

# ¿QUÉ PASARÍA SI...?

## MODELOS MATEMÁTICOS EN ECOLOGÍA

*Analizamos el concepto de modelo y su uso en ciencias, y mostramos el desarrollo de un modelo matemático construido para entender la relación entre el avance de arbustos y las variaciones ambientales.*

**Mónica I. de Torres Curth, Luciana Ghermandi y Carolina Biscayart**

### ¿Qué es un modelo?

La palabra *modelo* tiene diferentes acepciones en distintos ámbitos como el de la moda o el arte. En estos casos, el modelo es un arquetipo o punto de referencia, es una propuesta que tiene una serie de características que se consideran dignas de imitar o reproducir. Generalmente, el modelo ilustra una situación deseable de ser analizada y puesta en práctica, o bien de interés para adaptarla a otras características del entorno. En el ámbito de las ciencias, sobre todo en ciencias aplicadas, un modelo es el resultado del proceso de generar una representación abstracta y conceptual de un fenómeno o un sistema. Esta representación puede adoptar varias formas, como ser gráfica, física o matemática. El objetivo de los modelos en estos casos, es analizar, describir, explicar y simular la forma en que esos fenómenos o sistemas funcionan. Esto puede permitir explorar, controlar y proyectar su funcionamiento bajo diferentes condiciones. En ocasiones, los modelos pueden proveer pautas para optimizar el funcionamiento de los sistemas. El desa-

rollo y análisis de modelos es una parte esencial de toda actividad científica.

En particular, los modelos matemáticos son construcciones abstractas que sintetizan el funcionamiento dinámico de un sistema, a partir de la identificación de los elementos más relevantes. En estos modelos, tanto esos elementos como sus relaciones están expresados en términos matemáticos. El proceso que lleva a la construcción de estas representaciones requiere de un profundo conocimiento del sistema, de los actores principales en su dinámica y de la forma en que éstos interactúan e influyen sobre otros, o sobre los procesos o subsistemas. Esta identificación de los principales elementos que gobiernan la dinámica del sistema que se pretende modelar deja obviamente de lado otros elementos que, o bien se consideran menos importantes (se sabe que están presentes pero se estima que su influencia es menor o poco relevante en relación al resto), o se desconocen, ya sea en sí mismos o en la forma en que podrían influir en este sistema. Por ello, un modelo siempre es una simplificación del sistema que se modela, aunque destaca sus elementos sobresalientes. El modelo matemático es una formulación de un modelo conceptual haciendo uso de herramientas matemáticas (en general, ecuaciones o inecuaciones que vinculan funciones y variables).

De todos los modelos posibles (que son infinitos), ¿cómo elegir? Un criterio a usar es la Navaja de Occam (u Ockham) o principio de economía o de parsimonia. Este principio hace referencia a un tipo de razonamiento basado en una premisa muy simple: *en igualdad de condiciones, la solución más sencilla es probablemente la correcta*. Este postulado señala (en latín) *entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem*, cuyo significado es «no ha de presumirse la existencia de más cosas que las absolutamente necesarias». Cada elemento extra que se agrega en el modelo conceptual lleva a una componente más en la formulación matemática del mismo, y modelos más complejos son matemáticamente más difíciles de tratar. Por lo tanto es necesario siempre evaluar si la adición de un nuevo elemento mejora cualitativamente los resultados del modelo en relación al esfuerzo que representa su formulación y manejo. Estas restricciones que se imponen en la descripción del sistema cons-

**Palabras clave:** modelos matemáticos, arbustización, pastizales, Patagonia.

#### Mónica I. de Torres Curth <sup>(1,2)</sup>

Mgr. en Enseñanza de las Ciencias Exactas y Naturales, Univ. Nac. del Comahue, Argentina.  
detorres@crub.uncoma.edu.ar

#### Luciana Ghermandi <sup>(1,2,3)</sup>

Dra. en Biología, Univ. Nac. del Comahue, Argentina.  
lgherman@crub.uncoma.edu.ar

#### Carolina Biscayart <sup>(1)</sup>

Mgr. en Matemática, Univ. Nac. del Comahue, Argentina.  
cbiscaya@crub.uncoma.edu.ar

<sup>(1)</sup> Centro Reg. Univ. Bariloche, Univ. Nac. del Comahue, Argentina.

<sup>(2)</sup> Inst. de Invest. en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), Argentina.

<sup>(3)</sup> Cjo. de Invest. Científicas y Técnicas, (CONICET), Argentina.

Recibido: 15/09/2009. Aceptado: 03/03/2010.

tituyen el conjunto de los *supuestos* del modelo. Los supuestos se refieren a todas las condiciones bajo las cuales se definen los componentes del modelo. Más adelante volveremos a hacer referencia a los supuestos en el desarrollo de un ejemplo.

Su construcción, que como ya dijimos es el resultado del conocimiento del sistema, de sus componentes y relaciones, incluye *datos*. Estos datos generalmente provienen de experimentos de laboratorio y observaciones de campo, o de resultados alcanzados con anterioridad. El conocimiento previo que el investigador tiene del sistema permite contrastar los resultados teóricos (el modelo conceptual y las hipótesis de funcionamiento del sistema) con lo que se observa en la realidad. Una vez que sabemos que el modelo «funciona» en esta realidad, podemos ponerlo a funcionar en otros escenarios hipotéticos, que nos permitan contestar la pregunta «¿qué pasaría si...?».

En muchos casos los investigadores desearán comparar los resultados del modelo propuesto con datos obtenidos de forma empírica. Esta parte del proceso, llamada validación, no siempre es posible, pero cuando lo es, ciertamente completa el modelo y de alguna manera permite evaluar la calidad del mismo.

### ¿Predecir o proyectar?

La capacidad de predecir es la facultad de anticipar una respuesta en el tiempo. Por ejemplo, los horóscopos son una práctica milenaria basada en la observación que los astrólogos hacían del cielo en el momento de nacer una persona, para adivinar su porvenir y, basándose en el signo zodiacal de las personas, predecir su futuro. Las predicciones también tienen lugar en el ámbito de la ciencia. Por ejemplo, los modelos de pronóstico meteorológico logran predecir el estado del tiempo en los días sucesivos con algún margen de error, más pequeño cuanto más próxima en el tiempo es la predicción. En medicina, los modelos de predicción tienen como objetivo principal encontrar el grupo de factores de riesgo que tengan la mejor capacidad predictiva de un resultado específico. Sin embargo, hay otros modelos cuyo objeto no es predecir. Por ejemplo, el velocímetro de un auto es, en un sentido amplio, un modelo que en una forma analógica resume el movimiento del vehículo en un camino. Su lectura en un instante y en un determinado lugar no «predice» que dentro de una hora estaremos a tantos kilómetros de ese sitio, sino que tiene por objeto dar una forma de evaluar la situación en ese mismo instante. Lo que dice el velocímetro es que si todas las condiciones se mantuvieran inalteradas (sin frenadas, sin paradas a sacar una foto, sin curvas, contra curvas, subidas y bajadas) el vehículo avanzaría esa cantidad de kilómetros en esa cantidad de tiempo. En algún sentido, podríamos decir que el objetivo de este sencillo modelo es hacer una descripción de «cómo

sería si». Otro ejemplo de esto lo dan los modelos del funcionamiento del universo, que manejan escalas de tiempo inimaginables. En escalas cósmicas, hay modelos que permiten reconstruir escenarios como el inicio del universo, tanto como de eventos que sucederán miles de millones de años en el futuro. No importa si sucedieron o sucederán. Lo que nos permiten estos modelos es la posibilidad de estudiar fenómenos que están más allá de nuestro alcance físico y temporal, pero que pueden aportar al conocimiento de cómo funcionan las cosas hoy.

Un ejemplo de esto es un modelo que muestra cómo dentro de 4.500 millones de años, nuestra galaxia, la Vía Láctea, y su vecina Andrómeda, que se están aproximando a una velocidad de unos 300 km/s (más o menos un millón de kilómetros por hora) empezarán a colisionar. La colisión se prolongará durante varios millones de años y terminará generando una nueva galaxia espiralada que se ha bautizado con el nombre de «Lactrómeda». Como predicción (¡vamos a morir!), resulta poco interesante (recordar que los dinosaurios poblaban la tierra hace sólo 65 millones de años), pero como proyección sí lo es, porque aporta a la comprensión de cómo es el funcionamiento del vasto universo en el que vivimos.

Las proyecciones de los modelos pueden ser a escalas astronómicas como es el caso del modelo anterior, o a tiempos más modestos, como unos cuantos años, pero, en cualquier caso, suelen ser tiempos más largos que los tiempos que toman la observación y la experimentación, y su interés fundamental radica en la posibilidad de entender cómo funcionarían las cosas en distintos escenarios posibles.

### Los modelos demográficos: proyecciones a largo plazo

La demografía es una disciplina que estudia las características de las poblaciones en cuanto a su estructura y a sus aspectos dinámicos. Un tipo particular de modelos matemáticos son los llamados *modelos demográficos*, modelos de formulación matemática cuyo objeto es el estudio de la dinámica demográfica de poblaciones. En general, estas características se refieren a la natalidad, la mortalidad, la distribución, la densidad poblacional, el crecimiento, el sexo, la edad, el estado sanitario, la esperanza de vida y las migraciones, entre otros. Clásicamente, los objetos de estudio de los modelos demográficos son las poblaciones humanas. Pero en una concepción más amplia, también se puede hablar de demografía en ecología de poblaciones no humanas, donde interesa estudiar la dinámica de un conjunto de individuos que pertenecen a la misma especie y que ocupan el mismo hábitat. Los modelos demográficos se basan en el conocimiento del ciclo de vida de los organismos que constituyen la población. Requieren además, del aná-

**Figura 1: El palo piche forma de matorrales a media ladera que pueden ocupar desde unas pocas decenas de metros cuadrados hasta varias hectáreas.**

lisis de cómo influyen las características del ambiente en los parámetros demográficos que determinan el tamaño y la evolución de la población, como son especialmente la natalidad y la mortalidad.

### Un modelo demográfico para una especie de la Patagonia

Los modelos demográficos pueden ser útiles para responder a preguntas de diversa índole. El ejemplo que desarrollaremos a continuación se refiere a la construcción y análisis de un modelo demográfico para una especie nativa de la estepa patagónica. Estudiamos sus implicancias tanto a escala de población y paisaje, como desde el punto de vista productivo. En ambientes de estepa, que se caracterizan por el desarrollo de comunidades dominadas por pastos que cohabitan con varias especies de arbustos, un problema sobre el que se ha puesto atención en los últimos años es la expansión de arbustos sobre la matriz del pastizal, conocida como *arbustización*. Este término es usado para describir los cambios en la fisonomía del paisaje en los que los arbustos muestran un aumento sustancial en



Foto: A. Ruete

su densidad. Este fenómeno, que suele asociarse a la ocurrencia de disturbios como las remociones de suelo y los incendios, provoca un aumento de la cantidad de arbustos. Éstos son plantas que en general el ganado no consume, lo cual provoca un decrecimiento de la productividad del pastizal, con una concomitante reducción de la capacidad de carga de ganado y la reducción del valor de este ambiente como unidad productiva. Otro problema que preocupa desde el punto de vista ecológico es la pérdida de biodiversidad (una propiedad muy valorada de los ecosistemas) ya que los matorrales suelen ser ambientes más simplificados que los pastizales.

En términos generales, la ocurrencia de disturbios y de variaciones climáticas interanuales provoca cambios en las características de un ambiente, configurándose nuevos escenarios de desarrollo de las comunidades vegetales. A su vez, a nivel poblacional, la dinámica de las especies que constituyen la comunidad está regulada por las respuestas individuales a estos cambios.

¿Qué pasa en la estepa norpatagónica? Algunos estudios sugieren que el fuego podría favorecer la expansión de los arbustos. En este ambiente, la heterogeneidad espacial y los fuegos recurrentes crean un mosaico de vegetación formado por pastos y matorrales de *Fabiana imbricata*. Se trata de un arbusto nativo conocido como *palo piche* (ver Figura 1), cuya distribución se extiende desde el sur de Mendoza hasta el centro de Chubut en la Argentina y desde Atacama hasta Valdivia en Chile.

Esta especie se distribuye espacialmente en forma de matorrales en la media ladera (ver Figura 2), en el



Foto: A. Ruete

**Figura 2: El palo piche es un arbusto nativo que crece en la estepa norpatagónica.**

**Figura 3: El palo piche produce flores de color blanco o violáceo durante la primavera.**



Foto: A. Ruede

quiebre de la pendiente, cubriendo áreas variables, desde pocas decenas de metros cuadrados hasta varias hectáreas, con una cobertura superior al 50%. Es un arbusto que puede alcanzar hasta 3 metros de altura y que se regenera casi exclusivamente por semillas. Florece en primavera (ver Figura 3) y fructifica en otoño, produciendo alrededor de 200.000 semillas por adulto, muy pequeñas y longevas, que se acumulan en el suelo pudiendo permanecer latentes por muchos años (se estima unos 80) a la espera de las condiciones adecuadas para germinar. En los matorrales maduros de palo piche la germinación de nuevas plántulas (fenómeno que usualmente se denomina «reclutamiento») es extremadamente baja. En enero de 1999 ocurrió en la región un incendio de grandes dimensiones que afectó severamente el ambiente. En la primavera posterior a ese incendio, que fue muy lluviosa, se detectó una alta tasa de germinación de semillas de palo piche. Estos nuevos «focos» de arbustización fueron monitoreados durante nueve años. Dos años después del fuego no se observó más reclutamiento. Esto podría apoyar la hipótesis de que este arbusto necesita de algún requerimiento relacionado con el fuego combinado con abundantes precipitaciones en primavera para germinar.

Las variaciones climáticas pueden asociarse a los eventos El Niño-La Niña. Durante un episodio El Niño, en ciertas regiones del mundo la precipitación puede incrementarse dramáticamente llegando a ser hasta

cuatro veces más abundante que el promedio, mientras que en otras regiones se registran severas sequías. La fase siguiente, conocida como La Niña, produce patrones climáticos opuestos. En el noroeste de la Patagonia se registran inviernos y primaveras muy lluviosos durante El Niño y veranos secos y calurosos durante la fase La Niña. Como ya mencionamos, las precipitaciones abundantes de primavera favorecen la germinación de las semillas presentes en el suelo, y también permiten una mayor acumulación de biomasa, que se transforma en combustible potencialmente disponible para los incendios en los veranos secos y calurosos. En esta región, en los últimos 100 años el régimen de fuego ha sido afectado tanto por la variación climática como por la actividad del hombre.

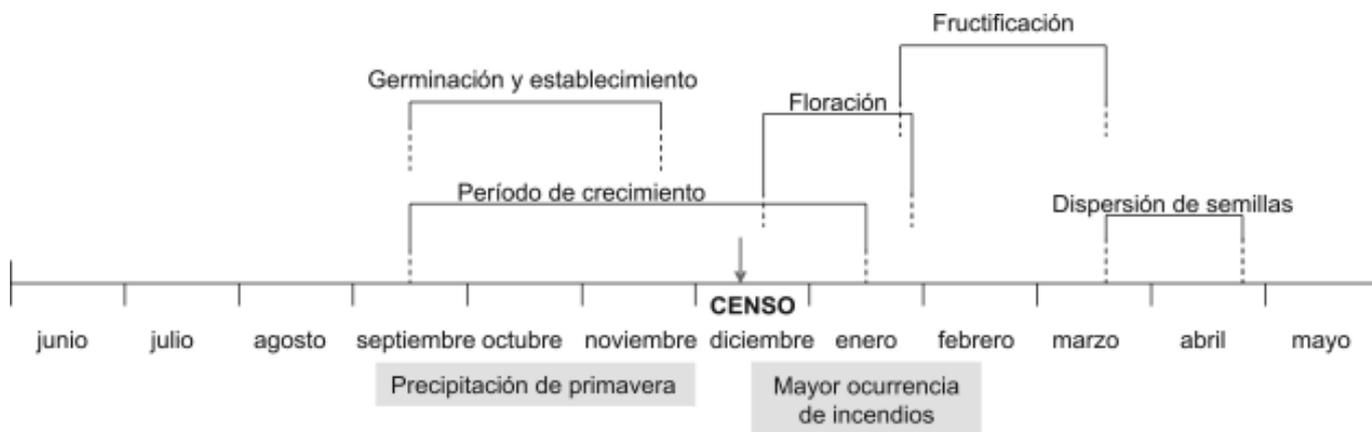
La forma en que las variaciones en el ambiente influyen en la dinámica a largo plazo de las poblaciones vegetales es difícil de evaluar experimentalmente: por una parte, porque los tiempos involucrados son largos, y por otra, porque tanto la ocurrencia de incendios como los cambios en los regímenes de precipitación tienen un componente aleatorio. Los resultados experimentales realizados en invernaderos y las mediciones de campo sugieren que la combinación de un incendio en el verano seguido de una primavera con precipitaciones abundantes, es el conjunto de condiciones más favorable para el reclutamiento de nuevos individuos de palo piche. Por otra parte, la mortalidad de individuos juveniles y adultos por razones ajenas al fuego es muy baja para esta especie.

¿De qué manera las distintas frecuencias de fuego combinadas con variaciones climáticas podrían influir en el avance o retroceso de la población del palo piche?

A través de la construcción de un modelo demográfico que involucra variaciones en la frecuencia de fuego, desde un incendio por año hasta la exclusión total de fuego, y variaciones en las precipitaciones de primavera, asociadas a la frecuencia actual de los eventos El Niño, pudimos contestar a la pregunta ¿qué pasaría si...?

### ¿Cómo hicimos el modelo?

El modelo consta de dos partes. La primera consistió en el modelado de la dinámica del ambiente, desde el punto de vista de la ocurrencia de incendios y de la abundancia de las precipitaciones de primavera. La



**Figura 4: Esquema conceptual de la época de ocurrencia de incendios, precipitación de primavera, la ubicación de los censos y fenología del palo piche a lo largo del año. Modificado de A. Ruete.**

segunda, en el estudio y análisis del ciclo de vida de la planta y su respuesta a las distintas condiciones ambientales en las que se podría encontrar.

**La dinámica del ambiente**

El «ambiente» es un concepto muy amplio, y su descripción involucra una enorme cantidad de variables físicas como, por ejemplo, la temperatura, la precipitación, algunas características del suelo (como la composición química, la porosidad, el tipo), la topografía, la presencia de disturbios y factores (bióticos como la presencia de ganado y otros herbívoros) o la competencia con otras especies. Un primer supuesto muy importante de nuestro modelo es que dos factores considerados como «descriptores» del ambiente (el fuego y las precipitaciones de primavera) son los más relevantes en la dinámica de la población que estamos estudiando. Este supuesto tiene un soporte en el conocimiento que los ecólogos han alcanzado del funcionamiento de este sistema. También le da al modelo una ventaja, ya que la inclusión de muchas variables o factores podría dificultar innecesariamente su formulación y análisis. Para cada caso (el fuego y la lluvia), tomamos dos posibilidades: se produce un incendio en el verano que afecta la población, o no se produce, y la primavera posterior a ese verano es especialmente lluviosa o no lo es (en este caso la llamamos «primavera normal»). Esto conduce a cuatro tipos de ambiente, que llamamos «estados ambientales»: incendio más primavera lluviosa, incendio más primavera normal, sin incendio más primavera lluviosa, y sin incendio más primavera normal. Estos posibles estados ambientales se suceden de un año a otro. ¿De qué manera? Dependiendo de dos cosas: de la probabilidad de ocurrencia de un incendio y de la probabilidad de que una primavera sea especialmente húmeda. Los incendios tienen un componente humano, además del natural, de manera que la probabilidad de ocurrencia de un fuego podría variar por diversas razones. Debido a la intervención del hombre, la frecuencia de incendios

podría aumentar, incluso hasta una vez al año. Pero también podría adoptarse la política de exclusión de fuego desde un punto de vista, si se quiere, conservacionista. Entre quemar todos los años y promover la exclusión de fuego, hay muchas posibilidades. Por su parte, como ya hemos mencionado, las precipitaciones de primavera se asocian en esta región a los eventos El Niño. De acuerdo a los registros de los últimos 20 años, se estima que podría esperarse una primavera especialmente húmeda cada 4 años.

Este análisis nos permitió imaginar varios «escenarios» hipotéticos, variando la frecuencia de fuego, desde un incendio por año hasta la exclusión total. Dentro de cada escenario, simulamos una secuencia de años muy larga con características propias relacionadas con estas probabilidades. Estas simulaciones «modelan» la dinámica del ambiente en diferentes situaciones posibles.

**La dinámica de la población**

El ciclo de vida de las plantas es un fenómeno complejo. La planta nace al germinar una semilla, se establece en un sitio, crece, alcanza su madurez reproductiva, produce semillas, envejece y muere. Este proceso general presenta variaciones individuales, por lo que en nuestro modelo aparece el segundo supuesto: se considerará un ciclo de vida «promedio» para todos los individuos de la población, suponiendo que todos tendrán la misma probabilidad de nacer, crecer, reproducirse y morir, bajo el mismo conjunto de condiciones ambientales.

Aunque este es un proceso continuo, las características de nuestro modelo requieren considerar «etapas» en el ciclo de vida, bien diferenciadas y criteriosamente elegidas. Tenemos aquí un tercer supuesto: la división del ciclo de vida en etapas es adecuada, y la elegida es la mejor posible. En algunas especies (como los insectos) las etapas están claramente definidas por las características del ciclo de vida (en ese caso: huevo, larva, pupa y adulto), pero en

**Figura 5: Plántula del primer año germinada en la primavera de 1999 posterior a un incendio ocurrido en enero de ese mismo año.**

**Figura 6: Planta juvenil de palo piche. Ha desarrollado un sistema de raíces fuerte y profundo pero aún no produce flores ni semillas.**

**Figura 7: Planta adulta de palo piche en flor. Esta planta puede alcanzar de dos a tres metros de altura pudiendo desarrollar un diámetro de copa de hasta cuatro metros.**



Foto: J. Franzese



Foto: L. Ghermandi



Foto: A. Ruede

otras, como en el caso del palo piche, se debieron tomar decisiones de «corte». Partimos el ciclo de vida en cuatro etapas usando un criterio que combina el estatus reproductivo con la vulnerabilidad a las condiciones del ambiente. Así, las etapas fueron: «plántulas del presente año», «plántulas del año anterior», «juveniles» y «adultos».

El nuestro es un modelo que utiliza al tiempo como una variable discreta, esto es, supone que el tiempo se mide en unidades bien definidas que coinciden con los censos en los cuales se mide el estatus de la población. En este caso, la unidad de tiempo elegida fue de un año, y los censos poblacionales se realizaron en el mes de diciembre (ver Figura 4). Las semillas germinan en primavera, de modo que cuando se va al campo, uno puede encontrarse con plántulas que han germinado en esa primavera (que constituyen la primera clase) (ver Figura 5), y plántulas que han germinado en la primavera del año anterior y ya han pasado un invierno (que constituyen la segunda clase). Lo que distingue a estas dos clases es que las plántulas pertenecientes a la segunda ya han sobrevivido al estrés del verano y al rigor del invierno, mientras que las plántulas de la primera son mucho más vulnerables. También nos encontraremos con plantas que ya han sobrevivido a más de un invierno. Estas plantas ya han desarrollado un sistema de raíces profundo, que les permite sobrevivir al clima desfavorable. Estas plantas pueden separarse en dos clases según su estado reproductivo: los juveniles (no reproductivos) (ver Figura 6) y los adultos (reproductivos) (ver Figura 7).

Una vez definidas las clases, debimos estudiar las características que determinan la evolución dinámica de la población: la probabilidad de sobrevivir de un año al siguiente y la tasa de producción de nuevos individuos por cada individuo adulto. La producción de nuevos individuos se relaciona en primer lugar, obviamente, con la producción de semillas, pero cada planta adulta de palo piche produce abundantes semillas que permanecen en el suelo durante muchos años esperando las condiciones favorables para la germinación. De esta manera aparece un nuevo su-

puesto: la cantidad de semillas no es un limitante para el reclutamiento de nuevos individuos, por lo que no se incluye en el modelo.

¿De qué depende entonces la incorporación de nuevos individuos a la población? De las condiciones ambientales. Los datos de los que disponíamos nos permitían afirmar que si nos encontráramos en una situación posterior a un incendio al que sucedió una primavera húmeda, la germinación sería máxima. Si, en cambio, la primavera fuera más seca, sería del orden del 10% de la tasa de germinación de la situación

anterior. Por otra parte, si en el verano no hubiera ocurrido un incendio, aún cuando la primavera fuera húmeda, la cantidad de nuevos individuos sería extremadamente baja. La supervivencia, por su parte, depende de varias cosas. Por un lado, de la presencia de fuego. Incluimos aquí un nuevo supuesto: cuando ocurre un incendio, mata al 70% de la población, en iguales proporciones en todas las clases. Este supuesto se basó en el hecho de que el incendio de 1999 afectó el 70% del área total de la Estancia San Ramón, donde se tomaron los datos para la construcción del modelo. Este supuesto introduce una simplificación bastante importante de la situación, ya que los individuos no se distribuyen homogéneamente en el terreno ni el fuego se propaga homogéneamente. Sin embargo no es un supuesto demasiado restrictivo a escala de paisaje.

Otra causa de mortalidad independiente del fuego es la edad, y dentro de esto, la vulnerabilidad de las plantas a las condiciones del ambiente. Las plántulas en su primer año presentan una tasa de mortalidad mucho mayor que aquellas en el segundo año. Mientras, los ecólogos no han encontrado individuos juveniles o adultos muertos por causas diferentes del fuego. ¿Esto significa que son inmortales? Ciertamente no, lo que significa es que las plantas son muy longevas (se sabe que llegan a vivir hasta 150 años) y que su vulnerabilidad a las condiciones del ambiente una vez que han desarrollado su sistema de raíces fuerte y profundo, es casi nula. Luego, supusimos que la tasa de mortalidad para estas clases por razones ajenas al fuego es muy baja.

El esquema de la Figura 8 representa el modelo conceptual del ciclo de vida del palo piche. Cada círculo representa una clase y las flechas representan los aportes de una clase a la siguiente, de un año al que sigue. Estos aportes pueden ser probabilidades de transición de una clase a la siguiente ( $\alpha_{p_1}$ ,  $\alpha_{p_2}$  y  $\alpha_j$ ), probabilidad de permanecer dentro de la clase ( $\gamma_j$  y  $\gamma_A$ ) y reproducción (cantidad de plántulas producidas por adulto  $\kappa_A$ ). Este modelo, en la práctica, se traduce en ecuaciones, e incluye otros supuestos relativos a cuestiones matemáticas que no hemos mencionado.

### **Combinando la dinámica ambiental con la dinámica de la población**

Una vez que tuvimos el modelo que describe la dinámica de la población dentro de cada conjunto de condiciones ambientales, y el modelo que describe la dinámica del ambiente dentro de cada escenario ambiental (definido por las diferentes frecuencias de fuego), combinamos todo en un nuevo modelo que nos permite proyectar una población arbitraria a lo largo del tiempo y analizar cuantitativamente si la cantidad de individuos tiene una tendencia a crecer, a decrecer o a mantenerse estable. Este resultado nos dio información acerca de la tendencia de esta especie a avan-

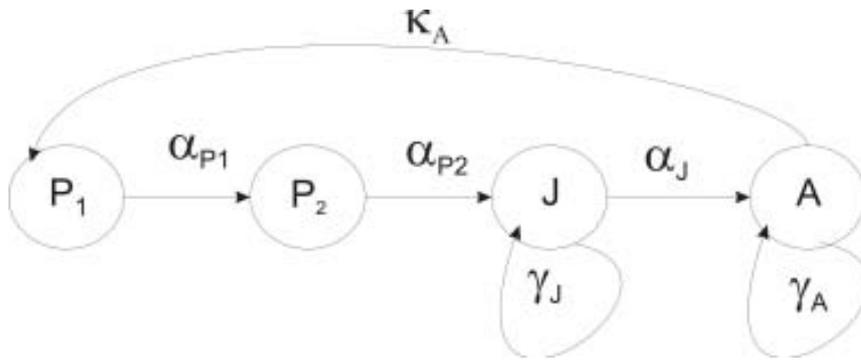
zar o retroceder y aportó a la discusión acerca de la arbustización de los pastizales del noroeste de la Patagonia. Estas proyecciones se realizan por medio de simulaciones que se conducen a través del desarrollo de programas informáticos.

### **¿Qué pasaría si...?**

Nuestro estudio exploró la respuesta poblacional del arbusto palo piche a la variabilidad ambiental que imponen las distintas frecuencias de fuego y la abundancia de precipitaciones en primavera. Nos permitió analizar escenarios hipotéticos que contemplan una disminución gradual de la frecuencia de fuego, desde un incendio por año hasta la exclusión total. El supuesto básico de este modelo, basado en estudios experimentales, es que la combinación de un incendio en el verano seguido de una primavera con precipitaciones abundantes, es el estado ambiental más favorable para el reclutamiento de nuevos individuos de esta especie. La tasa de mortalidad de juveniles y adultos por razones ajenas al fuego es muy baja para esta especie que, además, es muy longeva.

Bajo estos supuestos, el modelo prevé que la población de palo piche aumentará para una amplia variedad de frecuencias de fuego que va desde un incendio cada 4 años hasta uno cada 100 años, alcanzando un máximo de la tasa de crecimiento para una frecuencia de un fuego cada 6 a 10 años. Este resultado es consistente con algunos estudios sobre la influencia del fuego en el proceso de arbustización de pastizales semiáridos y sabanas. En el caso de la exclusión de fuego, el modelo prevé un lento decrecimiento de los matorrales, en los cuales los individuos envejecerían hasta morir. Esto, que podría resultar un beneficio desde el punto de vista del control de la expansión de los arbustos sobre áreas dominadas por pastos, tendría como contrapartida negativa la acumulación de biomasa seca de las gramíneas dominantes, y un aumento en la continuidad de combustible que podría llevar a un incendio de grandes dimensiones y de consecuencias severas. Esto nos hace pensar que la exclusión de fuego no es la mejor manera de conservación aun en áreas protegidas, sino que una estrategia más adecuada sería reproducir el régimen de fuego al cual las especies están adaptadas.

En varias de las frecuencias de fuego estudiadas, nuestros resultados indicaron que aun cuando la tendencia de variación poblacional es hacia el crecimiento, a lo largo de la simulación se registran períodos de crecimiento poblacional intercalados entre los períodos de decrecimiento. En los casos de las bajas frecuencias, los períodos de decrecimiento se relacionan con la ausencia de fuego y los de crecimiento con los eventos de fuego acoplados con primaveras húmedas. En los casos de incendios más frecuentes, los períodos de decrecimiento posiblemente se relacionen con el



**Figura 8: Modelo conceptual del ciclo de vida del palo piche.** Cada círculo representa una clase, **P<sub>1</sub>**: Plántulas del presente año, **P<sub>2</sub>**: Plántulas del segundo año, **J**: Juveniles, **A**: Adultos. Las flechas representan los aportes de una clase a la siguiente del tiempo  $t$  al tiempo  $t+1$ . Las probabilidades de transición de una clase a la siguiente se denominaron  $\alpha_{P_1}$ ,  $\alpha_{P_2}$  y  $\alpha_J$ , la probabilidad de permanecer dentro de cada clase  $\gamma_J$  y  $\gamma_A$  para Juveniles y Adultos respectivamente, y la reproducción (cantidad de plántulas producidas por cada individuo adulto en una unidad de tiempo) se denominó  $\kappa_A$ .

efecto destructor del fuego. Aun cuando éste estimula el reclutamiento, elimina parte de la población. El reclutamiento es máximo cuando se presenta un incendio seguido de una primavera húmeda, y esta combinación de eventos es más probable a altas frecuencias de incendios. Es decir que la variabilidad en las tasas anuales de crecimiento poblacional se relacionaría con altas tasas tanto de mortalidad como de reclutamiento de nuevos individuos.

Los pronósticos de cambio climático prevén un aumento de la frecuencia de los fenómenos El Niño y, consecuentemente, un aumento en la frecuencia de primaveras húmedas y de veranos secos y calurosos, con un aumento de las tormentas eléctricas (que son la principal causa de incendios naturales). Dentro de este marco, la coincidencia de un verano con fuego y la primavera posterior con precipitaciones abundantes sería más probable, lo que constituiría el conjunto de condiciones ambientales óptimas para el crecimiento poblacional de palo piche.

La tasa de crecimiento de la población se vincula con todos los procesos demográficos (la reproducción, el crecimiento y la supervivencia). Los casos extremos ocurren cuando la frecuencia de incendios es muy baja o muy alta. Cuando es muy baja, los eventos de reclutamiento son raros, y, consecuentemente, casi no se encuentran plántulas o juveniles. En estos escenarios, el paisaje estaría formado por matorrales maduros de palo piche, y la persistencia de la población dependería de la supervivencia de los individuos, de la producción de semillas y de su acumulación en el suelo. Por el contrario, si la frecuencia de fuego es muy alta, se observarían pulsos de reclutamiento más frecuentes, con un paisaje dominado por matorrales más jóvenes compuestos por individuos de diferentes edades y estados reproductivos. En general, cuando la frecuencia de fuego aumenta, la variación de la población es «responsabilidad» tanto de la producción de nuevos individuos como de la supervivencia de las plantas de todas las clases. En cambio, cuando la frecuencia de fuego disminuye, cobra importancia la supervivencia de los adultos sobre otros mecanismos.

Actualmente la frecuencia de fuego es de aproximadamente una vez cada veinte años. Con posterioridad al incendio de 1999, en la zona afectada por el fuego se detectaron varios focos de arbustización. Éstos se encuentran en sitios antes ocupados por pastos, y evidencian un aumento considerable del número de plantas de palo piche. Estos datos validan nuestro modelo.

### Agradecimientos

Agradecemos a Sofía González, Jorgelina Franzese y Alejandro Ruete, quienes han pasado largas horas en el campo, en la lupa y el invernadero, y han colaborado en la tarea de transformar en números el conocimiento generado con tanto esfuerzo.

## Lecturas sugeridas

### Sobre modelos

Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates: Massachusetts.

Momo, F. R. y Capurro, A. F. (2006). *Ecología Matemática. Principios y aplicaciones*. Ediciones Cooperativas: Buenos Aires

### Sobre ecología de fuego

Kunst, C. R., Bravo, S. y Panigatti J. L. (Eds.) (2003) *Fuego en los ecosistemas argentinos*. INTA: Santiago del Estero, Argentina.

Oestelheld, M., Aguiar, M. R., y Paruelo, J. M. (Eds.) 1998. *Ecosistemas patagónicos*. Ecología Austral 8(2).

Ruete, A. (2006). Efectos de disturbios en la dinámica de los matorrales de *Fabiana imbricata* en el noroeste de la Patagonia. ¿Arbustización en la estepa? Tesis de Licenciatura. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina.