

ALBERTO RAMÍREZ GONZÁLEZ

Ecología Aplicada

Diseño
y Análisis Estadístico

COLECCIÓN ESTUDIOS DE ECOLOGÍA



UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO

ALBERTO RAMÍREZ GONZÁLEZ

ECOLOGÍA APLICADA

DISEÑO Y ANÁLISIS
ESTADÍSTICO



UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO

BOGOTÁ, D.C., 2005

FUNDACIÓN UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
Carrera 4a. No. 22-61 · PBX 2427030 · www.utadeo.edu.co

RECTOR: JAIME PINZÓN LÓPEZ
DIRECTOR EDITORIAL: ALFONSO VELASCO ROJAS
COORDINADOR DE PUBLICACIÓN: FELIPE DUQUE RUEDA

ECOLOGÍA APLICADA
Diseño y Análisis Estadístico
ISBN 958-9029-19-1

© ALBERTO RAMÍREZ GONZÁLEZ
© FUNDACIÓN UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO

Diagramación: Centro Editorial Escuela Colombiana de Ingeniería
Diseño de Cubierta: Felipe Duque Rueda

Prohibida la reproducción parcial o total de esta obra por cualquier medio,
sin autorización expresa de los propietarios de los derechos

©2005

A Isabel

Contenido

Prólogo

CAPÍTULO 1	<i>Dinámica de Poblaciones</i>	1
	1.1 Introducción	1
	1.2 Crecimiento Poblacional	2
	1.3 Interacción entre Especies	15
	Aplicaciones	24
CAPÍTULO 2	<i>Distribución Espacio-Temporal de las Poblaciones</i>	39
	2.1 Introducción	39
	2.2 Gradientes	40
	2.3 Distribución Espacial	47
	2.4 Distribución Temporal	52
	Aplicaciones	59
CAPÍTULO 3	<i>Planificación y Diseño</i>	69
	3.1 Introducción	69
	3.2 Objetivos	69
	3.3 Tipos de Estudios	69
	3.4 Evaluación Preliminar	76
	3.5 Elección de Comunidades, Taxa y Especies	77
	3.6 Elección de Variables Ambientales	79
	3.7 Diseño de Muestreo	79
	3.8 Resultados y Análisis	86
CAPÍTULO 4	<i>Tipos de Muestreo y Número de Muestras</i>	95
	4.1 Introducción	95
	4.2 Perspectiva Estadística	97
	4.3 Perspectiva Ecológica	105
	Aplicaciones	114

CAPÍTULO 5	<i>Diversidad</i>	129
	5.1 Introducción	129
	5.2 Mediciones de la Diversidad	132
	5.3 Diversidad y Estabilidad	143
	5.4 Diversidad y Contaminación	145
	Aplicaciones	151
CAPÍTULO 6	<i>Clasificación</i>	167
	6.1 Introducción	167
	6.2 Índices	170
	6.3 Representación Gráfica	175
	Aplicaciones	177
CAPÍTULO 7	<i>Ordenación</i>	193
	7.1 Introducción	193
	7.2 Análisis de Componentes Principales (ACP), Coordenadas Principales y Factores	195
	7.3 Análisis de Correspondencia y Promedio Recíproco	199
	7.4 Ordenación Polar	200
	7.5 Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS)	202
	Aplicaciones	204
CAPÍTULO 8	<i>Especies Potencialmente Indicadoras</i>	217
	8.1 Introducción	217
	8.2 Estrategias de Búsqueda	219
	Aplicaciones	229
CAPÍTULO 9	<i>Pruebas de Toxicidad</i>	239
	9.1 Introducción	239
	9.2 Toxicidad Aguda	242
	9.3 Toxicidad Crónica	249
	9.4 Diseño	255
	Aplicaciones	259
Anexo	A. <i>Análisis de Regresión Lineal Univariado</i>	273
	B. <i>Análisis de Regresión Lineal Multivariado</i>	285
	C. <i>Tablas Estadísticas</i>	291
	<i>Referencias Bibliográficas</i>	301
	<i>Índice Alfabético</i>	317
	<i>Índice de Autores</i>	321

Prólogo

El presente libro tiene como propósito servir de consulta para los biólogos y ecólogos que incursionan en el campo de la ecología. El mismo procura ser sencillo y accesible a estos profesionales, ya que su formación académica históricamente no ha dado suficiente profundidad en el conocimiento de la estadística, por lo que causa cierta dificultad o incluso aversión a quienes procuran ingresar en ella por medios propios.

La obra da cobertura a múltiples aspectos concernientes con la ecología estadística; algunos temas han sido incluidos porque hacen referencia a métodos cotidianos con atributos ampliamente demostrados; otros por cuanto aportan bases y cimientos a la teoría ecológica a pesar de que no son de aplicación regular, mientras que algunos más lo están porque han jugado un papel histórico en el contexto de esta ciencia a pesar de que hoy en día han quedado atrás.

La ecología estadística como muchas otras ciencias o incluso situaciones cotidianas, se ha visto dominada por modas que ponen en vigencia algunas técnicas de análisis que, sin embargo, de la noche a la mañana dejan de ser la panacea por la entrada en vigor de nuevos métodos más refinados aunque no necesariamente más prácticos, instructivos o útiles al ecólogo; estos últimos con el transcurso de los años se derrumban en igual medida que sus antecesores, a pesar de haberse promulgado como las más sólidas estructuras del análisis de la información ecológica.

En tal sentido, es importante que el ecólogo se actualice con los métodos vigentes pero, así mismo, sin caer en el esnobismo de suponer que la aplicación de una estadística de moda le va a proporcionar una mejor interpretación de su información, pues ello depende fundamentalmente de la amplitud de sus conocimientos. La popularización del computador ha jugado un papel esencial en este campo, pues ha puesto a disposición de esta ciencia técnicas que hace 2 ó 3 décadas eran impensables para aquellos profesionales que no se encontraban vinculados con las más grandes

instituciones. Cabe destacar que los programas de computador tan sólo realizan cálculos numéricos que le simplifican al profesional su trabajo, pero es este último quien debe conocer el propósito de las estadísticas empleadas y poseer los fundamentos suficientes para una adecuada interpretación de los resultados obtenidos.

A lo largo de este texto se resuelven numerosos ejemplos que han sido diseñados para resaltar las bondades o limitaciones de cada estadístico, los cuales se pueden seguir generalmente mediante una calculadora. Se le recomienda al lector desarrollar la mayor cantidad de ejercicios que le sea posible en la temática de su interés, para que se familiarice con los diferentes procedimientos, antes de aventurarse a utilizar programas de computador comerciales, ya que un inadecuado manejo de estos últimos o un bajo conocimiento de las técnicas en sí, pueden conducirlo a errores recurrentes y sistemáticos en el manejo y análisis de la información. Seguir los cálculos paso a paso lo integrará por el contrario con la estadística, hasta convertirse ésta en un puente sobre el cual circule en forma cotidiana.

Este libro en ninguna medida suplanta los textos de estadística general y por ello el lector deberá complementar aquellos aspectos que le generen vacíos conceptuales. Sin embargo, numerosas formulaciones han sido desarrolladas particularmente dentro del contexto de la ecología y por ello sólo se encuentran referenciadas en literatura especializada de este tipo.

La estadística al igual que una draga, una red de muestreo, unos binoculares o un computador, son instrumentos con que cuenta el ecólogo para estudiar los ecosistemas naturales, por lo que el lector deberá guardar precaución en no perderse dentro de tantos cálculos numéricos manteniendo su norte, el cual sigue siendo la biosfera, su conocimiento y protección y, porque no, la inmensa alegría que depara su estudio.

CAPÍTULO 1

Dinámica de Poblaciones

1.1 INTRODUCCIÓN

El tema de estudio de la dinámica de poblaciones son las variaciones experimentadas por las poblaciones a través del tiempo, además de evaluar su estructura social, clases de edad y distribución por sexos. Desde un punto de vista práctico, el conjunto de ecuaciones matemáticas de la dinámica de poblaciones no ha alcanzado el ajuste requerido para predecir o simular los ecosistemas naturales dada la alta incidencia estocástica que juegan en el mundo real tanto las variables ambientales como bióticas.

Las variaciones del clima por ejemplo, se realizan tácitamente en forma de probabilidades, por lo que un modelo para su estudio debe incluir condiciones de alta incertidumbre; la respuesta biótica hacia el medio ambiente, así como las interrelaciones con otras especies, también se ejecutan en forma aleatoria, e incluso parámetros más elementales, como tasa de natalidad, mortalidad, captura de nutrientes, fotosíntesis, etc., no tienen un comportamiento determinístico, aún bajo condiciones de laboratorio. Si bien estos modelos pueden ser concebidos con entradas aleatorias, la dificultad de su empleo estriba en la estimación de las probabilidades que califican a cada una de las variables utilizadas.

Adicionalmente, las funciones matemáticas utilizadas deben ser construidas bajo numerosos supuestos, que en general resultan simplistas junto a los sistemas naturales, y, por ello, no permiten su correcta predicción. A pesar de que en la ecología se usan sistemas con instrumentos formales de la teoría matemática, la naturaleza parece negarse a aceptar estas formulaciones, frecuentemente carentes de realismo, precisión y generalidad.

A manera de ejemplo, si se parte de condiciones de laboratorio donde sólo intervienen tres especies autótrofas, es posible construir un modelo matemático que describa las variaciones poblacionales de ellas; sin embargo, ¿hasta donde serán extrapolables sus resultados cuando cambien las condiciones ambientales, se agoten los nutrientes o simplemente se realice el experimento con cepas diferentes aun de las mismas especies?

En resumen, la dinámica de poblaciones confiere conceptos de gran importancia en la ecología, a la vez que aporta las bases de la existencia y la permanencia de los organismos vivos y de sus relaciones intra e interespecíficas; además, resulta de inmensa utilidad para estimar el crecimiento poblacional de una única especie. Se recomienda a los lectores que deseen ampliar sus conocimientos de dinámica poblacional, los libros de Gold (1977), Pielou (1977), Hall y Day (1977), Hutchinson (1981), Vandermeer (1981), Busenberg y Cooke (1981) y Nisbet y Gurney (1982), entre otros.

1.2 CRECIMIENTO POBLACIONAL

El crecimiento de una población puede estimarse bajo diferentes supuestos, situación que determina ecuaciones matemáticas disímiles, conducentes unas y otras de modelos que se dan en la naturaleza incluso en una misma especie y población, acorde con las condiciones prevalecientes en los recursos que la sustentan. Este tema de estudio se aborda en los siguientes parágrafos.

1.2.1 Crecimiento Exponencial

Este modelo de crecimiento poblacional resulta muy conveniente para visualizar el desempeño del individuo bajo situaciones de no interacción con otras especies, a la vez que permite introducir formulaciones de mayor complejidad, donde las condiciones impuestas se asemejan cada vez más a la realidad. Para este propósito, se toma como punto de partida un individuo con reproducción asexual, capaz de autoduplicarse en cada unidad de tiempo, que no experimenta mortalidad y que cuenta con recursos ilimitados que no restringen su propagación (véase figura 1.1a):

Tiempo	Individuos
0	1
1	2
2	4
3	8
4	16

El número de individuos o moléculas para organismos unicelulares por unidad de tiempo, se puede calcular con la expresión $N_t = 2^t$, donde N_t es el número de individuos a un tiempo dado y 2 es una constante que indica duplicación por unidad de tiempo.

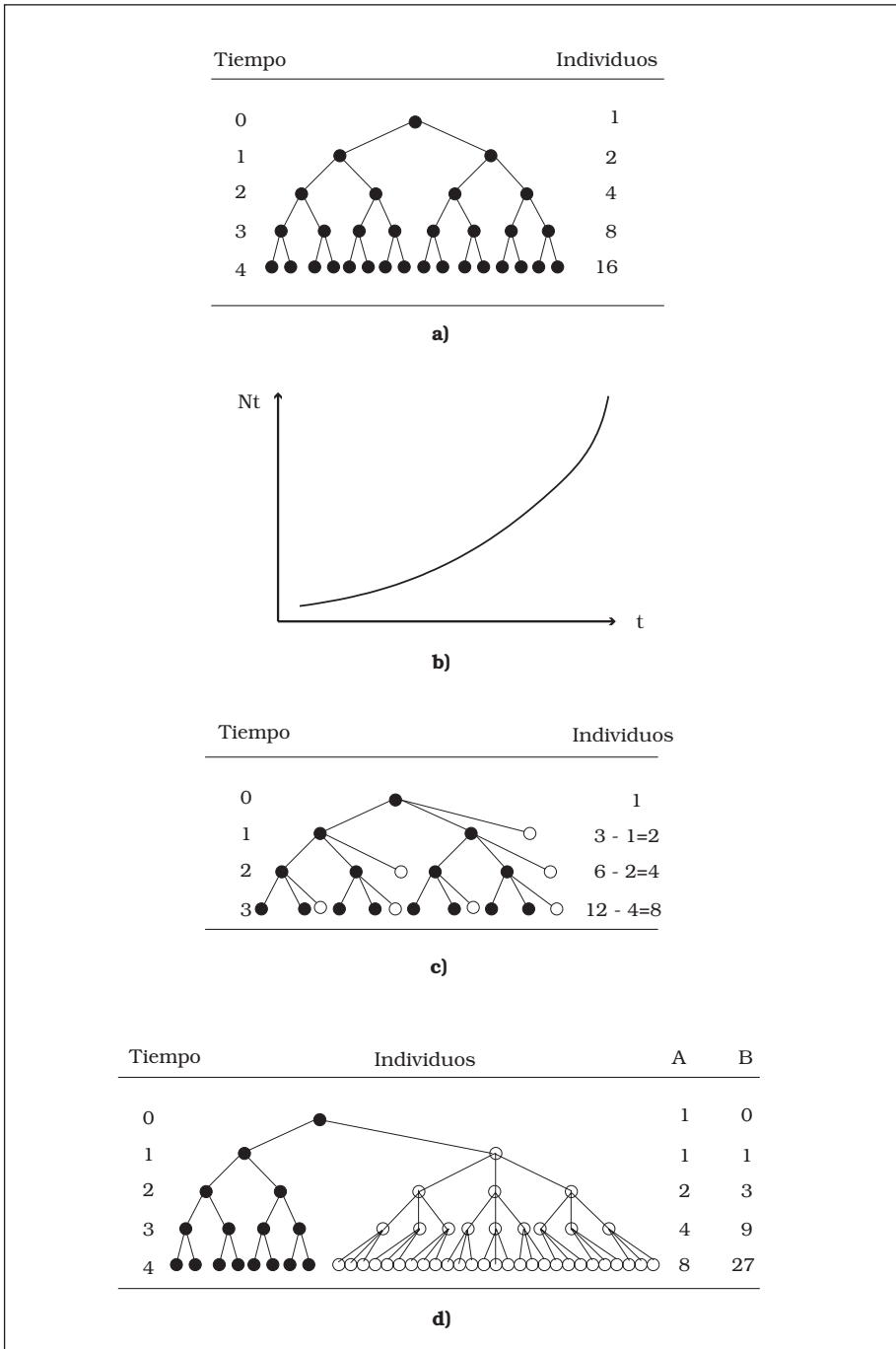


Figura 1.1 Crecimiento exponencial. a), b) Sin mortalidad; c) Con mortalidad; d) En dos especies o razas.

Ahora bien, si este individuo origina dos nuevos organismos por unidad de tiempo, la ecuación de crecimiento poblacional es $N_t = 2^t$, es decir que se puede generalizar esta expresión como $N_t = K^t$, donde K es el número de individuos que nacen por unidad de tiempo a partir de un individuo parental, incluido este último. Si se inicia el crecimiento a partir de una población cualquiera N_o , la fórmula de crecimiento exponencial se expresa como $N_t = N_o K^t$.

Adicionalmente, si el número de individuos producidos por unidad de tiempo se representa en forma exponencial, se tiene que:

$K = e^b$, donde $b = \ln K$. Así por ejemplo, si $K = 2$, $b = \ln 2 = 0,69314\dots$; si $K = 3$, $b = \ln 3 = 1,09861\dots$; si $K = 4$, $b = \ln 4 = 1,38629\dots$; y así sucesivamente, lo que permite representar el modelo de crecimiento exponencial, o ecuación malthusiana, como (véase figura 1.1.b):

$$N_t = N_o e^{bt}$$

donde b es la tasa de crecimiento per cápita.

Esta misma ecuación, que ha sido obtenida de una forma empírica, puede ser deducida de la siguiente manera: la tasa de cambio de una población es directamente proporcional a su tamaño, es decir, para poblaciones pequeñas habrá incrementos bajos, mientras que para poblaciones grandes serán mayores lo que se expresa así:

$$\frac{dN}{dt} = f(N)$$

Se establece la igualdad si se multiplica el número de individuos por la tasa de crecimiento:

$$\frac{dN}{dt} = bN$$

al integrar a ambos lados de la ecuación entre t y t_o , se tiene:

$$\ln N \Big|_{t_o}^t = bt \Big|_{t_o}^t$$

Resolviendo:

$$\ln \left(\frac{N_t}{N_o} \right) = bt$$

y aplicando exponencial a ambos lados: $N_t = N_o e^{bt}$ que corresponde a la ecuación previamente descrita.

Una segunda formulación, que permite expresar el crecimiento exponencial en forma de intervalos discretos de tiempo, es:

$$N_{t+1} = K N_t$$

Con esta ecuación se determina el tamaño poblacional a un tiempo dado como el producto entre el tamaño poblacional en el tiempo anterior y el número de organismos que se producen por unidad de tiempo.

De manera similar al procedimiento expuesto, se puede asumir una población con incremento positivo, pero con alguna mortalidad. Para ello, se parte de una molécula que se subdivide en tres en cada unidad de tiempo, pero con una de ellas muriendo a igual velocidad (véase figura 1.1c):

Tiempo	Individuos
0	1
1	3 - 1 = 2
2	6 - 2 = 4
3	12 - 4 = 8

Esta situación se puede expresar mediante la siguiente ecuación:

$$N_t = (1) (3^t) (1 - 0,333)^t$$

donde 1 representa el número de moléculas inicial, 3 el número de divisiones por unidad de tiempo, 0,333 el porcentaje de mortalidad y 1 - 0,333 el porcentaje de supervivencia.

Transformando las constantes a su forma exponencial en la misma forma que se hizo previamente se tiene:

$$N_t = 1 (e^{1,09861 t}) (e^{-0,40547 t}) = e^{(1,09861 - 0,40547)t} = e^{0,69314 t}$$

Que de manera generalizada se describe como:

$$N_t = N_o e^{(b - m)t}$$

donde m es la tasa de mortalidad individual y $r = b - m$ la tasa media de crecimiento per cápita (natalidad-mortalidad) o tasa intrínseca de crecimiento natural.

Esto también se expresa así:

$$N_t = N_o e^{rt} \quad N_{t+1} = N_t e^r$$

Paralelamente, en estudios de demografía humana se suele expresar el crecimiento de una ciudad, nación o población mundial, con base en la diferencia entre el número de nacimientos y el número de muertes que ocurren cada año por cada mil habitantes. Así, si en un año particular nacen 40 individuos y mueren 20 por cada mil habitantes, su crecimiento es de 20 por mil ($40 - 20$), cuantía equivalente a un crecimiento del 2 por ciento.

Es claro que la supervivencia y el crecimiento de una población se definen por el balance entre su tasa de reproducción y su tasa de mortalidad; por esta razón, los mecanismos de selección natural han venido trabajando desde el origen mismo de la vida, en estrategias de maximización de b , de minimización de m , o ambas, las cuales son similares a las características que definieron la biogénesis: *autocatálisis* y *estabilidad dinámica molecular* (Oparin 1968, De Rosnay 1970).

Son entonces reproducción y supervivencia los primeros y más importantes términos de referencia del campo biológico, cimientos sobre los cuales se levantan las estructuras de la competencia individual, adaptación y evolución, evaluados por selección natural en términos de la aptitud de una maquinaria capaz de persistir en el tiempo mediante la canalización de errores de copia que le permiten adaptarse a las condiciones cambiantes del entorno en que vive.

Aun cuando la selección natural ha estado enfocada básicamente a la supervivencia individual a través de la competencia entre organismos que ocupan nichos ecológicos próximos, existe una lucha más impetuosa protagonizada por aquellos individuos que ingieren los mismos alimentos, utilizan recursos de manera similar y manifiestan comportamientos comunes, es esa lucha la que se vive contra elementos de una misma especie. Así por ejemplo, lo más parecido a una lombriz es otra lombriz y la competencia que se presenta entre ellas es más ardua que con un gusano aplanado, un insecto u otros individuos pertenecientes a especies diferentes.

Ha sido precisamente este tipo de competencia de mayor presión de selección, la que ha organizado la supervivencia de las estirpes más fuertes y exigido el requerimiento de una cuota de individuos de baja aptitud, que pagan con su vida el desarrollo evolutivo.

Por ejemplo, si durante la reproducción de un individuo A se originan dos nuevos elementos A y B con ligeras diferencias entre sí, aquella que se reproduzca más rápidamente, terminará literalmente *ahogando* a su congénere, si mantienen ambas la misma tasa de mortalidad (véase figura 1.1d). Igual ocurre, si se mantiene constante la capacidad reproductiva pero se produce un cambio en la tasa de mortalidad, dado que esto implica periodos de vida más largos y con ello un número mayor de descendientes.

Tiempo	Porcentaje de A	Porcentaje de B
0	100,0	0
1	50,0	50,0
2	40,0	60,0
3	30,8	69,2
4	22,9	77,1
5	16,5	83,5
6	11,6	88,4
7	8,1	91,9
8	5,5	94,5
.	.	.
.	.	.
t	0	100,0

Ya que la supervivencia de unos u otros organismos se encuentra relacionada con sus respectivas tasas de división y muerte, la *aptitud* de un genotipo en una población se evalúa como la razón de su frecuencia de una generación a la siguiente. En el ejemplo anterior, los organismos *A* van disminuyendo su frecuencia y por tanto poseen un menor *coeficiente de aptitud* que los *B*; o para el caso, están menos adaptados.

Por esta razón, características adaptativas como ser más rápido o fuerte, poseer coloraciones crípticas o aposomáticas, estar capacitado con estructuras de defensa o ataque, como corazas, garras, dientes, toxinas, u otras, no implican un incremento en aptitud por sí mismas, sino que éstas deben establecer un diferencial reproductivo en los individuos que las poseen, para ser favorecidas por la selección natural.

La velocidad de propagación de estas características de mayor aptitud disminuye, no obstante, en la medida en que se diseminan en la población, lo que se denomina *selección de frecuencia*. La rapidez con que una característica se expande dentro de una población indica su tasa de evolución y depende, además, de factores como presión de selección, diferencial de selección, grado de aditividad y, en términos ya relativos al tiempo, de la longitud media de cada generación.

En la terminología ecológica se ha familiarizado el uso de las expresiones *estrategia r* y *estrategia k*, la primera referente a especies con alta tasa reproductiva y tiempos de vida cortos, y la segunda a bajas tasas de mortalidad pero mayor longevidad (MacArthur y Wilson 1967). Dicho de otra manera, las primeras son aquellas que a lo largo de su proceso evolutivo han enfatizado incrementos de su tasa reproductiva, por ello son especies

pioneras o generalistas, mientras las segundas han primordialmente reducido su tasa de mortalidad y alargado sus tiempos de vida, haciéndose de paso más *especialistas*.

Otras ecuaciones de amplio uso en el estudio de la dinámica poblacional, son las siguientes:

- Tasa de crecimiento per cápita para cada intervalo de tiempo:

$$r = \ln \left(\frac{N_{t+1}}{N_t} \right)$$

- Tiempo de duplicación poblacional:

$$t = \frac{\ln \left(\frac{N_t}{N_o} \right)}{r} = \frac{\ln 2}{r}$$

1.2.2 Crecimiento Dependiente de la Densidad o Logístico

En el modelo de crecimiento exponencial se asumen recursos ilimitados, lo cual es cierto bajo condiciones de laboratorio o incluso en el medio natural pero sólo por algún intervalo de tiempo, dado que el progresivo crecimiento de la población tiende a producir una reducción e incluso el agotamiento de las fuentes alimenticias. Por tal razón, sobre periodos de tiempo más largos, la tasa reproductiva disminuye y esta situación es representada por el modelo de *crecimiento dependiente de la densidad o logístico*.

Poblaciones pequeñas tienen entonces mayor velocidad de crecimiento, dada la mayor disponibilidad de recursos en alimento y espacio, en cuyo caso el modelo es inicialmente exponencial (fase de retroalimentación positi-va: más población condiciona más crecimiento); a medida que los recursos escasean, la posibilidad de reproducir se acota y la tasa de incremento per cápita se reduce (fase de retroalimentación negativa: más población condiciona menor crecimiento).

De esta forma, la curva de crecimiento dependiente de la densidad describe una sigmoidea que tiende a un límite superior K , correspondiente a la *capacidad de sostenimiento* de la población o máxima densidad que puede persistir en forma estable en ese medio; esta sigmoidea supone una inmediata reacción de la población ante la limitación de los recursos, o sea un mecanismo de retroalimentación que condiciona su crecimiento acorde

con la densidad. En algunas poblaciones se produce, además, inhibición en el crecimiento por la incidencia nociva de los propios desechos metabólicos.

La relación que describe este crecimiento se denomina ecuación logística y su forma diferencial es:

$$\frac{dN}{dT} = rN - bN^2$$

en la cual se observa, respecto al modelo de crecimiento exponencial, la inclusión de un término negativo que domina la ecuación en valores poblacionales altos.

Definiendo a b como r/K se obtiene la ecuación de Verhulst:

$$\frac{dN}{dT} = rN - \frac{rN^2}{K} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right)$$

donde r es la tasa intrínseca de crecimiento natural, K la capacidad de sostenimiento, $(K - N) / K$ la fracción que falta por crecer para alcanzar K , y $r(K - N) / K$, la tasa de crecimiento per cápita (dependiente de la densidad poblacional).

La integración del modelo diferencial conduce a las siguientes ecuaciones representadas en la figura 1.2a:

$$N_t = \frac{K}{1 + \left(\frac{K - N_o}{N_o} \right) e^{-rt}}$$

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

La primera de ellas expone las variaciones poblacionales a través del tiempo; la segunda también, pero ahora en forma de series discretas. Otra forma de describir el crecimiento logístico es mediante la ecuación:

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

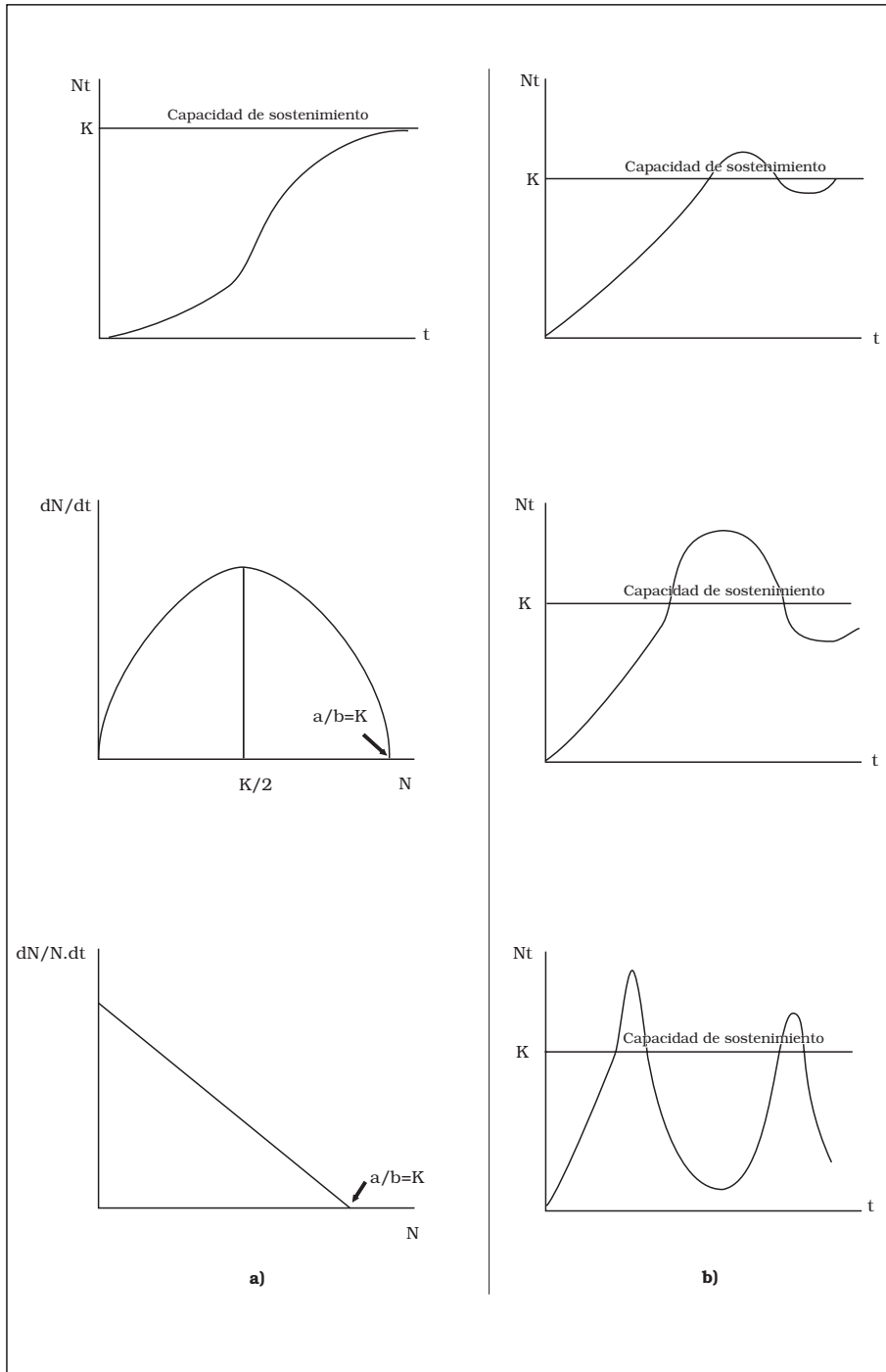


Figura 1.2 a) Crecimiento logístico; b) Crecimiento logístico tardío.

Ecuación que si bien no resulta idéntica numéricamente a las anteriores, sí expresa de manera similar un comportamiento sigmoideo, a la vez que exhibe una gran plasticidad de formas alternas. Esta ecuación fue estudiada por May (1975), quien encontró variaciones de desempeño a partir de los valores que toma r , los cuales interpretan un modelo logístico clásico, un logístico tardío asintóticamente estable, un modelo de ciclos o uno de caos.

La ecuación diferencia utilizada sobre intervalos de tiempo discreto representa también una solución próxima al crecimiento logístico:

$$N_{t+1} = N_t + \frac{dN}{dt} = N_t + \left(rN - \frac{r}{K} N^2 \right)$$

Y presenta, al igual que la anterior, amplitud de comportamientos, dependiendo del valor que tome la tasa de crecimiento intrínseca (Nisbet y Gurney 1982).

1.2.3 Crecimiento Logístico Tardío

Este modelo resulta más real que los anteriores y está sustentado por muchas investigaciones. Con éste se puede ver cómo crecimientos rápidos, con una igualmente veloz extinción de los recursos, producen colapso en la población, cayendo vertiginosamente hasta su eliminación parcial (o incluso total), para nuevamente crecer y caer, produciendo ciclos en la densidad poblacional a través del tiempo. A partir de este modelo, Meadows (1981) desarrolló simulaciones sobre la población humana y con base en ellas formuló importantes recomendaciones para reducir su crecimiento y evitar mortalidades en masa.

Si bien algunas de las ecuaciones expresadas por los investigadores muestran oscilaciones poblacionales alrededor del valor asintótico K , la siguiente ecuación resulta más conveniente para formular el crecimiento logístico tardío, en razón de la dilación en la respuesta poblacional ante el progresivo agotamiento de los recursos (véase figura 1.2b):

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

donde Δ es el tiempo de retraso en la respuesta poblacional.

1.2.4 Otros Modelos

Algunas otras ecuaciones sigmoideas propuestas en la literatura son:

- Gilpin y Ayala (1973):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left\{ 1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\phi \right\}$$

Si $\phi = 1$, la logística es simétrica; si $\phi < 1$, el punto de inflexión es anterior a $N = K/2$; si $\phi > 1$ el punto de inflexión es posterior a $N = K/2$.

- Gompertz (1825):

$$\frac{dN}{dt} = rN \ln \left(\frac{N}{K} \right)$$

- Pearl y Reed (1923):

$$N_t = \frac{K}{1 + \left(\frac{K - N_o}{N_o} \right) e^{-(r_o + r_1 t + r_2 t^2 + \dots + r_n t^n)}}$$

- Crecimiento con *cooperación*:

$$\frac{dN}{dt} = rN + bN^2 - cN^3$$

El crecimiento con cooperación es aplicable a aquellas especies fundamentalmente de características gregarias como abejas, termitas, hienas, leones u hombres entre otras, donde se beneficia el individuo cuando convive con congéneres, aunque existe naturalmente algún límite superior que limita o controla su crecimiento. La explicación ecológica a este crecimiento radica en el beneficio que reciben los genes de organismos emparentados que trabajan mancomunadamente, lo cual constituye un paso biológico de gran trascendencia, puesto que le permite a cada individuo alcanzar una mayor productividad, al capitalizar la energía que no malgasta en competencias intraespecíficas. De otro lado, le proporciona mayor eficiencia en la consecución de alimento y en la defensa ante predadores o competidores.

Distintos modelos de crecimiento han sido propuestos, ya no como una función de la densidad y la capacidad de sostenimiento, sino respecto a variables como la luz, los nutrientes, los alimentos o el espacio, que son los

limitantes directos del crecimiento. La velocidad a la cual se puede absorber o tomar un determinado recurso (por ejemplo un nutriente), se define como:

$$V = V_m \left(\frac{S}{S + K_s} \right)$$

donde V es la tasa de absorción, V_m es la máxima tasa de absorción, S la concentración del sustrato limitante y K_s la concentración del sustrato requerido para obtener la mitad de la máxima tasa de absorción ($V_m / 2$). Esta ecuación, conocida como de estado estable de Michaelis-Menten, originalmente aplicada en enzimología, fue utilizada por Monod (1950) en sus estudios de crecimiento poblacional. Con base en ella, Williams (1972) define el cambio poblacional como:

$$\frac{dM}{dt} = MV_m \left(\frac{S}{S + K_s} \right)$$

La relación más ampliamente usada para describir el efecto de la concentración de nutrientes en el crecimiento de bacterias y microalgas en estado estable es la desarrollada por Droop (1986) (Ver Goldman y McCarthy 1978, Mask 1982):

$$\mu = \bar{\mu} \left[\frac{Q - K_Q}{Q} \right]$$

donde $\bar{\mu}$ es la tasa de crecimiento para Q infinito, μ la tasa de crecimiento, Q la cuota celular o concentración media de nutrientes por célula y K_Q la mínima concentración del nutriente limitante requerido por célula.

1.2.5 Matrices de Proyección

En los modelos de crecimiento poblacional más complejos se distinguen las categorías por edad, diferenciando la tasa de crecimiento y la probabilidad de supervivencia para cada clase de edad. De este modo, se establece un vector de estado \underline{N}_t que define la distribución de la población por clases de edad en cada tiempo, y una matriz de proyección \underline{M} , que describe la probabilidad de supervivencia de un elemento de un tiempo t a un tiempo $t+1$, o sea a la clase siguiente, así como el número de elementos que nacen de cada madre en cada clase. Así, el vector de estado con m clases, en el tiempo t se escribe como:

$$\underline{N}_t = \begin{pmatrix} N_{0t} \\ N_{1t} \\ N_{2t} \\ \cdot \\ \cdot \\ \cdot \\ N_{mt} \end{pmatrix}$$

Y la matriz de proyección:

$$\underline{M} = \begin{pmatrix} G_0 & G_1 & G_2 & \dots & G_{m-1} & G_m \\ P_0 & 0 & 0 & & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 & & 0 & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & 0 & & P_{m-1} & 0 \end{pmatrix}$$

donde G_i es el número de hembras que nacen por unidad de tiempo de cada madre de la clase i y P_i la probabilidad de supervivencia de una hembra en la clase i , de un tiempo t al siguiente.

Este modelo, conocido como matriz de proyección poblacional, se simplifica si se trabaja únicamente con las hembras de especies bisexuales, asumiendo que los elementos dentro de cada clase tienen características similares y constantes a través del tiempo.

El vector de estado en el tiempo 1, es igual a $\underline{N}_1 = \underline{M} \underline{N}_0$, en el tiempo 2 a $\underline{N}_2 = \underline{M} \underline{N}_1 = \underline{M}^2 \underline{N}_0$ y en el tiempo t se generaliza como:

$$\underline{N}_t = \underline{M}^t \underline{N}_0$$

Es importante anotar, que las variaciones sobre la distribución porcentual del vector de estado se reducen a través del tiempo, hasta alcanzar una distribución de estado estable, en la cual los cambios que experimenta cada clase están acordes con la tasa de cambio poblacional y, por tanto, la tasa específica de cambio en cada categoría se hace constante.

En distribución de estado estable, y tomando el vector de estado en forma porcentual se tiene que $\underline{n}_{(t+1)} = \underline{n}_t$, o en valores absolutos $\underline{N}_{t+1} = \underline{M} \underline{N}_t = \lambda \underline{N}_t$, donde λ es un escalar denominado valor *eigen* o valor propio de la

matriz M . En estado estable y de acuerdo al modelo de crecimiento exponencial, $\lambda = K$.

1.3 INTERACCIÓN ENTRE ESPECIES

Los modelos de dinámica poblacional descritos previamente, parten del supuesto de que no existe interacción entre especies. No obstante, es posible construir modelos que permitan expresar tales interrelaciones, los cuales son tema de análisis en los siguientes párrafos.

1.3.1 Competencia entre dos Especies

El proceso evolutivo de especiación u origen de nuevas especies se realiza por la competencia intraespecífica. En ésta, individuos de una misma especie se diseminan espacialmente, formando poblaciones cuyos ambientes presentan divergencias que las impulsan a desarrollar determinadas características fenogotípicas, en razón de las condiciones particulares de cada entorno. De esta manera, especializaciones que dan lugar a razas ecotípicas generan con el tiempo distanciamientos genéticos que finalmente llegan a constituir especies diferentes, al imposibilitarse su entrecruzamiento.

La competencia es quizás el más importante término de referencia ecológico, dado que impulsa a las poblaciones a su evolución y a la naturaleza a su diversificación; de esta manera, la captación de recursos por parte de los ecosistemas se optimiza, su biomasa se hace potencialmente más alta y el sistema adquiere una estructura más compleja, donde cada vez se desperdicia una menor cantidad de material nutritivo.

Si bien en la competencia interespecífica quedan relegadas las rivalidades por jerarquía social y reproducción, otras como utilización de alimento y biotopo persisten. Es en este momento cuando aquellas especies más similares buscan alejarse, no sólo a través de la utilización de recursos diferentes, sino también evitando el encuentro mediante una segregación espacial, temporal o ambas.

Como ya se había mencionado, las especies se catalogan de acuerdo con su táctica o ardid de desarrollo evolutivo en especies de *estrategia r* y *k*. Las primeras corresponden a especies *generalistas*, *pioneras* o *colonizadoras*, quienes por su alta tasa reproductiva son capaces de arribar en primer término a cualquier espacio vacío o ambiente disponible; sus ciclos de vida son cortos y esto les permite rápidamente dar paso a nuevas generaciones. Las segundas son las especies *especialistas*, de mayor eficiencia en la utilización de recursos, y por ello competitivamente más fuertes.

Los ambientes inestables confieren alta posibilidad de persistencia a aquellas estirpes colonizadoras, pues la implantación de las especialistas se restringe por sus menores tolerancias fisiológicas. Ambientes estables permiten por el contrario la exclusión competitiva de las especies generalistas por las especialistas.

Existen situaciones en las cuales la competencia entre dos especies es tan fuerte, que la presencia de una de ellas inhibe radicalmente la llegada de la otra, por liberación de sustancias tóxicas o simplemente por la modificación de las características medioambientales; la competencia interespecífica implica la posibilidad de extinción de alguno de los competidores.

De otro lado, especies que adquieran la capacidad de predaar organismos, sustancias tóxicas o materiales de desecho, pueden hacerse competitivamente fuertes. Igual ocurre con tolerancias a condiciones extremas, bien sea ante parámetros fisicoquímicos o limitaciones de recursos (alimento, agua, luz o nutrientes). La inclusión de terceras especies dentro de la competencia juega también un papel importante; se puede evolucionar eliminando predadores o parásitos, ganando simbioses, estableciendo relaciones comensales y ampliando o reduciendo el nicho trófico, según lo que resulte más adecuado.

Por demás, la mayor presión de selección sobre alguno de los competidores puede favorecer su evolución, principalmente cuando la variabilidad genética poblacional es grande, lo cual beneficia la coexistencia mutua.

Haldane (1932) sugiere que la tasa de evolución competitiva de un ecosistema debe ser mayor en las especies *raras*, pues la mayoría de sus relaciones resultantes son de carácter interespecífico, mientras que aquellas especies comunes tienen mayor cantidad de relaciones intraespecíficas. En la medida en que las especies raras se hacen más comunes, su ventaja se va perdiendo.

Las formulaciones matemáticas que describen el efecto de competencia entre especies son prolongaciones del modelo de crecimiento poblacional dependiente de la densidad (competencia intraespecífica), al cual se añade un término de competencia interespecífica. Se define la tasa de cambio poblacional de dos especies que compiten como:

$$\frac{dN_1}{dt} = aN_1 - bN_1^2 - cN_1N_2$$

$$\frac{dN_2}{dt} = dN_2 - eN_2^2 - f N_1N_2$$

denotando con c y f el grado con que las especies dos y uno respectivamente, afectan el crecimiento de la otra especie. Si se reorganizan estas dos ecuaciones en términos de la tasa de crecimiento y la capacidad de sostenimiento de cada especie, se obtiene lo siguiente:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - \left(\frac{r_1}{K_1} \right) N_1^2 - \left(\frac{r_1}{K_1} \right) \alpha_{12} N_1 N_2$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 - \left(\frac{r_2}{K_2} \right) N_2^2 - \left(\frac{r_2}{K_2} \right) \alpha_{21} N_1 N_2$$

Factorizando se tiene que:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} \right)$$

Ecuaciones de competencia de Volterra y Gause. Los coeficientes α_{ij} corresponden a las constantes de competencia interespecífica.

En condiciones de equilibrio se tiene por demás que $dN_1/dt = dN_2/dt = 0$ y por tanto $K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2 = 0$ y $K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1 = 0$. Es decir, $K_1 = N_1 + \alpha_{12} N_2$ y $K_2 = \alpha_{21} N_1 + N_2$.

En forma matricial $\underline{K} = \underline{A} \underline{N}$, donde:

$$\underline{K} = \begin{vmatrix} K_1 \\ K_2 \end{vmatrix}, \quad \underline{A} = \begin{vmatrix} 1 & \alpha_{12} \\ \alpha_{21} & 1 \end{vmatrix} \quad \text{y} \quad \underline{N} = \begin{vmatrix} N_1 \\ N_2 \end{vmatrix}$$

La matriz \underline{A} suele llamarse *matriz de la comunidad*, *matriz levins* (Pielou 1977, Vandermeer 1981, Nisbet y Gurney 1982) o *matriz de gremio* (Hutchinson 1981).

El punto de equilibrio se establece mediante las siguientes ecuaciones:

$$N_1 = \frac{K_1 - K_2 \alpha_{12}}{1 - \alpha_{12} \alpha_{21}} = \frac{\text{determinante de } A_1}{\text{determinante de } A}$$

$$N_2 = \frac{K_2 - K_1 \alpha_{21}}{1 - \alpha_{12} \alpha_{21}} = \frac{\text{determinante de } A_2}{\text{determinante de } A}$$

De forma similar, los puntos de corte para la primera, así:

$$N_1 = 0, \quad N_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}}; \quad N_2 = 0, \quad N_1 = K_1$$

Y para la segunda del siguiente modo:

$$N_1 = 0, \quad N_2 = K_2; \quad N_2 = 0, \quad N_1 = \frac{K_2}{\alpha_{21}}$$

Cuatro casos pueden presentarse durante el estudio de la competencia entre dos especies como se ilustra en la figura 1.3:

- i. Puede ganar cualquiera de las dos especies, dependiendo de los valores poblacionales iniciales. El punto de equilibrio es inestable. En ella $K_1 > K_2/\alpha_{21}$ y $K_2 > K_1/\alpha_{12}$.
- ii. Hay coexistencia y el punto de equilibrio es estable. Con $K_1 < K_2/\alpha_{21}$ y $K_2 < K_1/\alpha_{12}$.
- iii. Para cualquier situación inicial, la especie uno siempre termina extinguiendo a la especie dos. Sus parámetros son $K_1 > K_2/\alpha_{21}$ y $K_2 < K_1/\alpha_{12}$.
- iv. Para cualquier situación inicial, la especie dos siempre termina extinguiendo a la especie uno. En contraposición a la anterior, $K_1 < K_2/\alpha_{21}$ y $K_2 > K_1/\alpha_{12}$.

Estas ecuaciones se resuelven a partir de formulaciones de crecimiento dependientes de la densidad que involucren la interacción entre las especies, es decir:

$$\begin{aligned} N_{1(t+1)} &= N_{1(t)} e^{r_1(K_1 - N_{1(t)} - \alpha_{12}N_{2(t)})/K_1} \\ N_{2(t+1)} &= N_{2(t)} e^{r_2(K_2 - N_{2(t)} - \alpha_{21}N_{1(t)})/K_2} \end{aligned}$$

Se pueden generar también otras dos ecuaciones de intervalos de tiempo discreto, a partir de la solución del modelo logístico, agregando un término referente a la competencia interespecífica γ_i :

$$N_{1(t+1)} = N_{1(t)} \left(\frac{e^{r_1}}{1 + \left(\frac{e^{r_1} - 1}{K_1} \right) N_{1(t)} + \gamma_1 N_{2(t)}} \right)$$

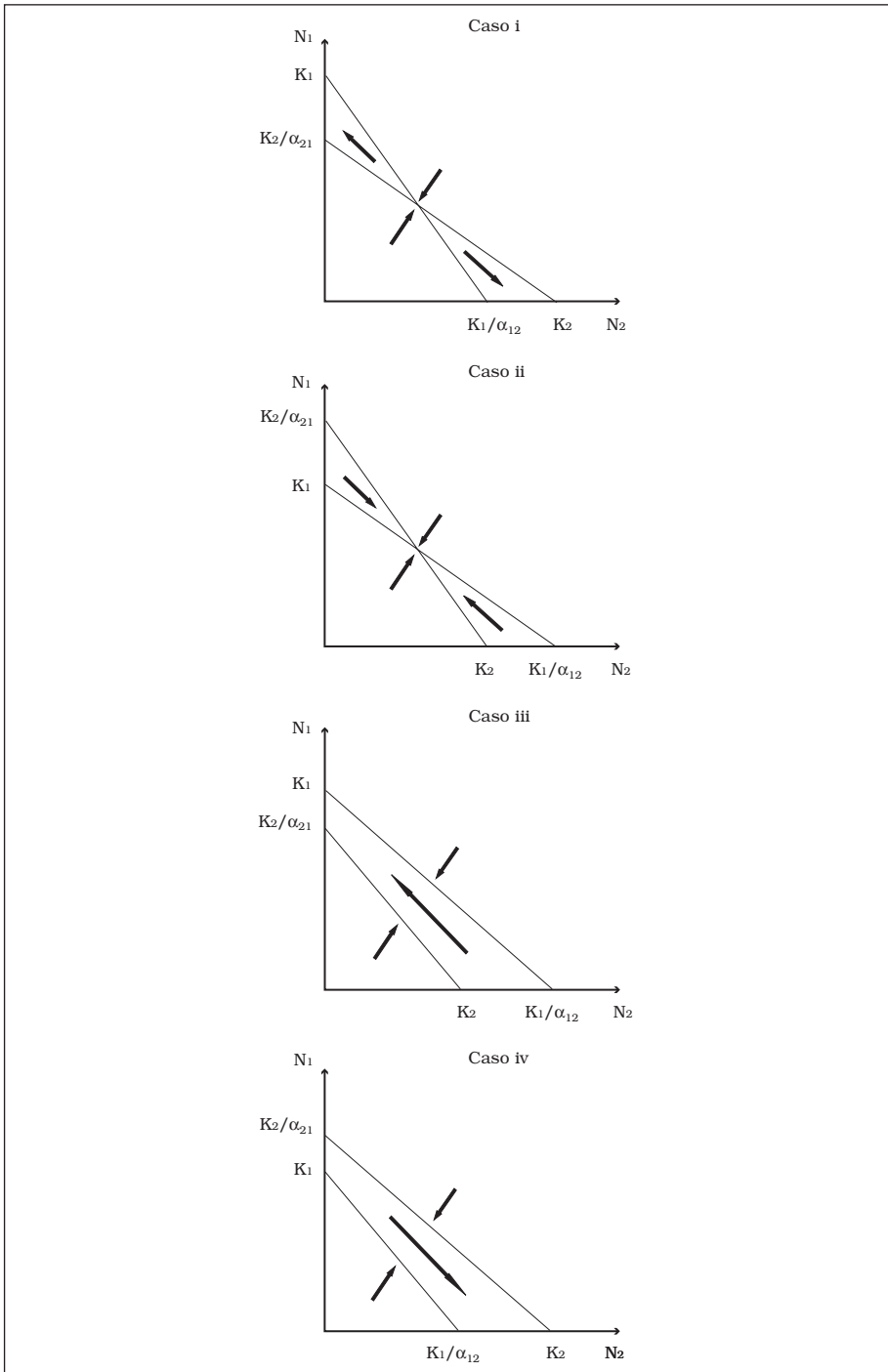


Figura 1.3 Competencia entre dos especies.

$$N_{2(t+1)} = N_{2(t)} \left(\frac{e^{r_2}}{1 + \left(\frac{e^{r_2} - 1}{K_2} \right) N_{2(t)} + \gamma_2 N_{1(t)}} \right)$$

La simplicidad de los modelos expuestos contrasta con la complejidad de los sistemas naturales, puesto que en ellos no se consideran factores ambientales, heterogeneidad espacial, gradientes y entradas aleatorias; también factores bióticos, que incluyen variabilidad genotípica, estructuras de edad, tiempos de respuesta e interacción con otras especies. Unos y otros evidencian algunas de las dificultades con las que se enfrenta el investigador al tratar de describir los procesos naturales.

Otros modelos de competencia son presentados por Ayala *et al.* (1973, en Hutchinson 1981).

1.3.2 Competencia entre K-Especies

De manera similar al procedimiento expuesto para describir la competencia entre dos especies, se pueden proyectar estas formulaciones hacia una competencia interespecífica de K especies, así:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(\frac{K_i - \sum \alpha_{ij} N_j}{K_i} \right)$$

1.3.3 Predador - Presa

Paralelamente al proceso de competencia interespecífica, la interrelación predador-presa cumple un rol categórico dentro del proceso evolutivo de las especies. Los predadores son quienes desempeñan el papel de *selectores naturales*, dado que toman las fracciones de menor idoneidad dentro de sus presas. Este fenómeno impulsa tácitamente al favorecimiento de los genotipos más difíciles de capturar y, por tanto, obliga al predador a superarse simultáneamente con su presa. De este modo, las presas evolucionan para ser menos presas y los predadores para ser más predadores.

Otra propiedad de esta importante interrelación es la de autorregular los valores poblacionales: una limitación de nutrientes abrevia el crecimiento vegetal y reduce a su vez a herbívoros y carnívoros, e inversamente, una

proliferación de nutrientes favorece a todos los niveles tróficos. La estructuración trófica del sistema se caracteriza por un ciclo de materia y un flujo de energía, cualidades que restringen o limitan el número de eslabones alimenticios de un ecosistema. De esta forma, el nivel de los últimos carnívoros presenta una biomasa tan pequeña, que no permite la existencia de un predador sobre ellos.

Cabe recordar que la acción del predador requiere detectar a su presa, perseguirla, alcanzarla, derribarla y matarla, lo cual produce de por sí un alto gasto de energía. Por esta razón, frecuentemente se evalúa la apetencia de un organismo hacia otro como la diferencia entre la energía ganada en su consumo menos la requerida para lograrlo. Numerosos cocientes que relacionan disponibilidad del alimento, consumo, asimilación y producción han sido propuestos como estimativos de eficiencias alimenticias, haciéndose extensibles a relaciones de productividad como el caso de producción / respiración y producción / biomasa.

La evolución tiende a favorecer la *eurifagia* o consumo de múltiples alimentos en ambientes fluctuantes en contraposición a una menor eficiencia, mientras que en ambientes estables se incrementa la *estenofagia*, maximizando así la productividad. De este modo, en los primeros el sistema trófico es de tipo *red* y en los segundos de tipo *cadena*; en estos últimos se limita el número de vías de intercomunicación y en consecuencia la capacidad homeostática, tal es el caso de ecosistemas tropicales como bosques y arrecifes coralinos.

El modelo matemático más sencillo que relaciona a dos especies, una predador y otra presa, es el de Lotka y Volterra (véase figura 1.4):

$$\frac{dN_p}{dt} = aN_p - bN_pN_D$$

$$\frac{dN_D}{dt} = cN_pN_D - dN_D$$

donde N_p es el número de presas, N_D el número de predadores, a la tasa de crecimiento de la presa en ausencia del predador, bN_D la reducción que causa el predador en la presa, d la tasa de mortalidad del predador y cN_p la tasa de crecimiento del predador, proporcional a los encuentros con las presas.

Deben notarse las limitaciones de este modelo, dado que términos de retroalimentación por competencia intraespecífica no se presentan para presas ni predadores. De igual modo, se relacionan en forma lineal las tasas

de crecimiento, lo cual no siempre ocurre en la naturaleza. Son válidas, por demás, otras razones que restringen su aplicabilidad ya expuestas anteriormente para el caso de competencia.

De manera general, según el tipo de interrelación entre dos especies, se asigna el signo a cada uno de los coeficientes cruzados tal como se ilustra a continuación:

α_{12}	α_{21}	Interrelación
+	+	Mutualismo
+	0	Comensalismo
+	-	Predación, parasitismo
0	0	Neutralidad
0	-	Amensalismo
-	-	Competencia

Habitualmente, los efectos de interacción entre diferentes variables se representan como un efecto multiplicativo de acuerdo con la ley de acción de masas, es decir, se asume un cambio proporcional al producto de elementos que se interrelacionan entre sí. Estas relaciones, no obstante, suelen ser aún más complicadas (Margalef 1977).

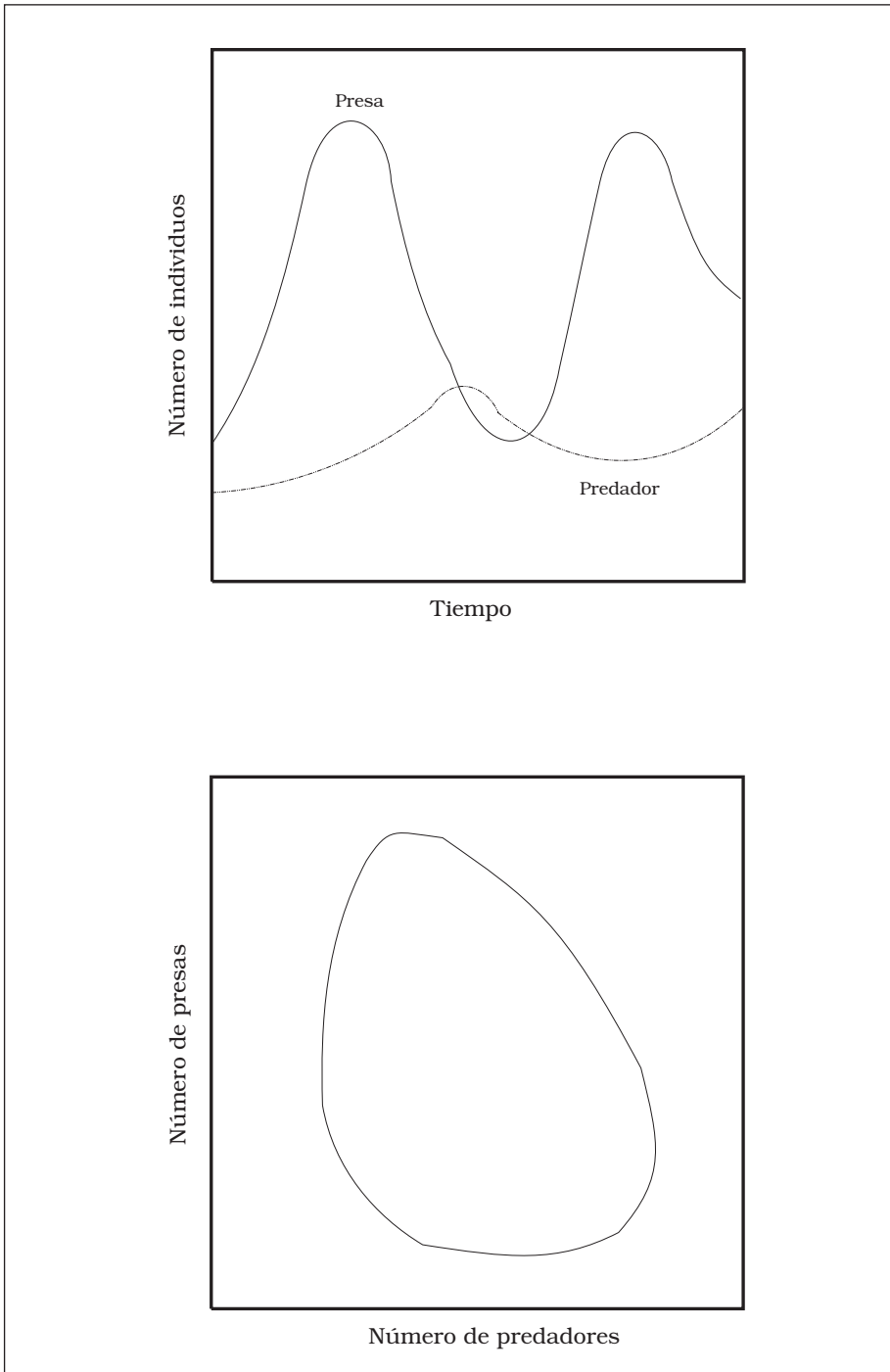


Figura 1.4 Relación predador- presa.

ECOLOGÍA APLICADA constituye el primer texto desarrollado en el país que aborda la ecología con un enfoque estadístico. Es un libro de inmensurable valor académico para todos aquellos biólogos y ecólogos que desean incursionar y profundizar en esta ciencia.

El lector se incorporará de manera fácil con el manejo numérico gracias a los múltiples ejercicios resueltos que encontrará a lo largo de toda la obra. Los mismos han sido diseñados para resaltar las bondades y debilidades de las diferentes formulaciones, índices o análisis estadísticos propuestos, de tal manera que al finalizar el mismo, el profesional estará en capacidad de diseñar, ejecutar y evaluar investigaciones con el más alto rigor científico.

Son nueve capítulos que dan una amplia cobertura al estudio de la estructura de los ecosistemas naturales y a su relación con los gradientes ambientales, incluidas aquellas variables causantes de problemas de contaminación. Comprende tópicos tales como Dinámica de Poblaciones, Distribución Espacial y Temporal, Muestreo, Diversidad, Análisis de Clasificación y Ordenación, Búsqueda de Especies con Potencial Indicador y Bioensayos.



www.utadeo.edu.co

