.
t	Tiempo (tiempo).

CAPÍTULO 8

a, b	Parámetros del modelo de mutualismo de Dean que fijan la curvatura de las isoclinas de crecimiento neto cero (sin unidades).
C_A, C_B	Parámetros del modelo de mutualismo de Dean que determinan el punto de corte de las isoclinas de crecimiento neto cero con los ejes (individuos).
k_A, k_B	Capacidad de carga efectiva de las poblaciones de las especies mutualistas A y B en el modelo de Dean (individuos).
K_A, K_B	Capacidad de carga de las poblaciones de las especies A y B (individuos).
K_V	Capacidad de carga de la población de presas en el modelo depredador-presa con competencia intraespecífica en las presas (individuos).
N_A, N_B	Tamaño de las poblaciones de las especies competidoras o mutualistas A y B (individuos). Un asterisco indica el tamaño en el equilibrio.
N_P	Tamaño de la población de la especie depredadora en el modelo de Lotka y Volterra (individuos). Un asterisco indica el tamaño en el equilibrio.

N_V	Tamaño de la población de la especie presa en el modelo de Lotka y Volterra (individuos). Un asterisco indica el tamaño en el equilibrio.
q	Tasa instantánea de mortalidad de la población de la especie depredadora en el modelo de Lotka y Volterra (tiempo ⁻¹).
r	Tasa instantánea de crecimiento de la población de la especie presa en el modelo de Lotka y Volterra (tiempo ⁻¹).
r_A, r_B	Tasa instantánea de crecimiento de las poblaciones de las especies competidoras o mutualistas A y B (tiempo ⁻¹).
t	Tiempo (tiempo).
α	Efecto de un individuo de la especie B sobre el crecimiento de la especie A en el modelo de competencia de Lotka y Volterra (sin unidades).
β	Efecto de un individuo de la especie A sobre el crecimiento de la especie B en el modelo de competencia de Lotka y Volterra (sin unidades).
γ	Eficiencia de captura de las presas por los depredadores en el modelo de Lotka y Volterra (presas-presa ⁻¹ ·depredador ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
δ	Eficiencia de conversión de presas en depredadores en el modelo de Lotka y Volterra (depredadores-depredador ⁻¹ ·presa ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).

CAPÍTULO 9

B	Matriz ortogonal auxiliar en el análisis de coordenadas principales (ACoP).
CP_i	En el ACoP, coordenada principal i .
d_{ij}	Disimilaridad (o distancia) entre el inventario i y el inventario j (elemento de la matriz D).
D	Matriz de disimilaridades (o distancias) entre inventarios.
D_λ	En el ACoP, matriz diagonal de valores propios λ_i .
H	Índice de diversidad de Shannon (bit-individuo ⁻¹).
$I_a, I_b, I_{a,b}$	Inventarios a, b , y unión de a y b , respectivamente (clasificación de comunidades).
I_{JAC}	Índice de similaridad de Jaccard (sin unidades).
I	Matriz identidad (contiene unos en la diagonal principal y ceros en el resto de posiciones).
J	Índice de equitatividad de Shannon (sin unidades).
k	Proporción de individuos de la especie dominante (diagramas de rango-abundancia, serie geométrica).
m	Número de inventarios considerados en los métodos de ordenación y clasificación multivariantes.
n	En el método de la rarefacción, número de individuos que se muestrean ($n < N$).
n	Número de especies consideradas en el cálculo de la distancia euclídea y en el ACoP.
n_a, n_b	Número de elementos dentro de las entidades a y b , respectivamente (clasificación de comunidades).

N	Número de individuos de la comunidad (de todas las especies).	p_e	Probabilidad de extinción de las especies en un paso de tiempo (<i>applet</i> del modelo de biogeografía insular).
N_i	Número de individuos de la especie i en la comunidad.	P	En el modelo de MacArthur y Wilson, riqueza de especies en el continente (número de especies).
p_i	Proporción de individuos de la especie i en una muestra tomada de una comunidad.	S	Número de especies de una isla u otra parte del territorio (número de especies).
$p(\lambda)$	Polinomio característico de una matriz.	S^*	En el modelo de MacArthur y Wilson, número de especies en el equilibrio (número de especies).
s_{ij}	Similaridad entre el inventario i y el inventario j (elemento de la matriz S).	T	En el modelo de MacArthur y Wilson, tasa de renovación de las especies en el equilibrio (especies-tiempo ⁻¹).
S	Número de especies de la comunidad.	z	Exponente de la relación potencial especies-área.
S_n	Número de especies de la comunidad que esperaríamos encontrar si hubiéramos muestreado n individuos (método de la rarefacción).	λ_S, λ_{S^*}	En el modelo de MacArthur y Wilson, tasa de colonización de especies en una isla (especies-tiempo ⁻¹). Un asterisco indica la tasa en el equilibrio.
S_N	Número de especies detectado en un muestreo de N individuos de una comunidad.	μ_S, μ_{S^*}	En el modelo de MacArthur y Wilson, tasa de extinción de especies en una isla (especies-tiempo ⁻¹). Un asterisco indica la tasa en el equilibrio.
S	Matriz de similitudes entre inventarios.		
t_{ij}	Elemento de la matriz T .		
T	En el ACoP, matriz de similitudes auxiliar.		
v, v_i	Vector propio, vector propio correspondiente al valor propio λ_i .		
W	En el ACoP, matriz de coordenadas principales.		
X_{ij}, X_{ik}	Abundancia de la especie i en los inventarios j y k , respectivamente (las unidades dependen de la variable empleada para describir la abundancia).		
Δ_{jk}	Distancia euclídea entre los inventarios j y k (las unidades dependen de la variable empleada para describir la abundancia de las especies).		
λ, λ_i	En el ACoP, valor propio o valor propio i -ésimo.		

CAPÍTULO 10

e_i, t	Proporción del territorio que se encuentra en el estado i en el momento t (sin unidades).
E_t	Vector de estado en el tiempo t (sus elementos son todos los e_i, t).
p_{ij}	Probabilidad de transición del estado i al estado j en un paso de tiempo (sin unidades, aunque la probabilidad lleva implícito un determinado paso de tiempo).
t	Tiempo (tiempo).
T	Matriz de transición del modelo de Markov (contiene todas las probabilidades p_{ij}).
X	Vector de estado en el equilibrio.

CAPÍTULO 11

A	Superficie de una isla u otra parte del territorio (área).	J_i	En los modelos de compartimentos y flujos, nombre que suele recibir el flujo saliente del compartimento X_i (masa-tiempo ⁻¹).
c	Parámetro (constante) de la relación potencial especies-área.	k	En el modelo de descomposición de Olson, la tasa de descomposición de la materia orgánica (tiempo ⁻¹). En general, constante que relaciona la tasa de cambio en el contenido de un compartimento con su contenido.
C	En el modelo de MacArthur y Wilson, tasa máxima de colonización (especies-tiempo ⁻¹).	k_m	Coefficiente de forma de un árbol; es la proporción entre el volumen real de un tronco de árbol y
E	En el modelo de MacArthur y Wilson, tasa máxima de extinción (especies-tiempo ⁻¹).		
k	Parámetro que determina la relación inversa entre p_e y el área A de la isla (<i>applet</i> del modelo de biogeografía insular).		

CAPÍTULO 12

a, b	Coefficientes de la relación alométrica entre el diámetro normal de un árbol y alguna otra medida de su tamaño.
B_c, B_m	Biomasa de corteza y de madera, respectivamente, de un bosque (t-ha ⁻¹ o derivadas).
c	Grosor de la corteza de un árbol (normalmente en mm).
DN	Diámetro normal de un árbol (normalmente en cm), medido en el tronco a 1,3 m de altura. También denominado DBH (de <i>Diameter at Breast Height</i>).
DN^*	Diámetro normal (DN) sin corteza de un árbol (normalmente en cm).
g_i	En los modelos de compartimentos y flujos, nombre que suele recibir la constante de proporcionalidad del flujo saliente del compartimento X_i (tiempo ⁻¹ , siempre que el flujo sea de primer orden).
h	Altura de un árbol (normalmente en m).
H_0	En el modelo de descomposición de Olson, la cantidad de materia orgánica en el momento $t = 0$ (masa o masa-superficie ⁻¹).
H_t	En el modelo de descomposición de Olson, la cantidad de materia orgánica en el momento t (masa o masa-superficie ⁻¹).

	el que tendría un cilindro de diámetro DN y altura la altura del árbol (sin unidades).	H_t	En el modelo de descomposición de Olson, la cantidad de materia orgánica en el momento t (masa o masa-superficie ⁻¹).
L	Caída de hojarasca (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).	k	En el modelo de descomposición de Olson, la tasa de descomposición de la materia orgánica (tiempo ⁻¹). En general, constante que relaciona la tasa de cambio en el contenido de un compartimento con su contenido.
M	En los modelos de compartimentos y flujos, suma de los contenidos de todos los compartimentos X_i (normalmente masa).	Km_S, Km_P	En el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef, parámetros que regulan el efecto de la radiación y de la concentración de P, respectivamente, en la producción de un estrato ($W \cdot m^{-2}$ en el caso de Km_S y $mg \cdot l^{-1}$ en el caso de Km_P , o unidades derivadas).
MEF	Masa específica foliar ($g \cdot m^{-2}$).	L	Caída de hojarasca (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
MO	Materia orgánica (masa).	LAI	Índice de área foliar (de <i>Leaf Area Index</i>).
t	Tiempo (tiempo).	N	Número de individuos.
TR_i	Tasa de renovación de la materia en el compartimento X_i (tiempo ⁻¹).	$[O_2]_i, [O_2]_b, [O_2]_o$	Concentración inicial, en condiciones iluminadas y en condiciones de oscuridad, respectivamente, en el método del O_2 para determinar la producción de ecosistemas acuáticos ($mg \ O_2 \cdot l^{-1}$ o derivadas).
V	Volumen (m^3 o derivadas).	p	Producción de un estrato en el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef ($g \ C \cdot g \ Chl^{-1} \cdot hora^{-1}$).
V_c, V_m, V_t	Volumen de corteza, de madera y volumen total del tronco, respectivamente, de un árbol (m^3).	$p_{m\acute{a}x}$	Producción máxima de un estrato en el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef ($g \ C \cdot g \ Chl^{-1} \cdot hora^{-1}$).
X_i, X_i^*	Compartimento i o contenido de dicho compartimento (masa, masa-superficie ⁻¹ o concentración). Un asterisco indica el contenido en el equilibrio.	P_i	Producción neta del nivel trófico i (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
y	Variable dependiente genérica de una relación alométrica genérica en función del diámetro normal de un árbol.	P_l	Pérdidas del ecosistema por lavado o sedimentación (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
δ_c	Densidad de la corteza de un árbol ($g \cdot cm^{-3}$).	P_p	Pérdidas del ecosistema por perturbaciones (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
δ_m	Densidad de la madera de un árbol ($g \cdot cm^{-3}$).	PBE	Producción bruta del ecosistema (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
τ_i	Tiempo de residencia de la materia en el compartimento X_i (tiempo).	PNE	Producción neta del ecosistema (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).

CAPÍTULO 13

A_i	Cantidad de alimento asimilado por consumidores del nivel trófico i (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).	P_i	Producción neta del nivel trófico i (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
B, B_t	Biomasa del ecosistema, biomasa del ecosistema en el momento t (masa o energía-superficie ⁻¹).	P_l	Pérdidas del ecosistema por lavado o sedimentación (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
C_i	Cantidad de alimento ingerida por consumidores del nivel trófico i (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).	P_p	Pérdidas del ecosistema por perturbaciones (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
Chl	En el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef, vector que contiene la biomasa de fitoplancton en cada estrato expresada en unidades de concentración de clorofila (en $mg \ Chl \cdot m^{-3}$ o derivadas).	PBE	Producción bruta del ecosistema (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
DN	Diámetro normal de un árbol (normalmente en cm), medido en el tronco a 1,3 m de altura. También denominado DBH (de <i>Diameter at Breast Height</i>).	PPB	Producción primaria bruta (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
DN*	Diámetro normal (DN) sin corteza de un árbol (normalmente en cm).	PPN	Producción primaria neta (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
E_A	Eficiencia de asimilación (sin unidades).	P	Matriz de producción en el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef. Sus elementos p indican la producción en el estrato correspondiente.
E_C	Eficiencia de consumo (sin unidades).	Q_{10}	Cociente entre la velocidad de un proceso a una cierta temperatura y la velocidad a una temperatura 10°C más baja (sin unidades).
E_P	Eficiencia de producción (sin unidades).	R	Respiración (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
E_T	Eficiencia trófica del ecosistema (sin unidades).	R_b	Respiración de los heterótrofos (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
G	Consumo de plantas por los herbívoros (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).	R_p	Respiración de las plantas o autótrofos (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
H_0	En el modelo de descomposición de Olson, la cantidad de materia orgánica en el momento $t = 0$ (masa o masa-superficie ⁻¹).	s	En el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef, velocidad de sedimentación de las células del fitoplancton de un estrato determinado. Se usa para parametrizar la matriz S ($cm \cdot h^{-1}$ o derivadas).

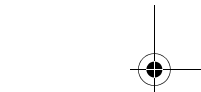
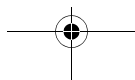
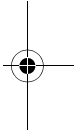
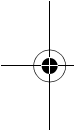
S, S_z, S_0	Radiación solar de onda corta ($W \cdot m^{-2}$ o derivadas). En el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef radiación solar que alcanza un estrato o profundidad z determinadas. El subíndice 0 indica la radiación que llega a la superficie del agua.	v	Velocidad del agua de un río (longitud-tiempo ⁻¹).
S	Matriz de sedimentación en el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef.	x	Distancia a un vertido puntual en un río (m o derivadas).
t	Tiempo (tiempo).	$x_{1/2}$	Distancia a la que la concentración de un vertido puntual en un río se reduce a la mitad (m o derivadas).
T	Temperatura ($^{\circ}C$ o K).	X_i, X_i^*	Compartimento i o contenido de dicho compartimento (masa, masa-superficie ⁻¹ o concentración). Un asterisco indica el contenido en el equilibrio.
TBCA	Asignación de carbono a las raíces (de <i>Total Belowground Carbon Allocation</i> , masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).		
T	Matriz de turbulencia en el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef.		
z	Profundidad a la que se encuentra un estrato (m) en el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef.		
μ	Constante (exponente) de la relación exponencial entre la velocidad de un proceso y la temperatura ($^{\circ}C^{-1}$).		
μ_S	En el modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef, coeficiente de extinción de la radiación (m^{-1}).		

CAPÍTULO 14

b	Tasa de asimilación (o absorción) de nutrientes del agua del río que efectúa el bentos (longitud ⁻¹).
C	Concentración de una especie química en el agua de un río ($mg \cdot l^{-1}$ o derivadas).
C_0, C_x	Concentración de una especie química en el agua de un río en el punto donde se produce un vertido puntual y a una distancia x de aquel ($mg \cdot l^{-1}$ o derivadas).
E_A	Evapotranspiración real (evaporación + transpiración) ($l \cdot m^{-2}$ o mm).
E_T	Evapotranspiración potencial ($l \cdot m^{-2}$ o mm).
g_i	En los modelos de compartimentos y flujos, nombre que suele recibir la constante de proporcionalidad del flujo saliente del compartimento X_i (tiempo ⁻¹ , siempre que el flujo sea de primer orden).
G	Pérdidas de agua a la zona freática ($l \cdot m^{-2}$ o mm).
k_A	Tasa de asimilación (o absorción) de nutrientes del agua del río que efectúa el bentos (tiempo ⁻¹).
k_R	Tasa de retorno de nutrientes del bentos al agua del río (tiempo ⁻¹).
MO	Materia orgánica (masa).
P	Precipitación ($l \cdot m^{-2}$ o mm).
Q	Escorrentía o drenaje superficial ($l \cdot m^{-2}$ o mm).
S	Cantidad de agua almacenada en los suelos de una cuenca hidrológica ($l \cdot m^{-2}$ o mm).
t	Tiempo (tiempo).

CAPÍTULO 15

A	Superficie de un planeta (longitud ²).
f, f_c, f_o, f_s	Albedo de una parte (un píxel en el modelo) del planeta de las margaritas (sin unidades). Los subíndices c , o y s indican las superficies ocupadas por margaritas claras, por margaritas oscuras, o por suelo desnudo.
E_p	Energía potencial (J).
F	Albedo o reflectividad global del planeta de las margaritas (sin unidades).
g	Aceleración de la gravedad ($= 9,8 m \cdot s^{-2}$).
b	Altura (m o derivadas).
HANPP	Apropiación humana de la producción primaria neta (proporción o porcentaje; de <i>Human Appropriation of Net Primary Production</i>).
m	Masa (kg o derivadas).
p_c, p_o, p_s	Proporción de la superficie del planeta de las margaritas ocupada por margaritas claras, por margaritas oscuras, o por suelo desnudo.
PPN	Producción primaria neta (masa o energía-superficie ⁻¹ ·tiempo ⁻¹).
S	Luminosidad del sol (también se puede considerar la constante solar; es decir, la cantidad de radiación que llega a la parte alta de la atmósfera, $S = 1367 W \cdot m^{-2}$).
T	Temperatura del planeta (K o $^{\circ}C$).
X_i	Compartimento i o contenido de dicho compartimento (masa, masa-superficie ⁻¹ o concentración).
α	Eficiencia radiativa ($W \cdot m^{-2} \cdot kg^{-1}$).
γ	Parámetro de mortalidad en el modelo del planeta de las margaritas. Indica la probabilidad de que un píxel que está ocupado actualmente por margaritas deje de estarlo en el paso temporal siguiente.
ε	Emisividad efectiva de un planeta para la radiación infrarroja (sin unidades).
σ	Constante de Stefan-Boltzmann ($= 5,67 \cdot 10^{-8} W \cdot m^{-2} \cdot K^{-4}$).
τ	Tiempo de residencia de un compuesto determinado (tiempo).



ÍNDICE TERMINOLÓGICO

A

Abiótico 15, 17, 257, 269, 347, 364
Abono 276, 315-316, 327, 329, 337-338, 347, 349, 361-362, 369
Abono compuesto (N-P-K) 316, 337
Absorción 22, 28, 38, 214, 274, 276, 288, 311-313, 315, 317, 320-324, 327, 329, 332, 338, 343, 358, 359
Absortividad 19
Absortividad de onda corta 19
Abundancia (de una especie) 15, 26, 45-46, 61-62, 84, 110, 141, 158, 165, 178-183, 189-190, 192-193, 199-200, 202-203, 214, 226-228, 246
(véase también Densidad de población)
Abundancia, distribuciones de 189-190, 203
Agricultura 132, 315-317, 328, 337, 361, 368
Agricultura global 361, 368
Agua 15-17, 20-23, 28, 34, 36, 38-41, 46-47, 133, 202, 257-258, 262-264, 275-277, 281-282, 285-287, 289, 294-295, 298-301, 310-311, 313-315, 317, 320-324, 326-327, 330-331, 333-335, 337-339, 341-343, 345, 348-350, 352-353, 356-357, 360, 363-364, 367-369, 377
Agua intersticial 321
Agua, ciclo global 341-343, 356-357
Agua, evaporación 20, 22-23, 38, 262, 275-276, 313-314, 333-334, 342-343, 357, 364, 367
Agua, recurso 21-24, 38
Agua, transporte en plantas 16, 22-24, 26, 34-36, 40-41, 298, 310, 356-357
Albedo 352, 355, 357, 363, 364, 366, 370
Alcalinidad 363
Altura de una planta, implicaciones ecológicas 23-24, 35-36, 40, 259-260, 271, 297, 310, 357
Amonificación 277, 339, 346
Amonio (ion NH_4^+) 277, 309, 314-315, 320, 326, 333-337, 339, 346-347
Análisis de Coordenadas Principales (ACoP) 193-194, 196, 200, 205, 207
Aporte de nutrientes (a una cuenca) 313-315, 326-327, 333, 336, 363, 369
Apropiación Humana de la Producción Primaria Neta (HANPP) 66, 280, 359-361
Área de distribución 25-27, 45-46, 81
Área de distribución potencial 27
Área de un territorio y riqueza 235-237, 239, 243-246, 249-251, 253-254
Área foliar 16, 22-24, 26-27, 34-36, 40-41, 297-298, 305
Arrhenius, S. 345
Ascenso (de nutrientes) 310-311, 317-318, 323-324

Asignación de carbono a las raíces (TBCA) 297-298
Asimilación 16-17, 36, 290-292, 321-322, 330, 339, 346
Asociación entre variables 98, 192, 392, 394
Autótrofos 15, 261, 279, 294, 320
Ávila, A. 326
Azufre (S) 309, 315, 336, 341, 348-350, 353, 369-370

B

Balance de nutrientes (de una cuenca o ecosistema) 290, 310-311, 313-315, 323, 325, 327, 334-336, 345
Balance energético 18, 20-21, 28, 31, 352, 357
Barreras a la dispersión 27, 235, 252
Bentos 320-322, 337
Bicarbonato (ion HCO_3^-) 335, 344, 363
Biogeografía 16, 27
Biogeografía insular 3, 235, 237, 240-242
Biología de la conservación 145, 235-236, 241
Biomasa 12, 24, 36, 38, 104-105, 184, 190, 192, 213, 220, 226-228, 257-261, 267-274, 283-286, 289, 293-294, 297, 303-306, 329-332, 336, 338, 345, 347, 356, 359, 365, 370
Biomasa aérea 61, 260-261, 270-271, 275, 304-305, 311, 332
Biomasa subterránea 261, 283, 311, 332
Biosíntesis (de nitrógeno orgánico) 346
Biótico 15, 45, 141, 160, 257, 269, 364
Bormann, F. H. 305, 310, 313
Brown, J. H. 110, 179
Bureau of Animal Population 46

C

Cadenas de Markov 122, 213-214, 217-221, 224, 230
Calcio (elemento) 16, 313-315, 332, 336
Calcio (ion Ca^{2+}) 314-315, 333, 335-336
Calentamiento global véase Cambio climático
Calor latente 19-20, 28, 40
Calor latente de vaporización 20, 22, 38
Cambio climático 13, 302, 345, 353, 358, 364-366
Cambio climático, efectos ecológicos 33, 42, 156, 252, 307, 338, 353
Cambio global 7, 178 (véanse también las entradas Cambio climático y Cambios en los usos del suelo)
Cambios en los usos del suelo 254, 345, 349, 361, 365
Caos 84, 92, 101
Capacidad calorífica 19
Capacidad competitiva 221
Capacidad de autodepuración (de un río) 337
Capacidad de carga efectiva 169-171
Capacidad portadora (o de carga) 84-95, 97-103,

- 105-108, 143, 159-162, 167-173, 176, 179-180
- Capacidad predictiva 1, 13
- Captura-recaptura 46, 49, 52, 57, 63-64
- Carbonato (ion CO_3^{2-}) 344, 363
- Carbono (C) 15-17, 22, 29-30, 257-258, 261-262, 265, 272-276, 279, 281-283, 285, 287-288, 292, 294, 296-300, 304, 306-307, 309, 311, 314, 322, 341, 343-349, 353, 356, 359, 364, 367, 370
- Carbono, ciclo global 343-345, 353, 356, 359, 364, 367, 370
- Carnívoros 15, 46, 279, 290-291, 306
- Carson, R. 342
- Caza, efecto en poblaciones en crecimiento logístico 99, 107-108, 134
- Censo 46-49, 51, 54, 59, 61-63, 76-77, 81, 97, 117, 149, 208-209, 251
- Censo de unidades espaciales 47-49, 51
- Censo prereproductivo 117
- Censos extendidos en el tiempo 49, 51
- CFCs (*Chlorofluorocarbons*) 342, 353, 358-359, 366
- Chi-cuadrado (χ^2) 50-51, 60-61, 190, 203, 372, 389, 394-395
- Ciclo moderno del carbono 356
- Ciclo vital 26, 109, 121-122, 336
- Ciclos biogeoquímicos 341, 353
- Ciclos (o circulación) de nutrientes 265, 267, 309-310, 315-320, 323-325
- Circulación entre mares secundarios 331
- Clase de edad 35-36, 109-112, 114-121, 124-127, 130-133, 135
- Clasificación de comunidades 197-200, 204, 210-211, 214
- Clímax 219
- Cloro 16
- Clorofila 279, 286-288, 298-300
- Cloruro (ion Cl^-) 316, 330, 333, 335, 350-351, 369
- Cociente variancia / media 50, 53, 60, 61
- Coefficiente de correlación (de Pearson) 68, 192, 200, 372, 392
- Coefficiente de determinación (definición) 392
- Coefficiente de extinción (de la radiación) 287-288, 377
- Coefficiente de forma 259-260
- Coefficiente de variación 227
- Coefficientes de competencia 160, 164, 173, 175, 181
- Coevolución 66
- Coexistencia estable (de dos especies) 163-164, 174-175, 179
- Cohorte 109, 111, 113, 119, 133, 158
- Colonización de islas 236-242, 246-249, 251-252
- Colonización interna 142-145, 148, 152, 156
- Combinatoria 185
- Compartimento 257, 262-263, 265-270, 272-274, 276, 279, 289-290, 294, 309, 318-325, 328-329, 338-346, 348-349, 353, 356, 370
- Competencia intraespecífica 59, 69, 84, 102, 104, 123, 160, 162, 168-169, 172-173, 175, 183
- Competencia interespecífica 159-160, 166, 172-175, 179, 184, 214, 228
- Comportamiento (de los organismos) 26-27, 32, 49, 236
- Comunidad ecológica 3, 15, 108, 110, 140, 157, 159, 169, 175, 177-179, 185-255, 257, 295, 303, 307, 317, 321
- Comunidad, composición 185-211, 213, 219, 225-226, 230
- Comunidad, en el espacio 235-255
- Comunidad, en el tiempo 213-234
- Comunidad, propiedades funcionales 3, 186, 189, 199, 220, 226-228, 303
- Comunidades, comparación de 186, 190-211, 246
- Concentración de vapor de agua 20, 22-23
- Concentración en el agua de un río 313-314, 320-322, 330, 335, 337
- Condiciones ambientales 8, 15, 17-21, 26-27, 32-34, 45, 79, 133, 154, 171, 220, 228, 235, 269, 274, 289, 299, 341-242, 353, 368
- Condiciones ambientales y demografía 43, 45, 70-71
- Condiciones ambientales, abióticas 15, 17, 45, 141, 257, 269, 364
- Condiciones ambientales, bióticas 15, 45, 141, 257, 269, 364
- Condiciones ambientales, variabilidad 11-12, 17, 27, 48, 71
- Condiciones estándar 22
- Conducción 19-20, 28, 40
- Conductancia 22, 35
- Conductancia al vapor de agua 20
- Conductancia estomática (o foliar) 22, 28, 29, 34-36, 40
- Conductividad 22
- Conductividad hidráulica 23-24, 28-29, 34-36, 40
- Conductividad térmica 20
- Conservación de especies 72, 123, 245-246, 254
- Constante de Stefan-Boltzmann 19, 352, 357
- Consumo (de recursos) 7, 24, 26, 38, 41, 66, 159, 165, 172, 272, 274-276, 281, 283, 287, 290, 298, 311-313, 317, 323-324, 331, 338-339, 351, 359-361, 368-369
- Contaminación 7, 317, 323, 331, 333, 345, 351, 360
- Contenido de agua del suelo 313
- Contraste de hipótesis 388-389
- Control (o regulación) del tamaño de una población (plagas etc.) 46, 62, 99, 134
- Convección 19-21, 28, 40
- Corredores 246
- Correlación véase Coeficiente de correlación
- Cosecha 258, 269, 282, 293, 315, 323, 338
- Covariancia de remolinos (*eddy covariance*) 304
- Crecimiento poblacional 69, 72, 77, 79-80, 121, 165, 176, 180
- Crecimiento poblacional, efecto de la densidad 86, 95-96, 102, 184
- Cuencas hidrológicas 310, 313, 323, 334-336
- Curvas de supervivencia 111-112, 119-120, 136, 158
- ## D
- Darwin, C. R. 1-3, 56, 66
- Dayton, P. K. 307
- Dean, A. M. 169-171, 173, 177, 183-184
- Déficit de presión de vapor (VPD) 22-24, 27-29, 34-36, 41
- Deforestación 334, 344, 359, 365
- Demografía 2, 43, 50-51, 65-66, 72, 133, 135, 144-145, 159, 179, 293
- Dendrograma 197, 199-200, 204, 207
- Densidad 25, 39, 259-260, 272, 276, 299, 327
- Densidad de población (véase también Abundancia) 45-48, 50-51, 58-59, 62-63, 65, 68-69, 75-76, 79, 83, 96, 102, 104-105, 159, 164, 168-169, 171, 177-178, 183-184, 232, 260, 270-271, 274, 305
- Densidad de población, absoluta *versus* relativa 45-46, 59
- Densidad de población, efecto en el crecimiento véase Crecimiento poblacional, efecto de la densidad

- Deposición global 314, 333
 Depredación 27, 69, 122, 159, 165-173, 176-177, 181-183, 287, 307,
 Derivada, en máximos y mínimos de funciones 85, 96, 296, 377-378
 Descomponedores 279, 289-290, 294, 309, 370
 Descomposición 257, 264, 276-277, 279, 289, 294, 302-303, 306, 316, 326, 347, 370, 377
 Desnitrificación 314, 346
 Desviación típica (o estándar) 47-48, 71, 372, 387-388
 Detritívoros 279, 281, 289-292
 Detritus 290, 306, 317, 339
 Diagrama de transiciones 122, 214-216, 224, 230, 233
 Diagramas de rango-abundancia 189, 199
 Diámetro normal (DN o DBH) 188, 259-260, 271, 274, 283, 304
 Dimetilsulfuro (DMS) 370
 Dinámica de poblaciones 46, 65, 71, 83, 92, 102, 104, 123, 130, 132-133, 139-140, 157, 159-160, 167, 172, 179, 181-182, 185
 Dinámica trófica 279, 290
 Dióxido de azufre (SO₂) 315, 349-350, 363, 369-370
 Dióxido de carbono (CO₂) 15-18, 22, 36, 261, 265, 275, 279, 281, 289, 297, 302, 304, 320, 344-345, 351, 353, 356-359, 364-366
 Direcciones relativas y absolutas en Excel 372-373
 Dispersión (de individuos, especies...) 27, 49, 61, 155, 160, 178, 235, 252
 Disponibilidad de nutrientes y producción primaria 286, 294, 298, 310, 324, 347
 Distancia al vecino más próximo 50-51, 53, 58-59, 64
 Distancia de asimilación 321-322, 330
 Distancia euclídea 192-193, 200, 204, 210
 Distancia ultramétrica 197
 Distribución agregada (o de contagio) 50, 61, 63
 Distribución aleatoria (o al azar) 50
 Distribución chi-cuadrado (χ^2) véase Chi-cuadrado
 Distribución de Poisson 50-51, 53
 Distribución de varilla-quebrada 189, 203
 Distribución espacial de los individuos 50-53, 59, 61, 64
 Distribución estadística 50, 387
 Distribución estadística, medidas de centralidad y dispersión 387
 Distribución geométrica 189-190, 203
 Distribución normal 47-48, 50, 387, 390
 Distribución uniforme (o regular) 50-51, 58, 61
 Distribución, área 25, 27, 45-46, 61, 81
 Diversidad (específica) 3, 140, 186-189, 199-202, 208-210, 214, 220-222, 226, 228-229, 232, 243
 Diversidad de la dieta 210
 Dobzhansky, T. 3
 Drenaje (superficial) véase Escorrentía
 Duración de la vida 119-121
- E**
 Ecología (definición) 15
 Ecología evolutiva 15, 160
 Ecología fisiológica 15
 Economía hídrica 28, 34 (incluye Relaciones hídricas)
 Ecosistema 7-8, 23, 66, 175, 184-186, 214, 226, 232, 254, 257-342, 344, 347-349, 360, 362
 Ecosistema, servicios 7, 297, 323, 347
 Ecosistemas acuáticos, circulación de nutrientes 317-325, 339, 347 (incluye ríos)
 Ecosistemas agrícolas, circulación de nutrientes 315-317, 323
 Ecosistemas mediterráneos 188, 190, 225-226, 254, 325 (incluye bosques mediterráneos)
 Ecosistemas templados 32, 313, 325 (incluye bosques templados)
 Ecosistemas terrestres, circulación de nutrientes 311-317, 319, 323-324, 344, 347, 349, 362
 Ecosistemas terrestres *versus* ecosistemas acuáticos 269, 281, 285, 289, 309-311
 Ecosistemas tropicales 208, 220, 231, 268-269, 297, 325, 332 (incluye bosques y selvas tropicales)
 Ectodermos 18, 25, 39, 291
 Ecuación de Euler 113-115, 135
 Ecuación diferencial 66, 85, 263-264
 Ecuación en diferencias finitas 69, 92
 Ecuación, forma incremental *versus* diferencial 22
 Ecuación, forma infinitesimal 66, 69, 263
 Ecuaciones (y relaciones) exponenciales 17, 23, 29-30, 38, 65-81, 85-86, 113-114, 124, 131, 135, 165, 167, 172, 242, 287, 289, 295-296, 303, 306, 320-321, 330, 371-374, 376-377, 382, 394
 Ecuaciones (y relaciones) lineales 16, 32, 37-38, 66, 68, 83, 86, 93, 97-98, 119, 144, 146, 150, 152, 154, 160-161, 172, 236, 238, 240, 245, 273, 276, 289, 355-356, 359, 361, 374, 379-382, 392-394
 Ecuaciones (y relaciones) potenciales 20, 37-38, 235, 237, 241, 243-246, 249-250, 252, 259, 374-377, 394
 Ecuaciones, resolución 1, 67, 143, 177, 195, 217-218, 223-225, 263-264, 376, 379-383
 Efecto Allee 83
 Efecto borde 47-48, 61, 252
 Efecto del número de poblaciones locales (en metapoblaciones) 139-140, 146, 155
 Efecto diana 240-242, 248
 Efecto invernadero 265, 302, 345, 351, 357-358, 366
 Efecto rescate (en biogeografía insular) 240-241
 Efecto rescate (en metapoblaciones) 144-145, 150, 154
 Eficacia biológica (o *fitness*) 17-18, 27, 178
 Eficiencia de asimilación 290
 Eficiencia de captura 40, 91, 165
 Eficiencia de consumo 290
 Eficiencia de conversión 165-166, 306
 Eficiencia de producción 291-292, 307
 Eficiencia radiativa 358-359, 366
 Eficiencia trófica 291-292, 294, 306
 Eficiencias ecológicas 290
 Ehrlich, A. 280
 Ehrlich, P. R. 66, 72, 280
 Eje luz-gravedad 309
 Elemento esencial 16
 Elton, C. 26, 46, 280
 Embalses, circulación de nutrientes 321, 339
 Embolismo 28, 34, 36
 Emigración 65, 72, 131, 137
 Emisiones de dióxido de carbono 265, 302, 344-345, 359, 365-366
 Emisividad 19, 25, 39-40, 352, 357
 Emisividad de la Tierra y dióxido de carbono 357
 Encuentros al azar 165

- Endotermos 18, 20, 25, 39, 291-292
- Energía (flujo en los ecosistemas) 257-258, 261-262, 272, 275, 279-307, 309, 322, 341
- Energía endosomática 262, 272, 275, 279
- Energía exosomática 262, 272, 275
- Energía metabólica 19-21, 28, 31-32, 291, 294
- Energía solar 262, 279, 281, 284, 294, 306, 357
(véase también Radiación solar)
- Energía, balance en el planeta Tierra 352, 357-358
- Enfoque reduccionista 172
- Enquist, B. J. 110
- Entradas atmosféricas (a un ecosistema) 310, 313, 315, 323, 329, 338
- Epilimnion 324-325, 331, 338-339
- Equilibrio (en la sucesión) 217-218, 220
- Equilibrio, estable *versus* inestable (véase Punto de equilibrio, estable *versus* inestable)
- Equitatividad 187-188, 199, 200, 209
- Equivalente químico 363
- Error estándar 47, 51, 55, 56
- Errores de tipo I y II (en un test estadístico) 389
- Escarré, A. 305
- Escorrentía 310, 313-315, 323, 332, 334-336, 364
- Escorrentía cortical (EC) 311, 333
- Esfuerzo bruto 91
- Esfuerzo de captura 87, 90
- Esfuerzo de muestreo 185, 201-202
- Especies de la *r* *versus* especies de la *K* 176
- Especies exóticas 27, 124, 178, 235, 241, 280
- Especies invasoras 72
- Especies pioneras (o colonizadoras) 219-220, 231
- Esperanza de vida 119-121, 128, 135-136
- Estadio (en una población estructurada) 109, 121-124, 130-135, 157
- Estadio sucesional 210, 213-217, 219-220, 225, 230, 232-233
- Estadística multivariante, técnicas 193, 199
- Estado estacionario 19, 21, 231, 275
- Estados de oxidación 344, 346, 349
- Estimador de Seber 49
- Estocasticidad ambiental 65, 70-73, 77, 81, 123, 144, 236
- Estocasticidad demográfica 65, 71-74, 78, 81, 144, 236
- Estoma 15-16, 22, 24, 28-29, 34-36, 40
- Estratificación (de un lago) 299-300, 306, 338
- Estratificación (de un muestreo)
véase Muestreo aleatorio estratificado
- Estructura de edades de una población 115, 119, 123, 127, 132, 135
- Estructura de estadios de una población 123
- Estructura de tamaños de una población 123
- Estructura estable de edades 117-118, 123, 126, 132, 135
- Eutrófico 282
- Eutrofización 347, 349, 360
- Evapotranspiración 357
- Evapotranspiración potencial 23, 334, 367
- Evapotranspiración real 313-314, 334, 336
- Evolución 2-3, 15-16, 27, 33, 45, 66, 160, 178, 183, 186, 219, 236, 341, 370
- Exactitud 4, 6, 13, 47, 57-58, 63, 98, 383
- Excel, introducción a las hojas de cálculo 371-374
- Exclusión competitiva 162-164, 175, 221
- Excreción 184, 312, 317, 321, 323-324
- Experimentos 1-2, 10, 13, 59, 64, 106, 180-181, 183-184, 214, 230, 236, 267, 276-277, 297, 303, 307, 330, 334-335, 351, 383-384, 391, 395
- Experimentos virtuales 10, 186, 241, 306
- Explotación de poblaciones 83-84, 87, 93-95, 101, 108
- Explotación de poblaciones, cuota fija 87-89, 95, 98-99
- Explotación de poblaciones, esfuerzo constante 87-91, 95, 100, 106
- Exportación (de una cuenca) 314, 329
- Extinción de especies en islas 237, 240-242
- Extinción de la radiación véase Coeficiente de extinción
- ## F
- Facilitación 219
- Factores ambientales 15, 45, 285
- Fenología 26, 42
- Fertilidad (de individuos o poblaciones) 17, 75, 109-114, 116, 118, 121, 124-125, 131-133, 135, 159
- Fertilidad (de suelos o ecosistemas) 317, 332-333
- Fertilización 276, 315-317, 323, 328-330, 337-338, 345, 369
- Fertilización mineral 316, 323, 329, 338
- Fertilización orgánica 316-317, 323, 328, 338
- Fertilizante véase Abono
- Fijación de nitrógeno 257, 313, 332, 346-349, 353
- Fitness* véase Eficacia biológica
- Fitoplancton 61, 265, 274, 279-280, 282, 286-287, 294, 298-300, 310, 317-318, 323-324, 338-339, 377
- Flujo (definición) 22
- Flujo de agua en plantas véase Agua, transporte en plantas
- Flujo de energía entre los organismos y el medio 15-21
- Flujo de materia entre los organismos y el medio 21-24
- Forma de un organismo 24-25, 27-28, 31, 38-40 (véase también Coeficiente de forma)
- Forzamiento radiativo 358-359, 366
- Fosfato (ion PO_4^{3-}) 287, 299-300, 306, 309, 315-316, 320-321, 333, 338-339, 348, 368
- Fósforo (P) 16, 257-258, 265, 267-268, 274, 276, 287, 299-300, 306, 309, 311, 315-316, 318-319, 321-322, 325-326, 330, 332-333, 336-339, 341, 348-349, 353, 362, 367, 368-369
- Fotosíntesis 15-16, 22, 261, 279-282, 285, 300, 309-310, 323-324, 338, 344-345, 351, 356, 360
- Fotosíntesis bruta 16, 38, 281, 298
- Fotosíntesis neta 16, 38, 262, 281, 285, 298
- Fracción de manchas ocupadas 140-141, 156
- Fracción de manchas ocupadas en el equilibrio 141, 143
- Fragmentación del hábitat 140, 145, 245-246
- Fragmentos de hábitat (o manchas) 62, 139, 147-148, 152-153, 235, 245-246, 250-252
- ## G
- Gaia 341-342, 351-353, 370
- Gaia, edades 353-354
- Gause, G. F. 179-181
- Generaciones discretas 69-70
- Genete 45
- Gradiente 23, 34, 40, 59, 299-300
- Grados de libertad (gl) 47, 50, 61, 190, 203, 372, 390-391, 393, 395
- Grandes incendios forestales 8, 11-12, 225, 252
- Gremio bioquímico 353
- Grinnel, J. 26

H

Hábitat 25, 27, 47, 139-141, 144-145, 147-149, 151, 153-158, 202-203, 236, 243, 245, 247, 252-254, 289
 Hanski, I. 140
 Hardin, G. 101
 Herbívoros 15, 160, 165, 178, 222, 279, 281, 283-284, 289-292, 311-313, 317, 323
 Herrera, C. M. 160, 178
 Heterótrofo 15, 261, 279, 281, 294, 309, 320, 359
 Hipolimnion 324, 331, 339
 Hipótesis 1-3, 8, 52, 59, 61, 110, 172, 184, 252, 365, 388-393, 395
 Hipótesis alternativa 389-392
 Hipótesis de la panspermia 355
 Hipótesis de la perturbación intermedia 219-221, 228-232
 Hipótesis Gaia 355, 342, 352-353, 370
 Hipótesis nula 389-392, 395
 Hitchcock, D. 351
 Hojarasca, caída de 264, 272-273, 276, 281, 283, 309, 311-313, 332, 338
 Homeostasis 17, 352-353
 Hubbard Brook, cuenca experimental de 305, 310, 334-335
 Humedad relativa 17, 23, 40
 Hutchinson, G. E. 3, 16, 26-27, 210

I

Incendios forestales 7-13, 26, 216, 225-226, 230, 252, 285, 312, 314, 345, 360, 362
 Índice de área foliar (LAI) 40, 297-298, 305
 Índice de diversidad de Shannon 187-189, 200-201, 208-209, 222, 232
 Índice de Jaccard 191, 198, 200, 205, 210
 Índices de similaridad 190, 193
 Índices de similaridad cualitativos (o binarios) 190-192
 Índices de similaridad cuantitativos 190, 192
 Individuo (problemas en la definición) 45
 Inmigración 56, 65, 72, 77, 131, 136, 141, 240, 242, 246, 251
 Interacciones entre especies 27, 45, 69, 110, 140, 159-160, 178, 303, 307
 Interacciones entre especies, clasificación 159
 Interacciones entre pares de especies 46, 159-185, 199
 Intervalo de confianza (CI) 47-49, 52, 55, 63, 186-187, 201, 203, 390-391
 Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña (IEFC) 104, 204, 259, 270, 275, 304
 IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 365
 Islas 2, 56, 81, 132, 210, 224, 231, 235-255, 280
 Isoclinas de crecimiento neto cero 161-164, 166-170, 172-173, 175-176

K

Keeling, C. 364

L

Lacustre 255
 Lavado 281, 289, 311-313, 316, 323, 326-327, 332-333
 Leslie, P. H. "George" 46
 Levins, R. A. 139, 172
 Ley de Michaelis-Menten 325
 Likens, G. E. 305, 310, 313
 Lluvia ácida 310, 350, 360

Lluvia de propágulos 141-142, 158 (véase también Modelo islas-continente)

Lluvias de barro 363
 Longitud de onda 19, 261
 Lord Kelvin 4
 Lotka, A. J. 172, 265-266
 Lovelock, J. 341-342, 351-353, 355

M

MacArthur, R. A. 3, 203, 235-236
 Macronutrientes 16
 Magnesio (elemento) 16, 313, 332, 336
 Magnesio (ion Mg^{2+}) 333, 335-336
 Malthus, T. R. 2, 66, 172
 Margalef, R. 160, 172, 186, 286, 305, 307
 Masa de un organismo (véase también biomasa) 20-21, 24-25, 33, 37-42, 260
 Masa específica foliar (MEF) 259
 Materia (ciclos en los ecosistemas) 257, 261-262, 269-270, 309-342, 353
 Materia disuelta 267, 276, 338
 Materia orgánica (MO) 15-16, 257-258, 261-262, 264-265, 267-268, 272, 275-276, 279, 281, 285, 289-290, 292, 294, 297, 306-307, 309, 311-312, 316-317, 323-326, 328-329, 344, 346-347, 349, 360, 364, 368, 370
 Materia orgánica fresca 257
 Materia orgánica seca 257, 261, 306
 Materia particulada 267, 276
 Materia, transferencias 15, 21-24 (véase también Materia)
 Matrices, operaciones aritméticas 378-379
 Matriz de coordenadas principales 196, 205
 Matriz de distancias (o disimilaridades) 193, 197-198
 Matriz (de transición) de Lefkovich 122, 123, 130-131, 133-134
 Matriz de Leslie 46, 115-118, 122-125, 132-133, 230
 Matriz de similaridades 192-194, 196-197, 205, 207
 Matriz de transición (cadenas de Markov) 215-217, 219-225, 229-231, 233
 Matsun, P. 280
 Mauna Loa, observatorio 364
 Maurer, B. 110
 Máximos y mínimos de funciones 84-86, 91, 95-97, 102, 106, 143, 152, 187, 296, 377-378
 May, Lord R. M. 84, 92, 101,
 Media aritmética (o promedio), cálculo 372, 387-388
 Mediana 372, 387-388
 Medio (externo) 7, 15-43, 46, 65, 71, 99, 132, 165, 181, 219, 228, 257, 261, 269, 279, 290, 294, 310, 341, 349, 352-353
 Medio interno 341
 Metapoblación 139-158, 172, 235, 238, 240
 Meteorización 313, 315, 323, 329, 344, 348-349, 362
 Método científico 1-3, 13
 Método de Gauss-Jordan (resolución de sistemas lineales) 379-382
 Método de la bisección (resolución numérica de ecuaciones) 382-383
 Método de la bolsa de hojarasca 289, 302, 306
 Método de la rarefacción 185-187, 200-202
 Método de las cosechas sucesivas 282, 293
 Método de Petersen 49, 52

- Método de Petersen, suposiciones 51
 Método del oxígeno (para determinar la producción en ecosistemas acuáticos) 281-282, 295-296
 Método UPGMA (de clasificación) 197-198, 200
 Métodos de clasificación jerárquicos 197-198, 200, 211
 Micronutrientes 16
 Mineralización 267, 274, 276, 309, 312, 316-318, 323-324, 328-329, 336, 338
 Mineralomasa 257-258, 336
 Minería 349-350
 Modelo científico (definición) 1-4
 Modelo conceptual 1-2, 9
 Modelo cuantitativo 3, 5, 7
 Modelo de circulación cíclica de nutrientes de Lotka 265-267
 Modelo de Dean (de mutualismo) 169-171, 173, 177, 183-184
 Modelo de dinámica del fitoplancton de Margalef 286-288, 294, 298, 299
 Modelo de facilitación (de la sucesión) 219
 Modelo de inhibición (de la sucesión) 219
 Modelo de Levins (de metapoblaciones) 142-144, 148-158
 Modelo de Levins *versus* modelo logístico 143, 156
 Modelo de Lotka y Volterra (de competencia) 159-164, 172-175, 179-181
 Modelo de Lotka y Volterra (de competencia), análisis gráfico 161-164
 Modelo de Lotka y Volterra (de competencia), soluciones en el equilibrio 161
 Modelo de Lotka y Volterra (de competencia), suposiciones 171-172
 Modelo de Lotka y Volterra (de depredación) 165-169, 172-173, 176-177, 181-183
 Modelo de Lotka y Volterra (de depredación), análisis gráfico 166-168
 Modelo de Lotka y Volterra (de depredación), efecto de la competencia intraespecífica 168-169, 173, 183
 Modelo de Lotka y Volterra (de depredación), soluciones en el equilibrio 166
 Modelo de Lotka y Volterra (de depredación), suposiciones 171-172
 Modelo de Olson 264, 289
 Modelo de Sverdrup 300
 Modelo de tolerancia (o nulo) (de la sucesión) 219
 Modelo del planeta de las margaritas (*daisyworld*) 351-353, 355, 370
 Modelo determinista *versus* estocástico 65, 71-74, 92
 Modelo exponencial continuo 65-69, 72-81, 83-86, 92-93, 97-98, 102, 109, 111-113, 135, 171-172, 371-374
 Modelo exponencial discreto 69-70, 72-73, 75
 Modelo exponencial, suposiciones 72
 Modelo islas-continente (de metapoblaciones) 140-43, 148-150, 154, 157, 238
 Modelo logístico continuo 83-87, 92-95, 97-108, 143, 156, 159, 161, 169-172
 Modelo logístico discreto 92, 94
 Modelo logístico *versus* modelo exponencial 68, 83, 86, 97, 102, 172
 Modelo logístico, suposiciones 93
 Modelo operativo 1-3
 Modelo perceptual 1-2
 Modelos deterministas 65, 71-74, 87, 92
 Modelos de circulación global (GCM) 358
 Modelos de compartimentos y flujos 257, 262-265, 269-270, 289, 294, 309, 318, 323-325, 340
 Modelos de compartimentos y flujos, suposiciones 269-270
 Modelos de crecimiento de poblaciones estructuradas 46, 109-137, 230
 Modelos de crecimiento de poblaciones estructuradas, suposiciones 123
 Modelos de sucesión 122, 213, 219
 Modelos estocásticos 65, 70-74, 77-78, 81, 123, 144-145, 155, 172, 241, 247-248
 Modelos, aplicaciones 1, 4, 7-13, 123, 220, 224, 241, 288
 Modelos, complejidad 4, 172
 Modelos, limitaciones 1, 7-13, 171-172, 184, 243, 323 (véase también Modelos, suposiciones)
 Modelos, suposiciones 4-7, 13, 49, 52, 57, 63, 65, 70, 72, 81, 93, 107, 117, 120, 141, 154, 170-172, 203, 208, 220, 249, 269, 282, 294, 365
 Módulo 45
 Montseny, estación experimental del 58, 289, 304-305, 310, 326-327, 333-334, 336, 363, 369-370
 Mortalidad 49, 63, 65-66, 69-70, 72-73, 75, 81, 83, 96-97, 102, 104, 109, 111-112, 118, 120, 124-125, 130, 133, 165-166, 227, 293, 298, 305, 312-313, 332, 355, 363, 370
 Muestra, tamaño (o número) 48-49, 63, 186-187, 192, 387
 Muestreo 46-51, 53-54, 61-64, 71, 152, 185, 187, 201-202, 249, 293, 389
 Muestreo aleatorio simple 48, 390
 Muestreo aleatorio estratificado 48-49, 54, 62
 Muestreo de poblaciones, técnicas 46-49, 51-58, 61-64
 Muestreo sistemático 48, 53
 Muestreo, representatividad 47
 Multiplicación de matrices 118, 123, 125, 131, 216, 220-221, 223-225, 288, 379
 Munroe, E. 235
 Mutualismo 159, 169-171, 173, 177, 183-184
 Mutualismo facultativo 159, 170-171, 177, 184
 Mutualismo obligado 159, 170-171, 184
- N**
 Natalidad 49, 65-66, 69, 72-73, 81, 83, 96-97, 102, 104, 136, 165, 293
 NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) 231
 Necromasa 257, 345, 347, 370
 Nicho ecológico 3, 16, 25-27, 61, 174-175, 203, 236, 303, 370
 Nicho ecológico, amplitud 61
 Nitrate (ion NO_3^-) 277, 289, 309, 314-316, 320, 326-327, 333, 335-336, 339, 346-348, 350, 353
 Nitrificación 339, 346
 Nitrógeno (N) 16, 184, 257-258, 277, 280, 298, 309, 312-317, 325-329, 332-333, 336-339, 341-342, 345-350, 353, 367-369
 Nitrógeno (N_2) 257, 346-347, 349, 351, 353, 367
 Nitrógeno orgánico disuelto (DON) 339
 Nitrógeno, ciclo global 346-348, 367-369
 Nivel de confianza (de un test) 47, 50 (véase también Nivel de significación)
 Nivel de organización 15, 228
 Nivel de significación (de un test) 62, 190, 203, 389-391, 393
 Nivel trófico 290-292, 294
 Notación matricial 116, 215, 378-380

- Nutriente 16, 21-22, 24, 38, 214, 262, 265, 267, 279, 282, 284-287, 289, 294, 298-299, 306, 309-342, 347, 349, 353, 356, 367-368
- O**
- Observaciones (en el método científico) 1-3, 7, 13, 110, 172
- Observaciones dirigidas 1
- Odum, E. P. 220, 231-232, 258, 285
- Odum, H. T. 258
- Oligotrófico (lago) 267, 299-300
- Omnívoros 279
- Ordenación de comunidades 193-197, 200, 204-205, 213 (véase también Análisis de Coordenadas Principales)
- Ordenada (o intersección) en el origen (de una recta) 98, 375, 392
- Organismo, forma y función 24-25, 27, 39-40
- Organismo, masa véase Masa de un organismo
- Organismo, tamaño y función 24-25, 27, 32-33, 36, 39-40, 42, 46, 165
- Organismos iteróparos 111
- Organismos modulares 45
- Organismos modulares, crecimiento 45
- Organismos monocárpico 111
- Organismos móviles 45, 47, 49, 51
- Organismos policárpico 111
- Organismos semélparos 111
- Organismos sésiles 47, 50
- Organismos unitarios 45
- Oxidación 16, 261, 277, 344, 346, 349, 351, 370
- Óxidos de nitrógeno (NO_x) 342, 346-347, 351, 353, 363
- Oxígeno (O₂) 16, 21, 24, 38, 41, 281-282, 289, 295-297, 306, 320, 345-346, 351, 362, 367
- P**
- Parcelas 47-48, 51, 54-56, 58-59, 61, 63, 110, 183, 188, 204, 226-227, 259-260, 270-271, 274, 283, 297, 303-305, 307, 391
- Parcelas, forma 47, 51, 54-56
- Parcelas, número 47-48, 51, 54-55, 61
- Parcelas, tamaño 47-48, 51, 54-55, 61
- Paso de tiempo 9, 28, 66, 70-71, 73, 79, 81, 115, 117, 134, 158, 215, 217, 221, 242, 247, 274, 286-288, 328
- Pearl, R. 86
- Pelágico 317
- Pelotas de *ping-pong* 5-6
- Pendiente (de una relación) 24, 67-68, 76, 89-91, 98, 143, 150, 154, 168, 236-237, 243, 245-246, 250-251, 375-377, 392-393
- Perturbación 86, 89, 99, 163-164, 175, 213, 216, 219-221, 226, 228-229, 231-232, 281, 307, 310, 312-313, 323, 353
- Pesca en España 6-7
- Pesca, efecto en poblaciones en crecimiento logístico 84, 87, 91-92, 99, 106-108
- Pinus*, especies del género 34-36, 40, 104, 183, 204, 208, 225-226, 232-233, 245, 259, 271, 306, 336
- Pirámide trófica 292, 294
- Población ecológica (definición) 45
- Población estadística 387
- Población genética 45
- Población local 139-140, 144
- Población mundial (de personas) 72, 78, 80, 103, 365
- Población, densidad absoluta *versus* relativa véase Densidad de población, absoluta *versus* relativa
- Población, estima del tamaño véase Muestreo de poblaciones, técnicas
- Población, probabilidad de extinción 72, 78, 81, 139-141, 143-144, 146-148, 150, 153, 155-157, 239
- Poblaciones cerradas 59, 63, 65, 72, 123, 139, 144
- Potamoplancton 321
- Potasio (K) 16, 313, 315-316, 325-327, 332, 336, 369
- Potasio (ion K⁺) 315-316, 326-327, 333, 335-336
- Potencia (de un test estadístico) 389
- Potencial hídrico 22-24, 26-27, 29, 34-36, 40-41
- Potencial químico 22
- Prades, estación experimental de 40, 304-305, 310-311, 314, 332, 334, 336, 338, 350-351, 363
- Precipitación (lluvia) 43, 213, 276, 300-301, 304, 306, 310-311, 313-315, 323, 326-327, 333-334, 336, 342-343, 350-351, 360, 363-364, 367, 369
- Precisión 1, 4-5, 13, 45-48, 51, 55-58, 63, 87, 92, 383
- Predicción de un modelo, capacidad de 1-2, 4, 7, 13, 323
- Presión de selección 33, 171, 175, 178
- Presión de vapor véase Déficit de presión de vapor
- Probabilidad (definición) 383-385
- Probabilidad condicionada 129, 386-387
- Probabilidad de colonización local (metapoblaciones) 141-145, 148, 151-152, 154-158
- Probabilidad de extinción de una especie 77, 236, 240-242
- Probabilidad de extinción de una población véase Población, probabilidad de extinción
- Probabilidad de extinción local (metapoblaciones) 139-148, 150-153, 155-158
- Probabilidad de persistencia regional 139-140, 143
- Probabilidad de sobrevivir en un estadio o clase de edad 115-118, 122, 124-125, 128-131
- Probabilidad de transición 122, 130-131, 133-134, 213-217, 219, 222-225, 229-231, 233
- Procesos de primer y segundo orden 220, 267-269
- Producción a lo largo de la sucesión 285-286, 297-298
- Producción bruta del ecosistema (PBE) 304
- Producción de un ecosistema (definición) 257
- Producción máxima sostenible (PMS) 87-88, 90-91, 99, 102, 107
- Producción neta de un nivel trófico 290-292
- Producción neta del ecosistema (PNE) 281-282, 304
- Producción primaria bruta (PPB) 29-30, 280-282, 285-286, 294-298, 306
- Producción primaria neta (PPN) 29-30, 66, 268, 281-286, 289-290, 292, 294-298, 301-302, 304, 306, 311, 347-349, 359-361
- Producción secundaria 279, 290-294, 305-307, 312
- Productores primarios 261, 269, 279, 281, 284, 292-293, 306, 309, 317, 320, 323, 330, 338, 347
- Propágulo 141-144, 148, 156, 158, 241-242, 247-248, 252
- Proporción (o relación) de sexos 132, 134
- Protocolo de Kyoto 366
- Proyección del tamaño poblacional 71, 74, 115, 123, 213, 221, 372-373
- Pulso de nacimientos 117
- Punto de equilibrio 86, 88-90, 96, 99, 101, 141, 143, 150, 162-164, 168, 170, 175, 323
- Punto de equilibrio, estable *versus* inestable 86, 88

Q

- Quema de combustibles fósiles 344, 356, 359, 362, 365, 367
Quercus, especies del género 41, 188-189, 204, 208,
 225-226, 259, 307, 336-337
 Quimioautótrofos 279
 Q_{10} 17-18, 29-30, 38, 289, 306-307, 338

R

- Radiación 19, 21, 25, 28, 39, 261, 344, 352-353, 357,
 359
 Radiación fotosintéticamente activa (PAR) 16, 261
 Radiación solar 15, 19, 22, 28, 32, 39, 261-262, 275,
 284-288, 294, 299-300, 306, 309, 352, 355, 377
 Radiancia 19
 Ramete 45
 Raven, P. 66
 Reacciones redox 346
 Recarga (de los acuíferos subterráneos) 276, 313
 Reciclaje (de nutrientes) 310-313, 322-323, 329, 332
 (véase también Retranslocación)
 Recursos 7-8, 15, 21, 24, 26-27, 38, 46, 66, 68, 83-84,
 93, 104, 109, 131, 159, 165, 167, 174-175, 179-180,
 214, 235, 280, 303, 359, 361
 Redes (o cadenas) tróficas 292, 309
 Reducción (reacciones de) 344, 346
 Régimen de incendios 9-13
 Regla de Bergmann 25, 33
 Regla de Darlington 236
 Regla de Hanski 46
 Regresión lineal por mínimos cuadrados 392
 Reintroducción de especies 126-127, 132
 Relación alométrica 24-25, 36-37, 41-42, 110, 259-261,
 271, 283, 304, 394
 Relación de Redfield 258, 349, 368
 Relación especies-área 235-237, 243, 246, 249-252
 Relación superficie/volumen 25, 33, 39
 Relaciones hídricas véase Economía hídrica
 Rendimientos decrecientes 93, 361
 Representatividad 47, 131, 133, 243, 262, 282, 295, 320,
 364, 392
 Reproducción 45, 70-71, 75, 79, 83, 106, 111, 117, 122,
 132, 183, 286-287, 290-291, 294, 307
 Requerimiento (de nutrientes) 312-313, 323, 329, 332, 336
 Reservas naturales, diseño 235
 Resistencia (definición) 22
 Respiración 16-18, 29-30, 38, 261, 272-273, 276,
 279-282, 285-286, 289, 294, 297-298, 304, 306-307,
 309, 314, 344
 Respiración autótrofa 280-281
 Respiración heterótrofa 280-281
 Retención 311-313, 332, 339
 Retorno 310-313, 315, 323, 329, 332
 Retranslocación 311, 323, 336 (véase también Reciclaje)
 Ríos, circulación de nutrientes 319-321, 323, 330, 337
 Riqueza (de especies) 185-187, 199, 201-203, 208,
 226-228, 231-232, 235-238, 240-243, 245-255, 303
 Riqueza de especies en el equilibrio (biogeografía insular)
 237-243, 246-248, 251-252
 Riqueza de especies en el equilibrio, efecto de la distancia
 al continente 239-241, 244-245, 248, 251-252, 255
 Riqueza de especies en el equilibrio, efecto del tamaño de
 la isla 239-241, 244-245, 248, 250-251, 253

- Riqueza local *versus* riqueza regional 250, 255
 Riqueza *versus* estabilidad de la comunidad 3, 186, 199,
 226
 Rodà, F. 305, 326

S

- Salidas hidrológicas (de un ecosistema) 313-315, 323-324,
 329-330, 334-336, 338
 Sedimentación 281, 286-288, 294, 298-300, 309, 314, 317,
 319, 321, 323-324, 333, 339, 344-345, 348, 351, 368
 Selección del hábitat 27, 148
 Selección natural 2-3, 27, 45, 56, 175, 352
 Senescencia 311
 Sensibilidad a las condiciones iniciales 11, 92, 102, 164
 Serie de Fibonacci 79
 Simberloff, D. 236-237
 Similaridad (entre comunidades) 190-194, 196-200,
 205-207
 Sistemas de ecuaciones lineales, resolución 195, 379-382
 Sobreexplotación 93, 101, 108
 Sodio (elemento) 16
 Sodio (ion Na^+) 333, 335
 Succión 22
 Sucesión 122, 186, 210, 213-222, 228-233, 285
 Sucesión primaria *versus* sucesión secundaria 213
 Sucesión y cadenas de Markov, suposiciones 214, 220
 Sucesos elementales y compuestos 383-385
 Suelo 16, 22-23, 34-36, 39-41, 46, 122, 188, 202, 213,
 231, 254, 264-265, 272-273, 276, 289, 297-298,
 306-307, 310-313, 315-317, 327-328, 332-333, 336,
 338, 344-345, 348-350, 352-353, 355-356, 361-365,
 367-368, 370
 Sulfato (ion SO_4^{2-}) 314, 333, 335-336, 349-351, 369-370
 Sulfato en exceso ($excSO_4^{2-}$) 351, 369-370
 Suma de matrices 379
 Sumidero terrestre residual (de carbono) 345
 Supervivencia 17, 26-27, 40-41, 56-57, 64, 71, 109-112,
 114-115, 118-121, 124-125, 127, 130-133, 135-136,
 146-147, 150, 155, 158, 180, 299

T

- t de Student 47, 372, 389-391
 Tabla de vida 109-121, 124-132, 134-136
 Tamaño corporal 24, 32-33, 42, 46
 Tamaño de muestra véase Muestra, tamaño
 Tamaño poblacional en el equilibrio 85, 161, 170
 Tamaño poblacional, efecto de las fluctuaciones 88
 Tamaño poblacional, oscilaciones 46, 92, 102, 167-169,
 177, 183
 Tasa de absorción 214, 320
 Tasa de colonización (en biogeografía) 237-241, 248, 251
 Tasa de colonización (en metapoblaciones) 140-141, 144,
 148-150, 153, 157
 Tasa de colonización máxima 238, 240, 248, 251
 Tasa (o constante) de descomposición 246, 276, 289,
 302-303, 306, 316, 370
 Tasa de encuentro 165
 Tasa de extinción (en biogeografía) 237-238, 240-242,
 248-249, 251
 Tasa de extinción (en metapoblaciones) 140-141, 144,
 148-150, 153
 Tasa de extinción máxima 238-239, 248, 251

- Tasa de evaporación 20, 22
 Tasa (o constante) de mineralización 267, 316-318, 274, 276, 328-329, 338
 Tasa de renovación (de las especies en una isla) 238-240, 247-248, 251-252
 Tasa de renovación (modelos de compartimentos y flujos) 268-270, 346
 Tasa discreta (o finita) de crecimiento 69-70, 73, 75, 77, 79, 81, 113
 Tasa instantánea (o intrínseca) de crecimiento 66, 68, 74-76, 80, 84, 86, 88, 95, 113-114
 Tasa instantánea de mortalidad 63, 66, 75, 109
 Tasa instantánea de natalidad 66, 75, 109, 114
 Tasa metabólica 20, 39
 Tasa reproductiva neta 112, 114, 131-133
 Taxocenosis 185
 Temperatura de la Tierra 341, 351-352, 355, 357, 364-366, 370
 Temperatura y pérdidas de calor 21, 25, 39-40
 Temperatura, balance energético 18, 21, 28, 31, 352, 357
 Temperatura, condición ambiental 17, 32-33
 Temperatura, efecto en la velocidad de los procesos 17-18, 29, 289, 296 (véase también Q_{10})
 Temperatura, efecto sobre el déficit de presión de vapor 23-24, 40
 Tensión 22
 Teorema de Bayes 386
 Teoría 1-3
 Teoría de la biogeografía insular de MacArthur y Wilson 235-241, 245-249, 251-252, 255
 Teoría de la evolución por selección natural 2-3 (véase también Selección natural)
 Teoría de la información 186, 188
 Teoría de la tensión-cohesión 22
 Terradas, J. 305
 Test de la t de Student véase t de Student
 Test de la t de Student, medidas apareadas 391-392
 Test de la χ^2 véase Chi-cuadrado
 Test estadístico (contraste de hipótesis) 388-389
 Tiempo de duplicación del tamaño poblacional 68-69, 74, 108
 Tiempo de residencia 268-270, 276, 318-319, 325, 342-343, 367
 Tiempo generacional 112-114, 131, 133
 Tilman, D. 214
 Tom y Jerry 172
 Tragedia de los comunes 93
 Transecto lineal 62
 Transpiración 16, 20, 22-23, 28-29, 34-36, 40-41, 262, 281, 313, 342, 357, 364
 Transporte lateral (en ríos) 319
 Transporte vertical (en los ecosistemas) 310, 319, 321, 323
 Trascolución (TR) 311, 333
 Turbulencia 286-288, 294, 298-300
- U**
 Usos del suelo 231, 254, 345, 349, 361, 365
- V**
 Valor propio 193-195, 206
 Valor reproductivo 118-119, 126-127
 Vapor de agua, concentración 20, 22-23, 40
 Vapor de agua, flujo 16, 20, 22, 40, 353
 Variabilidad ambiental 11-12, 17, 27, 48, 71
 Variable aleatoria 71, 387
 Variable continua 389, 392, 394
 Variable cualitativa (o categórica) 389
 Variable cuantitativa 389, 394
 Variable discreta (o discontinua) 389
 Variancia 50, 194, 387-388, 392
 Vector de estado 214-217, 220-221, 223, 233
 Vector de población 116, 118, 123, 131
 Vector propio 195
 Verhulst, P. F. 86
 Vía de los detritívoros 289-290, 292
 Vía de los herbívoros 289-290, 292
 Vitousek, P. 280
 Volatilización 281, 336
 Volterra, V. 172
 Volumen de madera 260, 270, 274
- W**
 Wallace, A. R. 2
 West, G. B. 110
 Wilson, E. O. 3-4, 236
- X**
 Xilema 22-23, 28-29, 34, 36, 38, 40, 310, 357
- Z**
 Zona afótica (oscura) 309-311, 324
 Zona fótica (iluminada) 282, 306, 309-311, 317-318, 323-324, 338
 Zonas de afloramiento 317, 345, 349
 Zooplancton 265, 274, 317-318, 323-324, 338-339

Unidades básicas SI		
Magnitud	Unidad	Símbolo
Longitud	metro	m
Tiempo	segundo	s
Masa	kilogramo	kg
Corriente eléctrica	amperio	A
Temperatura	kelvin	K
Cantidad de sustancia	mol	mol
Intensidad luminosa	candela	cd

Prefijos y símbolos para las potencias de 10		
Múltiplo	Prefijo	Símbolo
10^{18}	exa	E
10^{15}	peta	P
10^{12}	tera	T
10^9	giga	G
10^6	mega	M
10^3	quilo	k
10^2	hecto	h
10^1	deca	da
10^{-1}	deci	d
10^{-2}	centi	c
10^{-3}	mili	m
10^{-6}	micro	μ
10^{-9}	nano	n
10^{-12}	pico	p
10^{-15}	femto	f
10^{-18}	atto	a

Algunas unidades derivadas utilizadas en el libro			
Magnitud	Unidad	Símbolo	Definición
Fuerza	newton	N	$1 \text{ N} = 1 \text{ kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-2}$
Presión	pascal	Pa	$1 \text{ Pa} = 1 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-2}$
Trabajo, energía	joule	J	$1 \text{ J} = 1 \text{ N}\cdot\text{m}$
Potencia	watt	W	$1 \text{ W} = 1 \text{ J}\cdot\text{s}^{-1}$
Frecuencia	hertz	Hz	$1 \text{ Hz} = \text{s}^{-1}$

Algunas unidades de concentración usadas en el libro		
Unidad	Símbolo	Definición
molaridad	M	$1 \text{ M} = 1 \text{ mol}\cdot\text{l}^{-1}$
normalidad	N	$1 \text{ N} = 1 \text{ Eq}\cdot\text{l}^{-1}$
partes por millón	ppm o ppmv (la letra 'v' indica que relación es en volumen)	$1 \text{ ppm} = 1\cdot 10^{-6} \text{ mol}$ por mol de disolución o mezcla
partes por billón	ppb o ppbv	$1 \text{ ppb} = 1\cdot 10^{-9} \text{ mol}$ por mol de disolución o mezcla
partes por trillón	ppt o pptv	$1 \text{ ppt} = 1\cdot 10^{-12} \text{ mol}$ por mol de disolución o mezcla

