

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA

MODELO MATEMÁTICO DEL SISTEMA REPRODUCTIVO
DE UNA PLANTA ARBUSTIVA MEDITERRÁNEA: VLEX
PARVIFLORUS POVRR

JOSEFA REGINA LÓPEZ VILA

UNIVERSITAT DE VALENCIA
Servei de Publicacions
2003

Aquesta Tesi Doctoral va ser presentada a València el dia 8 de Juliol de 2003 davant un tribunal format per:

- Dr. D. Lorenzo Ferrer Figueres
- Dr. D. Santos Cirujano Bracamonte
- Dr. D. Patricio García- Fayos Poveda
- Dr. D. Jorge Mateu Mahiques
- Dr. D. Ricardo Garillete Álvarez

Va ser dirigida per:

Dr. D. Gerardo Stübing Martínez

Dr. D. Josep Lluís Usó i Domènech

©Copyright: Servei de Publicacions
Josefa Regina López Vila

Depòsit legal:

I.S.B.N.:84-370-5766-3

Edita: Universitat de València

Servei de Publicacions

C/ Artes Gráficas, 13 bajo

46010 València

Spain

Telèfon: 963864115

**MODELO MATEMÁTICO
DEL SISTEMA REPRODUCTIVO
DE UNA PLANTA ARBUSTIVA MEDITERRÁNEA:
ULEX PARVIFLORUS POURR.**



Memoria para optar al título
de Doctora en CC. Biológicas
presentada por la Licenciada
Josefa Regina López Vila

D. Gerardo Stübing Martínez, Profesor Titular del Departamento de Botánica (Facultad de Farmacia) de la Universitat de València y D. Josep-Lluís Usó i Domènech, Profesor Titular del Departamento de Matemáticas de la Universitat Jaume I de Castelló.

CERTIFICAN que:

1 Dña. Josefa Regina López Vila, licenciada en Ciencias Biológicas, ha realizado bajo nuestra dirección la presente tesis: **“Modelo matemático del sistema reproductivo de una planta arbustiva mediterránea: *Ulex parviflorus* Pourr.”**.

Y para que conste, en cumplimiento de la legislación vigente, presentamos ante la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universitat de València, para la obtención del grado de Doctor, a 20 de febrero de 2003.

Los Directores

Fdo.: Gerardo Stübing Martínez y Josep-Lluís Usó i Domènech

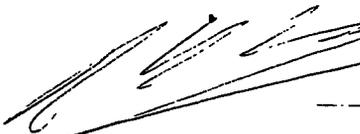
D. Gerardo Stübing Martínez, Profesor Titular del Departamento de Botánica (Facultad de Farmacia) de la Universitat de València y D. Josep-Lluís Usó i Domènech, Profesor Titular del Departamento de Matemáticas de la Universitat Jaume I de Castelló.

CERTIFICAN que:

Dña. Josefa Regina López Vila, licenciada en Ciencias Biológicas, ha realizado bajo nuestra dirección la presente tesis: **“Modelo matemático del sistema reproductivo de una planta arbustiva mediterránea: *Ulex parviflorus* Pourr.”**.

Y para que conste, en cumplimiento de la legislación vigente, presentamos ante la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universitat de València, para la obtención del grado de Doctor, a 20 de febrero de 2003.

Los Directores



Fdo.: Gerardo Stübing Martínez y Josep-Lluís Usó i Domènech

Agradecimientos

Las personas que figuran a continuación han colaborado en este trabajo, en mayor o menor grado, de manera desinteresada. Gracias a todos.

En primer lugar deseo agradecer a mis directores de tesis: Dr. Josep-Lluís Usó Domènech y al Dr. Gerardo Stübing Martínez su ayuda y apoyo para la realización de este trabajo.

Gracias a mis Padres por el esfuerzo que han realizado para ofrecerme una formación adecuada, así como la confianza que siempre han depositado en mí. Con especial mención al apoyo dado por mi Madre, quien ya no podrá asistir a la presentación de este trabajo.

Deseo agradecer a mis hermanos: Salud y Facundo y amiga, Ana Coronado, su ayuda incondicional.

También deseo agradecer su colaboración:

Al Dr. José Quereda Sala (Dpto. de Meteorología de la Universidad Jaume I de Castellón) y al personal a su cargo, por su ayuda en los datos climáticos de la provincia de Castellón, imprescindibles para este estudio.

Al Dr. Jorge Mateu Mahiques (Dpto. de Matemáticas de la Universidad Jaume I de Castellón) por su ayuda en el modelo espacial.

Al Dr. Patricio García-Fayos Poveda (Centro de Investigaciones sobre Desertificación. CSIC. Universidad de Valencia) por su ayuda en el trabajo de investigación sobre las hormigas.

Al Dr. Alberto Tinaut Ranera (Dpto. de Biología Animal y Ecología de la Universidad de Granada) su ayuda en el trabajo realizado sobre las hormigas.

A la Dra. M^a Jesús Verdú Gallardo (Dpto. de Protección Vegetal del Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias de Valencia) su colaboración en el trabajo sobre las abejas.

A la Dra. Patricia Sastre Vázquez (Dpto. de Matemáticas de la Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, Azul-Argentina) y a los profesores Raúl Llobregat y Adela Roselló por su apoyo informático.

Al Dr. Bernard Clarence Patten, del Institute of Ecology, de la University of Georgia (Athens, Georgia, USA). Por haberme permitido utilizar sus 20 propiedades remarcables y por la influencia del pensamiento sistémico que es el principio de este estudio.

A los Drs. Daniel Berend, del Department of Mathematics and Computation, de la University Ben-Gurion of Negev (Beer-Sheva, Israel), Carmen Antolín, Departamento de Edafología de la Facultad de Farmacia, Universidad de Valencia y Miguel Guara,

Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Valencia, por sus aclaraciones en la realización de este trabajo.

A los jefes de la sección forestal de la Consellería de Medio Ambiente: D. Rafael Currás (Valencia) y D. Evaristo Jiménez (Castellón)

A los Profesores Ricardo Olmo, Llorenç Mayordomo y a Concha Lis por su ayuda en las fotografías.

También deseo agradecer la ayuda económica de la Fundación Davalos-Fletcher de Castellón concedida dentro de la modalidad de ayuda a un proyecto de investigación en el campo de las Ciencias Experimentales, de la Naturaleza y del Medio Ambiente. Además de la publicación de una parte de mi tesis dentro del libro titulado: "Comportamiento de arbustos pirófitos en el Paraje Natural del Desert de les Palmes".

Por último, quisiera hacer mención a todas aquellas personas que influyeron positivamente en mi ánimo para seguir y terminar este trabajo.

A mi madre
In Memoriam

ÍNDICE GENERAL

FUNDAMENTOS BIOLÓGICOS.....	7
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	9
1.1.- CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES: BOSQUES ESCLERÓFILOS O DE TIPO MEDITERRÁNEO	9
1.1.1.- El Bosque mediterráneo	12
1.1.2.- El Matorral mediterráneo	12
1.2.- OBJETIVOS	16
1.3.- BIBLIOGRAFÍA.....	19
CAPÍTULO II: EL ECOSISTEMA DEL PARAJE NATURAL DEL DESERT DE LES PALMES	21
2.1.- ÁREA DE ESTUDIO.....	21
2.1.1.- Situación Geográfica.....	21
2.1.2.- Características	22
2.1.2.1.- <i>Relieve</i>	22
2.1.2.2.- <i>Hidrología</i>	22
2.1.2.3.- <i>El substrato geológico</i>	23
2.1.3.- La Vegetación	26
2.1.4.- Paisaje	30
2.1.5.- Parcelas de experimentación y validación	31
2.1.5.1.- <i>Características de las parcelas</i>	31
2.1.5.2.- <i>Análisis del suelo</i>	33
2.2.- CLIMATOLOGÍA	35
2.2.1.- Estudio general climático de la provincia de Castellón.	35
2.2.1.1.- <i>Factores climáticos</i>	35
2.2.1.2.- <i>Elementos climáticos</i>	38
2.2.2.- El Clima del Desert de les Palmes.	41
2.2.2.1.- <i>La Radiación Solar</i>	42
2.2.2.2.- <i>La Temperatura</i>	43
2.2.2.3.- <i>La Humedad Relativa</i>	44
2.2.2.4.- <i>Las precipitaciones</i>	45
2.2.2.5.- <i>Los vientos</i>	46
2.2.2.6.- <i>La presión atmosférica</i>	47
2.3.- BIBLIOGRAFÍA.....	49
CAPÍTULO III: <i>ULEX PARVIFLORUS</i> , UNA PLANTA PIRÓFITA MEDITERRÁNEA 51	
3.1.- INTRODUCCIÓN	51
3.1.1.- El fuego y los ecosistemas mediterráneos.....	53
3.1.2.- Plantas Pirófitas.....	56
3.2.- <i>ULEX PARVIFLORUS</i> POURRET.....	57
3.2.1.- Descripción de <i>Ulex parviflorus</i>	57
3.2.2.- Ecología y distribución.....	59
3.2.3.- Importancia de esta especie como pirófitas	60
3.3.- BIBLIOGRAFÍA.....	62

CAPÍTULO IV: EL SISTEMA REPRODUCTIVO DE <i>ULEX PARVIFLORUS</i>	65
4.1.- FLORACIÓN.....	65
4.1.1.- Características de la flor.....	65
4.1.2.- Materiales y Métodos.....	66
4.1.2.1.- <i>Experimento 1</i>	66
4.1.2.2.- <i>Experimento 2</i>	66
4.1.3.- Resultados.....	67
4.1.3.1.- <i>Experimento 1</i>	67
4.1.3.2.- <i>Experimento 2</i>	69
4.1.4.- Discusión.....	69
4.2.- FRUCTIFICACIÓN.....	70
4.2.1.- Características del fruto.....	70
4.2.2.- Materiales y Métodos.....	71
4.2.2.1.- <i>Experimento 1</i>	71
4.2.3.- Resultados.....	72
4.2.3.1.- <i>Experimento 1</i>	72
4.2.4.- Discusión.....	73
4.3.- BIBLIOGRAFÍA.....	74
CAPÍTULO V: INTERACCIÓN CON LA FAUNA.....	75
5.1.- POLINIZADORES.....	75
5.1.1.- Introducción.....	75
5.1.2.- Materiales y Métodos.....	76
5.1.2.1.- <i>Experimento 1</i>	77
5.1.2.2.- <i>Experimento 2</i>	77
5.1.3.- Resultados.....	78
5.1.3.1.- <i>Experimento 1</i>	78
5.1.3.2.- <i>Experimento 2</i>	79
5.1.4.- Discusión.....	83
5.2.- DISPERSORES.....	85
5.2.1.- Introducción.....	85
5.2.2.- Materiales y Métodos.....	88
5.2.2.1.- <i>Experimento 1</i>	88
5.2.2.2.- <i>Experimento 2</i>	88
5.2.2.3.- <i>Experimento 3</i>	90
5.2.2.4.- <i>Experimento 4</i>	90
5.2.2.5.- <i>Experimento 5</i>	90
5.2.3.- Resultados.....	91
5.2.3.1.- <i>Experimento 1</i>	91
5.2.3.2.- <i>Experimento 2</i>	93
5.2.3.3.- <i>Experimento 3</i>	98
5.2.3.4.- <i>Experimento 4</i>	99
5.2.3.5.- <i>Experimento 5</i>	101
5.2.4.- Discusión.....	104
5.3.- BIBLIOGRAFÍA.....	106
MODELIZACIÓN MATEMÁTICA.....	111
CAPÍTULO I: TEORÍA DEL ECOSISTEMA.....	113
1.1.- INTRODUCCIÓN.....	113

1.2.- DEFINICIÓN DE ECOSISTEMA	117
1.3.- PROPIEDADES REMARCABLES DE LOS ECOSISTEMAS	118
1.4.- CONCLUSIONES DE ESTE CAPÍTULO.....	144
1.5.- BIBLIOGRAFÍA.....	144
CAPÍTULO II: EL MODELO ECOLÓGICO.....	147
2.1.- INTRODUCCIÓN	147
2.2.- CARACTERÍSTICAS DE LOS MODELOS MATEMÁTICOS.....	150
2.2.1.- Características estructurales de los modelos matemáticos.....	150
2.2.2.- Características funcionales de los modelos matemáticos.....	151
2.3.- EVOLUCIÓN TEMPORAL DE LAS VARIABLES. TRAYECTORIAS	152
2.4.- EL DIAGRAMA CAUSAL.....	154
2.4.1.- Bucles de retroalimentación	155
2.4.2.- Unidades de tiempo y retardos.....	157
2.5.- LA DINÁMICA DE SISTEMAS COMO METODOLOGÍA DE LOS MODELOS ECOLÓGICOS.....	157
2.6.- CONSTRUCCIÓN DE MODELOS DS	167
2.6.1.- Descripción del sistema, selección de elementos y relaciones fundamentales ...	168
2.6.2.- Diagrama causal	168
2.6.3.- Definición precisa de cada magnitud: código de variables	168
2.6.4.- Diagrama de Forrester	168
2.6.5.- Sistema de ecuaciones	169
2.6.6.- Calibrado	171
2.6.7.- Análisis de sensibilidad.....	171
2.6.8.- Evaluación del modelo. Validación	172
2.6.9.- Escenarios y simulaciones.....	173
2.7.- CONSIDERACIONES SOBRE LOS MODELOS DS.....	174
2.8.- LA METODOLOGÍA SDWTF: DINÁMICA DE SISTEMAS CON FUNCIONES TRANSFORMADAS.....	175
2.9.- BIBLIOGRAFÍA.....	182
CAPÍTULO III: EL ECOSISTEMA MEDITERRÁNEO Y SUS MODELOS	183
3.1.- MODELOS MATEMÁTICOS DE LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES	183
3.2.- CONSIDERACIONES SOBRE LOS MODELOS ECOLÓGICOS	190
3.3.- MODELOS DE ECOSISTEMAS MEDITERRÁNEOS TERRESTRES	191
3.3.1.- El modelo CAPS	191
3.3.2.- El modelo MEDECS	192
3.4.- UN MODELO CONCRETO: EL MODELO MARIOLA.....	193
3.4.1.- Submodelo de crecimiento y de descomposición	195
3.4.2.- Submodelo reproductivo	199
3.4.3.- Análisis de la validación	201
3.4.4.- Simulación en el modelo	202
3.5.- CONCLUSIONES DEL MODELO MARIOLA.....	203
3.6.- BIBLIOGRAFÍA.....	205
CAPÍTULO IV: EL MODELO MEDEA Y EL SUBMODELO ARGILAGA	209
4.1.- INTRODUCCIÓN	209
4.2.- MATERIALES Y MÉTODOS	210
4.2.1.- Metodología Experimental.....	210
4.2.1.1.- <i>Medición de la biomasa</i>	210

4.2.1.1.1.- Metodología utilizada.....	211
4.2.1.1.2.- Análisis del radio de curvatura. Índice de intrusividad.....	216
4.2.1.1.3.- Medición de la biomasa aérea en el <i>Ulex parviflorus</i>	217
4.2.1.2.- <i>Medición de la defoliación</i>	217
4.2.1.3.- <i>Descomposición de biomasa</i>	218
4.2.2. Metodología Informática	218
4.3.- EL PROGRAMA DE CALCULO DEL MODELO MEDEA	221
4.3.1.- El subprograma BIOSHRUB	223
4.3.2.- Subrutina de crecimiento.....	227
4.3.3.- El subprograma LUCENTUM	228
4.3.3.1.- <i>Fundamentos teóricos</i>	228
4.3.3.2.- <i>Ajuste y significado de las ecuaciones de flujo</i>	228
4.3.4.- El subprograma VEGETATION	230
4.3.5.- Reflexiones sobre MEDEA.....	232
4.4.- EL SUBMODELO ARGILAGA	233
4.4.1.- Objetivos del submodelo ARGILAGA.....	234
4.4.2.- Características del submodelo ARGILAGA.....	235
4.4.3.- Submodelos del submodelo ARGILAGA.....	236
4.4.3.1.- <i>Submodelo de biomasa reproductiva BIOARGILAGA</i>	236
4.4.3.2.- <i>Submodelo poblacional reproductivo POBLARGILAGA</i>	240
4.4.3.3.- <i>Submodelo poblacional de la planta</i>	243
4.5.- BIBLIOGRAFÍA.....	248
CAPÍTULO V: VALIDACIÓN Y SIMULACIÓN	253
5.1.- INTRODUCCION	253
5.2.- ANÁLISIS DEL MODELO.....	255
5.2.1.- Análisis textual.....	255
5.3.- EL PROCESO DE VALIDACIÓN	261
5.3.1.- Criterios de validación para el modelo ARGILAGA.....	262
5.3.1.1.- <i>Características de la parcela de validación</i>	263
5.3.1.2.- <i>Criterios matemáticos de validación</i>	267
5.3.1.3.- <i>Normas de validación para el modelo ARGILAGA</i>	268
5.3.2.- Validación del submodelo BIOARGILAGA	268
5.3.3.- Validación del submodelo POBLARGILAGA.....	276
5.3.4.- Validación del submodelo de población.	280
5.4.- SIMULACIÓN EN CONDICIONES DE DESERTIFICACIÓN.....	280
5.5.- CONCLUSIONES	286
5.6.- BIBLIOGRAFÍA.....	287
CAPÍTULO VI: MODELO ESPACIAL.....	289
6.1.- PRELIMINARES.....	289
6.2.- CARACTERÍSTICAS DE SEGUNDO ORDEN PARA PROCESOS PUNTUALES	291
6.2.1.- Medidas momento y función de intensidad.....	291
6.2.2.- Distribución de Palm y medida momento reducida de segundo orden	293
6.3.- CARACTERÍSTICAS DE SEGUNDO ORDEN EN PROCESOS PUNTUALES MARCADOS	295
6.3.1.- Medidas momento y características de segundo orden	295
6.4.- ESTADÍSTICOS PARA PATRONES PUNTUALES HOMOGÉNEOS	305

6.4.1.- Estimación de la medida reducida de segundo orden y de la función k.....	305
6.4.2.- Estimación de la función de pair-correlation	308
6.4.3.- Estimación de las funciones de mark correlation.....	309
6.5.- RESULTADOS DEL MODELO ESPACIAL.....	316
6.6.- ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LAS CURVAS DE CRECIMIENTO	319
6.6.1.- Modelización de la media	321
6.6.2.- Modelización de la covarianza.....	322
6.6.3.- Ajustes no-paramétricos versus ajustes paramétricos	327
6.7.- MATERIALES Y MÉTODOS	327
6.8.- RESULTADOS DE LAS CURVAS DE CRECIMIENTO	329
6.9.- CONCLUSIONES	347
6.10.- BIBLIOGRAFÍA.....	347
CONCLUSIONES GENERALES	349
ANEXO	355
1.- MAPAS TOPOGRÁFICOS.....	357
1.1.- Desert de les Palmes.....	357
1.2.- Benlloch	357
2.- ÍNDICE DE FIGURAS.....	359
3.- ÍNDICE DE TABLAS	364
4.- ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS	366
5.- INSTRUCCIONES PARA ANÁLISIS DE DATOS CON SPATSTAT	367
6.- MODELOS DE REGRESIÓN NO LINEAL PARA LAS ALTURAS.....	368
7.- MODELOS DE REGRESIÓN NO LINEAL PARA LOS DIÁMETROS.....	389

FUNDAMENTOS BIOLÓGICOS

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1.- CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES: BOSQUES ESCLERÓFILOS O DE TIPO MEDITERRÁNEO

Un ecosistema se puede definir como el conjunto de organismos que conviven en un determinado lugar y todos aquellos factores o fenómenos externos a los organismos y que influyen en ellos, ya se trate de factores físicos o químicos (abióticos) o bien de otros organismos (bióticos). Los ecosistemas se pueden considerar como un sistema a un nivel en el cual los individuos u organismos completos pueden ser considerados elementos de interacción, ya sea entre ellos, ya sea en un ambiente organizado. Los elementos relacionados por influencias recíprocas constituyen un circuito recurrente o *feedback* (Margalef, 1981).

Dentro de los ecosistemas terrestres, nos encontramos con los bosques mediterráneos o bosques esclerófilos que se desarrollan en algunas zonas de la superficie terrestre caracterizadas por un clima mediterráneo, con precipitaciones invernales y aridez estival. Las características del clima mediterráneo son verano o época cálida con un periodo superior a dos meses coincidente con escasas o nulas precipitaciones. Dentro de este patrón de reparto irregular de precipitaciones a lo largo del año, se establecen diversos ombroclimas que comprenden desde el árido inferior (80 - 120 mm) al hiperhúmedo (más de 1.600 mm anuales). (Rivas-Martínez, 1987).

Además de la cuenca mediterránea, el clima mediterráneo se encuentra también en las zonas atlánticas de la península ibérica (suroeste de España y sur de Portugal) y del África noroccidental (Marruecos), en un área limitada de África del Sur (región de El Cabo, situada en el sudoeste), en la costa occidental de los Estados Unidos (California), en algunas zonas de Chile y en la costa meridional de Australia. En realidad el clima mediterráneo no constituye un tipo bien preciso, y las características climáticas de las zonas mencionadas sólo se corresponden relativamente. De todos modos las proporciones entre la evolución anual de las precipitaciones y de la temperatura permiten trazar diagramas climáticos característicos, que muestran una alternancia entre una estación húmeda y una árida. Se pueden distinguir tres subregiones: una subregión *septentrional* boscosa, una subregión *meridional*, dominada por el matorral y una subregión *continental*, en parte forestal y en parte no, propia de lugares en el interior del continente.

El frío no impide la actividad vegetativa en el dominio mediterráneo. A lo largo de todo el año es posible la actividad fisiológica, de manera que no tiene sentido la parada biológica, con la consecuente pérdida foliar: la hoja perenne se impone como solución más adecuada y económica. Por el contrario, la escasez de agua, si que resulta un factor limitante y no permite una total renovación foliar anual, obligando a una protección de las hojas frente a la transpiración excesiva, mayoritariamente en el verano.

La vegetación mediterránea está constituida por **formaciones perennifolias de esclerófilas**, localmente también de coníferas, que se encuentran tanto en la zona de la cuenca Mediterránea como en las zonas de clima mediterráneo.

El comportamiento conservador de la vegetación mediterránea se traduce en un predominio de la vegetación leñosa sobre la herbácea. También en una moderación en el

tamaño de las hojas, normalmente pequeñas, de un verde oscuro y brillante debido a los protectores cerosos frente a la desecación o blanquecinas a causa de un tomento protector. La aridez estival es un obstáculo serio para la vegetación mediterránea: durante dos o tres meses, las lluvias pueden ser escasas o inexistentes y la evaporación, por el contrario, muy alta, de manera que la falta de agua se aprecia. Otras adaptaciones morfológicas son: la semimarescencia (hojas que se secan sin morir), la succulencia (acumulación de agua en los tejidos foliares) o la espinescencia (transformación de órganos en espinas) acción que reduce la superficie foliar, si la espina proviene de una hoja, la reducción puede comportar la simple desaparición, con la transferencia de las funciones foliares al tallo.

La aparición de espinas es un fenómeno constante en muchas especies mediterráneas, hecho que está relacionado también con un proceso evolutivo de defensa contra los herbívoros: la estrategia de la regeneración rápida, tan poco conservadora, no es aplicable en ambientes secos, que favorecen más la estrategia de mantenimiento de la fitomasa viva.

La aridez estival, y en general la poca disponibilidad hídrica durante todo el año, resaltan el papel de las sales edáficas, en aquellos suelos cuyo material de origen es rico en ellas, que no solamente no son lixiviadas por lavado, sino que tienden a aflorar. Esto hace que sobre todo en las zonas más secas, sean frecuentes los suelos salinos y/o yesíferos, con la subsiguiente aparición de plantas halófilas o gipsófilas capaces de explotar estos medios. Es por esto, que estos tipos de vegetación resultan tan frecuentes en las zonas secas del interior mediterráneo al igual que en la zona litoral donde normalmente es posible encontrarlas. Desde un punto de vista fitocenológico, la halofilia y la gipsofilia se traducen en morfologías suculentas o singularmente reseca, constituyendo un factor de riqueza fisiognómica y de biodiversidad de la vegetación mediterránea.

La protección contra la aridez y contra la insolación excesiva hace que las plantas mediterráneas tiendan a hacer masas tupidas y compactas. Es así como en la región mediterránea septentrional se encuentran densos bosques esclerófilos o matorrales compactos. Pero si el agua escasea, el manto vegetal se hace laxo, disminuye la protección mutua y se incrementa, por el contrario, la evaporación. En general, las comunidades mediterráneas son frágiles y se regeneran con dificultad después de una agresión, ya que su desarrollo vegetativo es lento. Las formaciones subarbustivas y arbustivas, así como la garriga, muy raramente el prado, son el resultado de la degradación del bosque, exponentes de la pertinaz preponderancia de la vegetación leñosa en los ambientes mediterráneos.

Estas características se modifican gradualmente a medida que el clima se hace más húmedo. Por eso cuando se dan los bioclimas con un periodo discreto o nulo de aridez estival, aunque el resto de parámetros se mantienen, los cambios fisiológicos aparecen inmediatamente. Las zonas submediterráneas presentan especies de hoja más grande y caduca y aumenta el papel de las plantas herbáceas. En general la vegetación submediterránea se caracteriza por la coexistencia de especies perennifolias, esclerófilas, con especies caducifolias o semicaducifolias, con la presencia de árboles, arbustos y plantas herbáceas.

La vegetación primaria está representada por bosques no muy desarrollados en cuanto a la altura, con características estructurales comunes en las distintas regiones; por el contrario, la vegetación secundaria asume aspectos variados según las zonas.

Los sustratos edáficos correspondientes a la vegetación y al clima mediterráneo son muy variados. La tierra roja se distribuye sobre todo por encima de los sustratos calcáreos. En las zonas más calurosas con ambientes áridos o semiáridos, se encuentran suelos de

coraza o costra. El proceso de humificación de los bosques mediterráneos no presenta características excepcionales.

La vegetación mediterránea, incluso en el interior de su cuenca típica, se presenta extremadamente diversificada según las características climáticas que se pueden relacionar con las variaciones de tipo altitudinal. Los niveles altitudinales de vegetación han sido objeto de numerosas interpretaciones por parte de los investigadores de distintas regiones. Quezel et al. 1982, proponen los siguientes niveles:

1. Nivel mediterráneo inferior; también llamado algunas veces termomediterráneo o hipermediterráneo, con clima semiárido caluroso y templado.
2. Nivel eumediterráneo: esencialmente subhúmedo.
3. Nivel mediterráneo superior: más frío y húmedo que el anterior.
4. Nivel mediterráneo montano: aun más húmedo y frío que el precedente.
5. Nivel oromediterráneo o de la alta montaña mediterránea: por encima del límite de la vegetación arbórea.

Según el mismo autor la vegetación se sucede en altitud, a partir de los niveles recién indicados, adoptando los siguientes tipos:

1. Bosque termomediterráneo: a menudo distribuido a lo largo del litoral de las regiones más cálidas o también en las zonas relativamente poco elevadas.
2. Bosque eumediterráneo: constituido por esclerófilas perennifolias.
3. Bosque mediterráneo superior: a menudo denominado submediterráneo, constituido esencialmente por caducifolias.
4. Bosque mediterráneo montano: llamado también submediterráneo, donde las coníferas juegan un papel muy importante.

Rivas-Martínez (1987) definió los siguientes pisos bioclimáticos, entendidos como cada uno de los tipos o espacios termoclimáticos que se suceden en una cliserie altitudinal o altitudinal. En cada región o grupo de regiones biogeográficas afines existen unos peculiares pisos bioclimáticos con sus particulares valores térmicos calculables utilizando los índices de termicidad. El índice de termicidad (It) es el valor resultante de la suma en décimas de grado centígrado de T (temperatura media anual), m (temperatura media de las mínimas del mes más frío) y M (temperatura media de las máximas del mes más frío), se expresa como $It = (T + m + M) 10$

Los pisos bioclimáticos de la región mediterránea serían:

1. Crioromediterráneo: $T < 4^\circ$, $m < -7^\circ$, $M < 0^\circ$, $It < -30$

2. Oromediterráneo: T 4 a 8°, m -7 a -4°, M 0 a 2°, It -30 a 60
3. Supramediterráneo: T 8 a 13°, m - 4 a -1°, M 2 a 9°, It 60 a 210
4. Mesomediterráneo: T 13 a 17°, m -1 a -4°, M 9 a 14°, It 210 a 350
5. Termomediterráneo: T 17 a 19°, m 4 a 10°, M 14 a 18°, It 350 a 470
6. Inframediterráneo: T > 19°, m > 10°, M > 18°, It > 470

1.1.1.- El Bosque mediterráneo

La vegetación esclerófila de tipo mediterráneo, la puede constituir tanto bosques, esto es: formaciones arbóreas, como otras arbustivas, de matorral o incluso herbáceas, no poseen nunca un estrato arbóreo tan alto como los de hoja caduca. Pese a todo, dicho estrato, si está bien desarrollado y no se encuentra aclarado o modificado por el hombre en forma de dehesas, montes abiertos y oquedades, proyecta la suficiente sombra como para verse acompañado por un estrato arbustivo de especies umbrófilas que constituyen su sotobosque. En cambio si el bosque desaparece por diversas razones, los arbustos y matorrales que le sustituyen serialmente, están formados por especies heliófilas. Por ello el sotobosque de un monte mediterráneo bien formado y el matorral que, al menos teóricamente, le sustituiría si desapareciese, no se parecen en nada. A la encina y el alcornoque se les unen otras especies de hoja marcescente, como los quejigos — fundamentalmente *Quercus faginea*, *Quercus canariensis*, entre otros — o algunas coníferas mediterráneas como la cada (*Juniperus oxycedrus*) o la sabina albar (*Juniperus thurifera*).

En el sotobosque, proliferan arbustos también esclerófilos y lauriformes. Junto a él puede existir un estrato lianoide que contribuye a enmarañar todavía más el bosque mediterráneo. Tal estrato esta integrado en el caso del monte mediterráneo por especies de madreselvas del género *Lonicera*, zarzaparrilla, hiedras... Finalmente se sitúa un estrato herbáceo, que suele ser poco denso y de escasa cobertura, formado por geófitos y hemicriptófitos. A medida que el típico y seco clima mediterráneo se suaviza y adopta variantes más húmedas o atlánticas, aumenta en importancia dicho estrato herbáceo.

En los bosques esclerófilos que se sitúan tanto sobre sustratos básicos, fundamentalmente calcáreos, que son los que dominan, abunda la encina (*Quercus ilex*). En las mismas zonas, pero sobre suelos silíceos, puede aparecer el alcornoque (*Quercus suber*). Por el contrario, en los carrascales continentalizados del interior de la península ibérica domina la encina o carrasca (*Quercus ballota*).

1.1.2.- El Matorral mediterráneo

La vegetación mediterránea que más abunda no es el bosque sino el matorral en el sentido amplio. Sin embargo, conviene hacer una distinción entre matorral noble, relacionado con etapas de la sucesión ecológica más tardías, esto es, más próximas a este óptimo ideal boscoso que algunos denominan clímax o climácico. Frente a este, existe otro matorral asociado a etapas tempranas de la sucesión ecológica; más regresivas o degradadas o relativas a condiciones de mayor infertilidad. Los estudios de científicos como Mooney, Dunn, Harrison Parson, Keeley, Poole en formaciones de tipo mediterráneo de otras partes

del globo y los de González Bernáldez, García Novo, Rivas Martínez, Ródenas y, especialmente Herrera, han ahondado en esta dicotomía.

Tradicionalmente, los estudios de la ecología del matorral mediterráneo y, en general, de la ecofisiología de las especies vegetales que lo integran, han dado lugar a la definición de dos estrategias opuestas entre estas especies leñosas. Esta dicotomía o dicotomías se suele integrar como el resultado de adaptaciones divergentes a las presiones evolutivas que impone el peculiar clima mediterráneo. A su vez, se suele expresar conceptualmente tal situación en forma de extremos de gradientes. En general se puede hablar de especies perennifolias frente a otras que son caducifolias estivales; rebrotadoras frente a no rebrotadoras ante el fuego; raíces superficiales frente a raíces profundas; hojas esclerófilas frente a hojas normales o mesomórficas; etc.

Asimismo, los rasgos que pueden identificarse para adscribir a una u otra estrategia no son sólo morfológicos, sino que pueden extenderse hasta características relativas a la ecología reproductiva, como la polinización y la dispersión de semillas. En el desarrollo del matorral están implicados otros organismos que han coevolucionado con las especies de matorral, desde pájaros a mamíferos fitófagos o insectos polinizadores, y cualquier otro organismo vivo que de alguna manera incida en la supervivencia de las plantas del matorral.

Por un lado, se sitúan las especies vegetales —y el matorral integrado por ellas— con el siguiente conjunto de caracteres: en lo que respecta al tipo y persistencia de hojas: hojas esclerófilas o coriáceas sin resinas, aceites esenciales u otras sustancias alopáticas; en lo que se refiere a las características florales, se trata de especies con periantio incompleto, esto es, en el que falta alguno o ambos de los dos verticilos florales (cáliz o corola), las flores, además, son escasamente vistosas, frecuentemente verdosas, abiertas y en forma de copa a la par que unisexuales (flores masculinas sólo y femeninas sólo), siendo las plantas, tanto monoicas (flores masculinas y femeninas en el mismo pie de planta o ejemplar) como dioicas (sexos separados en pies o individuos distintos); en cuanto a la ecología reproductiva, al contrario de los que sucedía en la flor, son de grandes y vistosos frutos o semillas; la dispersión de la semilla es zoócora, por medio de animales grandes, concretamente vertebrados, en tanto que la polinización se deja al albur del viento o es llevada a cabo por pequeños insectos, como moscas, o himenópteros. Estos últimos rasgos son lógicos si se piensan que las flores son pequeñas y poco vistosas, por lo que no atraen a una gran entomofauna, en tanto que los frutos y semillas son grandes, vistosos y apetecibles, lo que atrae a diversas especies de vertebrados que, al ingerirlas, contribuyen a su dispersión. Este grupo forma lo que se ha denominado matorral noble o maduro.

A este grupo pertenecen desde el algarrobo (*Ceratonia siliqua*) y las especies del género *Quercus* (encina, alcornoque, carrasca, coscoja...) y los enebros (*Juniperus*); el lentisco (*Pistacia lentiscus*) y los espinos del género *Rhamnus*, entre otros.

Frente al anterior, el matorral serial o inmaduro, presenta un conjunto de especies con características comunes estrictamente antagónicas del otro grupo: hojas reducidas, recurvadas, lineares o escamosas, ni esclerófilas ni coriáceas; presencia de resinas, esencias y otras sustancias alopáticas y hojas caducas estivales; flores llamativas, grandes, coloreadas, tubulares y hermafroditas. Semillas en cambio, muy pequeñas, dispersión de las mismas de forma abiótica; polinizadores grandes: abejas, mariposas, coleópteros florícolas y polinización siempre entomófila (por insectos) nunca anemófila (por viento). Dos estrategias igualmente válidas — de otra manera no existirían — pero claramente opuestas y excluyentes.

A este grupo pertenecen los tomillos (*Thymus sp. pl.*) y otras labiadas como los cantuesos y espliegos (*Lavandula sp. pl.*), así como diversas labiadas de los géneros *Phlomis*, *Teucrium*, *Coronilla*. También se incluyen aquí los brezos (*Erica sp. pl.* y *Calluna vulgaris*), las retamas (*Retama sp. pl.*, *Genista sp. pl.* y *Cytisus sp. pl.*) y otras leguminosas arbustivas como *Ulex sp. pl.* y *Calycotome sp. pl.*

Las especies de matorral noble, integran ecosistemas más maduros, más evolucionados en la sucesión ecológica, propios del antiguo sotobosque mediterráneo o de las formaciones arbustivas más nobles y autoorganizadas. El matorral más serial, degradado o regresivo en la escala de la sucesión ecológica, integrado por especies más oportunistas, plásticas y pioneras o colonizadoras de espacios vacíos. Se habla, respectivamente de "*k-estrategas*" y de "*r-estrategas*".

El matorral de tomillos y otra labiadas y jaras está asociado con condiciones de infertilidad: suelos ácidos, pobres en bases; o bien, con aridez elevada (capa freática profunda), así como también con estados tempranos de la sucesión — que son los apropiados para los *r-estrategas* — sobre sustratos de cualquier naturaleza y cualquier nivel de aridez. Por el contrario, las plantas del llamado matorral noble *k-estrategas* tienden a estar presentes en las etapas tardías de la sucesión, funcionando como indicadores biológicos de las mismas, con bastante independencia de las condiciones de aridez y/o infertilidad. Es por tanto, muy estrecha la equivalencia entre el aludido gradiente morfológico y funcional y el gradiente ecológico.

Hay que resaltar, no obstante, que las plantas indicadoras de estados tempranos de la sucesión lo sean también de condiciones de aridez o infertilidad indistintamente. La explicación puede residir en las diferencias importantes en la tasa de progresión de la sucesión ecológica conforme a los distintos medios de aridez y fertilidad, combinadas con una alta recurrencia de perturbaciones — talas, incendios, pastoreo — que no permiten alcanzar las fases tardías de dicha sucesión en sustratos áridos en exceso. Todo esto viene a resaltar la importancia de las interacciones humanas en la ecología de las comunidades mediterráneas y la importancia de los usos y manejos de la interpretación de ciertos mosaicos locales de vegetación y de la distribución de determinadas especies de plantas.

Las leguminosas, como las aulagas o *aliagas*, retamas... ocupan una posición intermedia entre ambos grupos. Debido a sus rasgos intermedios que no le permiten monopolizar consistentemente el espacio, en tanto que las adaptaciones extremas, de uno u otro tipo, tienen un mayor valor adaptativo (Herrera, 1984). Las leguminosas solo llegan a dominar en condiciones de pluviosidad relativamente elevada.

El matorral serial no suele darse una gran cobertura de la vegetación, por lo que cabe suponer que en las etapas iniciales de la sucesión, en condiciones de infertilidad o aridez, el espacio no es un factor limitante. Además los fuegos recurrentes típicos de estos ambientes hacen suponer que la fase adulta de la planta sea relativamente breve. Este hecho y la abundante disponibilidad de suelo potencialmente colonizable, hacen que la rapidez pionera o colonizadora tenga un gran valor adaptativo, lo que se consigue incrementando la producción de diásporas, alcanzando prontamente la madurez reproductiva y sacrificando el tamaño de cada semilla individual a favor de la producción de una gran cantidad de ellas; es decir, la típica estrategia de la "*r*". Sin embargo, una rapidez reproductiva es incompatible, con un pausado crecimiento pues obliga a un rápido crecimiento de la parte aérea, lo cual, a su vez, es incompatible con la construcción de un sistema radicular bien desarrollado y profundo, que sería una costosa inversión para un vegetal que no aspira a durar. A su vez, lo anterior trae como consecuencia una cierta

incapacidad de almacenar nutrientes y reservas en las raíces y una neta dificultad para alcanzar las capas profundas y húmedas del suelo. Lo primero, quizá, impide rebrotar tras el fuego, como hacen muchas especies del matorral noble, lo segundo favorece el desarrollo del hábito caducifolio estival.

Frente a la estrategia de las especies nobles, con grandes inversiones en semillas grandes, la producción masiva de diásporas del matorral serial se consigue minimizando la inversión en cada una de ellas. El aumento de semillas se consigue aumentando su número por fruto y disminuyendo en cambio, el número de flores por planta. Los mejores diseminadores de estas semillas son los insectos que pululan en el matorral de hábitats áridos y cálidos, pero exige su recompensa en forma de néctar y polen de la flor visitada, de ahí que estas sean grandes y vistosas. Por otra parte, estas plantas tienen severas dificultades para reponer la biomasa detraída de los herbívoros, de ahí que se presenten a menudo compuestos defensivos o disuasorios más abundantes en las plantas del matorral serial. Los terpenoides que abundan en las resinas y aceites esenciales de las labiadas y cistáceas, además de reducir la apetencia de los fitófagos parecen ser capaces de inhibir la germinación de otras plantas, reduciendo su posibilidad de competencia, pero también la posibilidad de progreso de la sucesión ecológica.

Por el contrario, en el matorral noble la cobertura es grande y la llegada de luz a los estratos bajos, escasa. Por ello, la capacidad competitiva de semillas y plántulas debe ser grande. Esto favorece un incremento del tamaño de las semillas que permite desarrollar una plántula bien dotada desde el comienzo con hojas y raíces exclusivamente desarrolladas a costa de sus propias reservas y en competencia con los adultos próximos. Pero dichas semillas, sin otra forma de dispersión, caerían justo debajo de la planta madre, lo cual a la vez que atraería consumidores establecería una impropia competencia madre-hija. Hay dos salidas a esa situación: saciar a esos consumidores con grandes producciones o cosechas o alejar las semillas mediante mecanismos de dispersión zoócora, dispersándolas de forma poco densa por todo su hábitat, lo cual, aumenta la posibilidad de encontrar al azar lugares apropiados para la germinación.

Las plantas nobles son esencialmente representativas de una extinción diferencial, frente a las plantas del matorral serial que son una respuesta evolutiva.

En la región mediterránea, como en todas las regiones se desarrolla las sucesiones de las comunidades naturales. Las causas principales de la degradación del bosque mediterráneo, están relacionadas sobre todo con la actividad antrópica. Durante el transcurso de los siglos, ésta se ha expresado generalmente mediante la tala de los bosques, en su destrucción para obtener madera, para favorecer el desarrollo de pastos o para disponer de nuevas superficies de cultivos. El ser humano ha intervenido también como agente de recuperación, en la repoblación forestal, favoreciendo o mostrando su predilección por los pinares e introduciendo también nuevas especies exóticas. El bosque fue considerado en el pasado como una de las fuentes más importantes de energía y de la materia prima para la construcción. Esto determinó, en la mayoría de los casos, un uso excesivo e irracional que condujo a la transformación de la mayor parte de las superficies forestales mediterráneas en sotos, de escaso interés económico.

El pastoreo ha provocado daños enormes sobre la estructura de la vegetación mediterránea, que ha reducido extensas superficies a simples formaciones de maquia de bajo porte. Para obtener pastizales de especies anuales, a menudo se han incendiado los bosques, y esto ha constituido un daño notable, incluso para la reconstitución sucesiva de

un sobresuelo forestal. Además incluso, las labores de repoblación forestal en las distintas partes de la cuenca Mediterránea no han sido siempre realizadas según criterios válidos desde el punto de vista ecológico. Se ha intentado sobre todo favorecer el desarrollo de pinares, que constituyen a menudo un estadio paraclimático en las regiones mediterráneas septentrionales. La introducción de especies foráneas y exóticas, sobre todo de árboles, ha contribuido a transformar los característicos ambientes mediterráneos originales. Los mayores daños han sido provocados probablemente por la introducción de diferentes especies del género *Acacia*, utilizadas principalmente para consolidar o fijar las zonas de las dunas costeras y que, en realidad, han alterado la estructura y la morfología del ambiente. Otras introducciones masivas se han realizado con diferentes especies pertenecientes al género *Eucalyptus*, de origen australiano, utilizadas generalmente en plantaciones industriales destinadas a la producción de celulosa, así como para desecar zonas pantanosas y de marismas. Entre las especies introducidas con una finalidad industrial debe mencionarse el pino de Monterrey (*Pinus radiata*), una conífera de rápido crecimiento originaria de California. Para una correcta gestión del territorio se debe estudiar las especies utilizadas para la repoblación, de tal manera que se consiga un desarrollo sostenible del ecosistema.

1.2.- OBJETIVOS

Los matorrales y herbazales ocupan en la Comunidad Valenciana del orden del 50% del territorio forestal. Un importante factor ecológico en todas las regiones mediterráneas es el fuego (Naveh, 1975, 1984). Los efectos del fuego en los ecosistemas son complejos. La regeneración post-incendio del matorral en el marco de un proceso generalizado de autosucesión, presenta distintas tipologías, dependiendo de la estrategia reproductiva de las especies dominantes.

En las comunidades donde predomina las especies germinadoras obligadas, especialmente la aliaga (*Ulex parviflorus*), motivo de esta tesis, la respuesta es más lenta que la de las rebrotadoras, en términos de recubrimiento del suelo post-incendio. (Abad et al, 1996).

La biomasa total tiene una influencia directa en la intensidad del fuego (Papió & Trabaud, 1991), en el caso de *Ulex parviflorus*, la altura total del combustible esta distribuida en la fracción muerta originada en altura, la cantidad de necromasa acumulada en pie se va incrementado con los años alcanzando en 9 años el 57,95 % de la biomasa de la planta (Baeza et al. 1998). La distribución de la necromasa en altura también plantea muchos problemas, ya que en estas condiciones la altura alcanzada por las llamas en el fuego es mucho mayor.

U. parviflorus es una leguminosa, que fija el N₂ atmosférico, gracias a la existencia de relaciones simbióticas con bacterias del género *Rhizobium* (Gimeno, 1999).

Los órganos de las especies leguminosas generalmente contienen más nitrógeno que otras ya que estas poseen actividad simbiótica. Así pues sus restos también son más ricos en nitrógeno (Ballini & Bonin, 1994). La fijación del nitrógeno puede representar una mayor entrada de elementos en el ecosistema. Las leguminosas son abundantes en las primeras

etapas post-incendio en las áreas Mediterráneas (Arianoutsou & Thanos, 1994) y pueden ayudar a mitigar la pérdida de nutrientes por el fuego.

La dinámica del Nitrógeno del suelo, principalmente es la transformación de $N-NH_4^+$ (nitrógeno amoniacal) en $N-NO_3^-$ (nitrógeno nítrico), este proceso está controlado por la actividad microbiana y requiere la existencia de pH ligeramente básicos, buena aireación, altas temperaturas (entre 30°C y 35°C es el óptimo) y humedad (Rubio, 1979).

En el estudio realizado por Gimeno, 1999; Antes de un incendio, la forma de nitrógeno mineral dominante en el suelo, es el $N-NO_3^-$, con un porcentaje medio con respecto al N total del 0,63 %. En cambio el porcentaje medio de $N-NH_4^+$, es de 0,063%. Para $N-NH_4^+$, no se observan diferencias entre los 3 microentornos de estudio (bajo planta de *Rosmarinus officinalis*, *Ulex parviflorus* y suelo desnudo), en cambio en los niveles de $N-NO_3^-$, bajo *Ulex* se detecta una diferencia estadísticamente significativa. Mientras que, en los microentornos BPRosmarinus (bajo planta) y “suelo desnudo”, los niveles medios de $N-NH_4^+$ son del orden de 0,3 mg 100 g⁻¹, las concentraciones medias de nitratos son 6 veces mayores. Esta diferencia es mucho más acentuada en el microentorno BP*Ulex*, que posee una capacidad potencial de fijar el N atmosférico presenta un nivel medio de $N-NO_3^-$, 11 veces superior al $N-NH_4^+$.

El fuego se comporta como un agente mineralizador de la materia orgánica del suelo. Inmediatamente tras el paso del fuego, en un incendio, se invierte la dominancia de las formas N mineral, de modo que se observa un claro incremento de las concentraciones medias de $N-NH_4^+$ (que presenta un porcentaje medio con respecto al contenido de N total del 1,18%) y una notable disminución en los niveles medios de $N-NO_3^-$ (con un valor medio del 0,33% con respecto al N total después de la quema)

El aumento de la concentración de $N-NH_4^+$ parece ser debido, principalmente a la transformación del N orgánico en N amoniacal por efecto de las temperaturas alcanzadas en la superficie del suelo durante el incendio, aunque no hay que descartar que otras posibles causas de este incremento sean debidas al aporte directo de las cenizas y a los procesos de amonificación de la materia orgánica (Christensen, 1973).

Por lo que respecta a las variaciones en las concentraciones de $N-NO_3^-$ tras el impacto del incendio, se observa que las mayores disminuciones corresponden a los microentornos “bajo planta”, que oscilan entre 1,4 y 2,3 mg 100 g⁻¹ de valores medios, para BPRosmarinus y BP*Ulex* respectivamente, mientras que el “suelo desnudo” la disminución media es sólo de 0,66 unidades. La disminución de la proporción de $N-NO_3^-$ con respecto al N total, después de la quema, es de 0,52%, 0,31% y 0,23% para BP*Ulex*, BPRosmarinus y “suelo desnudo”, respectivamente.

En las primeras etapas post-incendio, en las áreas Mediterráneas, frecuentemente, aparecen las especies germinadoras obligadas como *Rosmarinus officinalis*, *Cistus albidus* y *Ulex parviflorus* (Abad et al., 1996). Huesca et al, 1998 realizaron un trabajo cuyo objetivo principal era evaluar la mejora potencial en la fertilidad del suelo causada por las leguminosas, respecto a otras especies que aparecían a la vez. El estudio lo realizaron con *Cistus albidus* y *Ulex parviflorus* no detectando diferencias en la disponibilidad de nitrógeno en el suelo entre las dos especies, a cualquier edad. Ellos llegaron a la conclusión que *U. parviflorus* no mejora la disponibilidad de nutrientes en el suelo respecto a *C. Albidus*. Así por lo que se refiere a la fertilidad del suelo, no actuará probablemente como una especie pionera que facilita el establecimiento sucesional posterior de arbustos y

árboles. Ambas especies actúan de manera diferente en la acumulación de herbáceas debajo de ellas. Estas diferencias generarán la heterogeneidad espacial probablemente en respuesta a las perturbaciones como el fuego.

En este trabajo de investigación pretendo abordar los siguientes puntos:

La vegetación mediterránea sufre cambios en el tiempo, y como consecuencia de esto puede originar cambios en el ciclo hidrológico, en la protección del suelo frente a la erosión... Por todo ello pretendo realizar un estudio previo de un ecosistema mediterráneo, con una especie representativa en la génesis de los incendios y en la evolución post-incendio del ecosistema, como es el caso de la aliaga, *Ulex parviflorus*, especie pirófito y germinadora obligada, primera colonizadora de las etapas post-incendio cuando existe una recurrencia de incendios elevada y se dan las condiciones climáticas adecuadas posteriores.

Realizar un modelo matemático para estudiar el comportamiento dinámico de la biomasa y su evolución en el tiempo y en el espacio, de la principal especie arbustiva pirófito, la aliaga (*Ulex parviflorus Pourret*), y su relación con otras especies arbustivas, propias de un ecosistema a partir de sus condiciones ecológicas de etapa postincendio y su grado de eficacia como cubierta protectora frente a los procesos erosivos, a corto, medio y largo plazo, tanto en condiciones normales como límites (desertización). Se establece como meta del modelo observar dicho comportamiento para poder prever y consecuente intervenir con medidas adecuadas de protección, restauración y gestión.

Justificar la supervivencia de la especie por su importancia en retener el suelo y evitar la erosión, originar bancos de semillas, etc. para evitar su posible exterminio con las técnicas de repoblación forestal utilizadas actualmente o conocer en que estadio de su ciclo biológico se puede iniciar y establecer su control.

El presente trabajo lo he dividido en dos partes, una primera, Fundamentos Biológicos donde he estudiado los siguientes aspectos:

- Características generales de los ecosistemas mediterráneos terrestres.
- El ecosistema del paraje natural del Desert de les Palmes (dónde se encuentra mi área de estudio).
- *Ulex parviflorus*, especie pirófito mediterránea, motivo de esta tesis.
- Sistema reproductivo de esta especie.
- Interacción con la fauna.

Cada capítulo se ha realizado y estructurado de acuerdo con el siguiente esquema metodológico: estudio realizado, materiales y métodos empleados, resultados, discusión y bibliografía.

La segunda parte consta de la Modelización Matemática donde se trabajan los siguientes aspectos:

- Teoría del ecosistema.
- El modelo ecológico.
- El ecosistema mediterráneo y sus modelos.
- El modelo MEDEA y el submodelo ARGILAGA.
- Validación y simulación del modelo.
- Modelo espacial.

La metodología empleada es la siguiente: estudio de las teorías sobre los ecosistemas y modelos ecológicos, elaboración del modelo matemático, validación, simulación, conclusiones y bibliografía empleada.

El planteamiento del trabajo ha sido diferente dado que en cada campo interesa diferentes apartados, pero no se ha perdido la idea global básica y en las conclusiones se han tratado todos los aspectos.

1.3.- BIBLIOGRAFÍA

Abad, N., Caturla, R.N., Baeza, J., et al. (1996). *Regeneración de los montes quemados. La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana*. Editado por Vallejo, V.R. CEAM, Generalitat Valenciana, p. 51-148

Arianoutsou, M. & Thanos, C. A. (1994). *Legumes in the fire-prone Mediterranean environment*. In: Proc. 2nd Int. Conf. Forest Fire Res. Coimbra, p. 995-1005

Baeza, M.J., Raventos, J., & Escarré, A. (1998). *Structural changes in relation to age in fire-prone Mediterranean shrubland*. III International Confer. On Forest Fire Research 14th Conference on Fire and Forest Meteorology. Vol. II, pp. 2567-2578, Luso, 16/20 November 1998.

Ballini, C. & Bonin, G. (1994). *Nutrient cycling in some Ulex parviflorus Pourr. Scrubs in Provence (southeastern France). I. Nutrient supplies to the soil through litter and pluviolachates*. Eur. J. Soil Biol, 30 (3): 107-118

Christensen, N. L. (1973). *Fire and nitrogen cycle in California chaparral*. Science, 181: 66-68

Gimeno, E. (1999). *Efectos de la intensidad del fuego sobre las propiedades químicas del suelo y sus consecuencias en los procesos de erosión hídrica. Incendios experimentales en zonas forestales mediterráneas*. Tesis doctoral. Universidad de Valencia

Herrera, C. M. (1984). *Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España*. Studia Oecologica, V: 7-34

Huesca, M., Cortina, J. & Bellot, J. (1998). *Soil fertility as affected by gorse (Ulex parviflorus)*. III International Confer. on Forest Fire Research 14th Conference on Fire and Forest Meteorology. Vol II, pp. 1643-1652.

Margalef, R. (1981). *Perspectivas de la teoría ecológica*. Editorial Blume ecología.

Naveh, Z. (1975) *The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region*. Vegetatio, 9: 199-206

Naveh, Z. (1984) *The vegetation of the Carmel and Nahal Sefunim and the evolution of the cultural landscape*. In: *The Sefunim Prehistoric Sites Mount Carmel Israel*. A. Ronen Bar Intern. Ser. 2310, Oxford.

CAPÍTULO II: EL ECOSISTEMA DEL PARAJE NATURAL DEL DESERT DE LES PALMES

2.1.- ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra situada en la ladera del monte Bartolo (729 metros de altura), constituye el pico dominante del macizo orográfico del **Desert de Les Palmes**. Vértice de roquedo triásico-cretácico, forma parte de los relieves costeros de alineación catalánide que separa los llanos litorales de la Plana de la cubeta del Pla de l'Arc. Es por ello una torre natural que permite conocer, en su pureza, el clima mediterráneo de altura, no continentalizado por la presencia de mesetas o altas tierras. El motivo de elegir esta zona, es la presencia de un observatorio, situado sobre la misma cima y cerca de la capa de inversión térmica que, con frecuencia durante el invierno, cubre las cubetas interiores y puede aportar un buen conocimiento tanto para el ecosistema local como para los mecanismos climáticos y ambientales del litoral mediterráneo (Quereda & Montón, 1995).

2.1.1.- Situación Geográfica

El **Desert de les Palmes** es una sierra litoral paralela a la costa, situada en la comarca de la Plana Alta, que se extiende por los términos de Benicassim, Cabanes, la Poblà Tornesa, Borriol y Castelló. Fue declarado paraje natural en Octubre de 1989. (Folch, 1992)

Estas montañas configuran un agreste telón de fondo sobre las llanuras costeras, los valles y colinas del interior. En la serranía del Desierto se pueden distinguir varias líneas de cumbres, como la *Serra del Desert*, la *Serra de les Santes* y las *Agujas de Santa Agueda*. Estas últimas, una serie de agudos picachos de arenisca, se han convertido en la imagen más característica del macizo. Varios barrancos normalmente secos cruzan estas montañas. Es el caso del de *Farches*, que desemboca en el mar, y el de *Miravet*, que forma un pequeño valle cultivado.

La zona queda enclavada entre los siguientes límites:

1. El *barranco de les Santes* por el N y NW.
2. El *barranco de Miravet*, *Agujas de Santa Agueda*, hasta cortar perpendicularmente la carretera que sube al Bartolo, por el E y SE.
3. El *Racó de les Viñes* y la *Parreta Alta*, por el S.
4. El *barranco de la Porqueta* y el *barranco de la Rocha*, que corren perpendicularmente, por el W.
5. Las alturas del *Coll de la Mata* y *Roca Blanca*, por el SW.

Este territorio se encuentra comprendido entre las coordenadas geográficas siguientes:

44° 45' a 44° 38' de latitud N.
2° 50' a 2° 44' de longitud

Corresponde a un área de unos 19 km². (Albuixech, 1986)

2.1.2.- Características

2.1.2.1.- Relieve

En la serranía del Desert pueden distinguirse varias líneas de cumbres, como la Serra del Desert, la Serra de les Santes y les Agulles de Santa Águeda. Estas últimas son una serie de agudos picachos de arenisca, quizá la imagen más característica del macizo. Cruzan estas montañas varios barrancos normalmente secos, como el de Farges, que desemboca en el mar, y el Barranc de Miravet, que forma un pequeño valle cultivado en buena parte.

Si tenemos en cuenta la proximidad del mar, las cimas de la sierra son bastante importantes, con la cresta del Bartolo que alcanza los 729 m. Este monte, llamado así en memoria de religioso fundador del primer convento de carmelitas, fue también llamado Alt del Colomer o Montsoriu y aparece coronado en la actualidad por dos repetidores de televisión y una cruz, ésta última sustituyendo a una monumental dinamitada en 1936. La cumbre fue usada en 1804 por el geógrafo Mechain como punto base en la medición del meridiano terrestre, como otras cimas singulares cercanas al litoral mediterráneo. Otras alturas importantes son el Alt de Colomer, con 708 m y las Agulles de Santa Águeda, cuya cima principal llega a los 520 m.

Resumiremos las características del relieve de la manera siguiente:

- 1) En la parte central de la Serra se encuentran las principales alturas, destacando la cresta del Bartolo (729 m) y l'Alt del Colomer (708 m).
- 2) En el límite este de la Serra aparecen les Agulles de Santa Águeda (520 m).
- 3) En la zona próxima al Mas de Huguet, en el Oeste, se encuentra una altura de 701 m.
- 4) Al Sur, en las ruinas del Castell de Montornés, se alcanza la altura de 455 m.

2.1.2.2.- Hidrología

La Serra del Desert de les Palmes está cruzada por barrancos que únicamente conducen agua en épocas de intensas lluvias. Es el más importante el Barranc de Farges, el cual comienza su curso en las proximidades del Convent del Desert, y recorre la Serra de Oeste a Sureste, hasta su desembocadura en el Mediterráneo.

Encontramos fuentes repartidas por toda la Serra:

- 1) Font Tallà: Se encuentra en el extremo Sur del Barranc de Miravet, y su situación, según las coordenadas geográficas es aproximadamente el punto 485.412.
- 2) Font de Sant Josep: Situada en el punto 470.410 y situada cerca del Convent del Desert.
- 3) Font Pollosa: Se encuentra en el punto 476.398.
- 4) Font del Senyor: Localizada en el Paratge de Fonollosa, se encuentra en el punto 465.398.
- 5) Font de la Rufà: Localizada en el Paratge de la Rufà, situada en el punto 470.389.

El entorno de ellas suele acoger a una vegetación frondosa y variada.

2.1.2.3.- El substrato geológico

En muy pocos lugares de la Comunidad Valenciana, la geología es tan decisiva en el aspecto físico del lugar. También lo es para las relaciones ecológicas que ligan a los seres vivos con su entorno, quizá más sutiles que el paisaje pero no menos importantes. El substrato geológico añade carácter a la sierra, por el predominio de las areniscas de rodano con sus cresteríos y roquedos escarpados, en agudo contraste con los suaves relieves del entorno. El intenso color rojizo del rodano acentúa el contraste y es tan típico que por sí sólo bastaría para definir con claridad la mayor parte del ámbito de este espacio natural.

Las características geológicas del Desert son sumamente interesantes. El tipo de roca dominante, denominado comúnmente rodano, sólo es realmente abundante en la Comunidad Valenciana en sierras como el Desert de les Palmes, Espadàn o Calderona, si exceptuamos algunos otros enclaves menos significativos. Estos lugares, que por cierto son todos ellos valiosos espacios naturales, muestran entre sí una notable semejanza paisajística e incluso ecológica, consecuencia en buena parte de una geología singular. El rodano, conocido por los geólogos como facies Buntsandstein, denominación alemana que se traduce normalmente por arenisca abigarrada, agrupa un conjunto de rocas que van desde areniscas cuarcíticas muy duras hasta arcillas y argilitas (arcillas compactas), pasando por un tipo particular de arenisca rica en pequeñas y brillantes laminas de mica, que se presentan en losetas muy utilizadas en jardinería. Estas rocas, al menos en el Desert de les Palmes, se caracterizan en conjunto por un intenso color rojo o granate oscuro y proporcionan tipos de suelos pobres en cal, sueltos y, en general, de buena calidad para el desarrollo de la vegetación.

Acompañando al rodano algunos afloramientos calcáreos como los denominados facies Muschelkalk, que dan lugar por ejemplo a los relieves suaves de las cumbres de las sierras del Desert y les Santes, incluida la cima del Bartolo. Su aparición en los altos es lógica, ya que se trata de rocas sedimentarias en épocas más recientes que el rodano. Las colinas marginales del macizo, por ejemplo en la zona de la ermita de la Magdalena, abundan en calizas de edad cretácica y colores claros, normalmente muy castigados por la

erosión y que han perdido buena parte de su suelo fértil. Grandes áreas de estas colinas muestran una gran variedad de relieves erosivos debidos a la disolución de la caliza por las aguas de lluvia, que en conjunto poseen un notable interés didáctico, casi como un premio de consolación por la arrasada vegetación forestal que en su día pobló estos lugares.

Por su extraña rareza en el ámbito de Comunidad Valenciana no podemos omitir los afloramientos de pizarra de edad paleozoica, materiales muy antiguos que aparecen en algunos lugares de la sierra a la altura de la Font de la Bartola, Barranc de Miravet, Font Pollosa y Font de San Josep, entre otros enclaves. Estas pizarras son el zócalo sobre el que se asientan los restantes niveles rocosos que acabamos de citar, testimonio todos ellos en conjunto de una historia geológica larga y compleja. (Albuixech, 1986)

a) Estratigrafía

1) Paleozoico

En la parte más sud-occidental del núcleo del Desert de les Palmes existen pizarras carboníferas en la Font de la Bartola. Son materiales sueltos que se desprenden de los flancos montañosos donde asoman. En el Desert propiamente dicho, en el sector del Convent, parte central, existe un carbonífero característico. Asoma en la Font Pollosa, Font de Sant Josep, etc. En la primera fuente, las pizarras buzan a NE y a SE 40° y en la fuente de Sant Josep a NW.

El valle profundo de Miravet está ocupado por pizarras típicas, colocadas por debajo del Triásico. No se han encontrados fósiles.

2) Mesozoico

a) *Triásico:*

- Las cumbres de la Serra del Desert son de arenisca, llevando a veces adosadas calizas tubulares, como en el Bartolo.
- El Buntsandstein, arenisca roja y rodenos, estratos típicos y predominantes en esta Serra. Sin fósiles. Localidad: Cumbre del Bartolo y Agulles de Santa Águeda, por el Barranc de Miravet.
- El Muschelkalk, calizas triásicas, capas aquí, siempre de aspecto tubular y compactas. Sin fósiles. Localidad: Cumbre del Bartolo y Agulles de Santa Águeda.
- Keuper o margas irisadas en el Convent Vell del Desert de les Palmes.

b) *Jurásico:*

No reconocido.

c) *Cretácico:*

El Aptiense, reconocidas las calizas de este nivel inferior. Con fósiles: *Pseudotoucasia santanderensis* Douw; *Ostrila aquila* Sow, etc. Localidad: distintos puntos del Desert.

3) Cuaternario

Prescindiendo de los arrastres y formaciones actuales, existe el cuaternario, constituyendo la Plana de Castellón, en conglomerados durísimos señalados, poco después de iniciarse el camino del Desert.

b) Tectónica

1) Relaciones

Los materiales paleozoicos son los más inferiores de cuantos se han reconocido, sirviendo de base a las areniscas rojas, que se apoyan en ellos. Se encuentran en Font de la Bartola. La naturaleza del yacimiento impide el puntualizar pliegues, buzamientos, etc. Los materiales del triás, areniscas rojas y calizas tubulares, aparecen siempre concordantes en la Cumbres del Bartolo. La sucesión de unas a otras se hace siempre por una capa de paso constituida por margas amarillas muy típicas. El buzamiento general es E o SE y muy inclinado. El nivel inferior, de rodenos, descansa sobre las formaciones paleozoicas. Los materiales cretácicos se apoyan, o descansan totalmente, sobre los rodenos.

2) Fallas

Existe un sistema de fallas al que se debe principalmente la accidentada fisonomía del núcleo orográfico, pero cuya disposición no está bien precisada. Existe una fractura importante situada al lado de la cumbre del Bartolo.

3) Pliegues

Los plegamientos son nulos en los rodenos. Se presentan en planos rígidos. Sin embargo, las oscilaciones de los buzamientos formados en puntos distantes entre sí, pueden obedecer a dobleces de curvaturas muy abiertas. En las calizas tabulares triásicas está claro un pliegue general de gran charnela, existente en los propios materiales calizos que están formando la cumbre del Bartolo.

c) Orogenia

La disposición general de rodenos y calizas triásicas buzando constantemente a SE hace admitir la existencia de un movimiento en sentido SE a NW el cual originó el levantamiento de los terrenos triásicos. El buzamiento de las calizas cretácicas hacia el S y sus pliegues que van de E a W descubren igualmente la existencia de fuerzas orogénicas que actuaron de S a N. Hace pensar en dos movimientos muy distintos; uno que actuó pasada la época triásica y antes del cretáceo, y el otro posterior, que actuó después de constituidos los sedimentos cretácicos.

2.1.3.- La Vegetación

Esta variabilidad litológica y paisajísticamente condiciona, y favorece a su vez, la existencia de diversos hábitats, ya que al originar suelos diferentes son colonizados por una vegetación que, excluyendo las especies indiferentes edáficamente, caracterizan de manera inequívoca diferentes subsistemas ecológicos que tipifican este paraje. Así se diferencia la vegetación del bosque y matorral silicícola, el matorral sobre este mismo substrato cuando la degradación es mayor. El bosque y matorral calcilícola, ocupando el matorral calcilícola igualmente las áreas más degradadas desarrolladas sobre este material geológico. Pequeños enclaves de bosque mixto. Vegetación rupícola en las zonas desprovistas de suelo, así como amplios sectores de pinares solos o asociados a la vegetación calcilícola o silicícola, en gran parte destruidos por incendios y zonas cultivadas ocupando materiales cuaternarios.

Entre las diferentes formaciones vegetales destacables en el Parque Natural del Desert de les Palmes encontramos los alcornoques, que se desarrollan exclusivamente sobre rodenos por lo que son muy escasos en nuestro territorio. Este tipo de bosque tiene gran importancia porque facilita la gestión racional del terreno. La explotación del corcho permite un aprovechamiento sostenido de la masa forestal sin necesidad de talar o dañar el árbol de forma irreparable. Además, la resistencia del alcornoque al fuego añade interés a la protección y potenciación de este tipo de formación vegetal en todos aquellos lugares de la Comunidad Valenciana donde es posible realizar estas tareas. No obstante, en el Desert de les Palmes no han sobrevivido alcornoques extensos y sólo hay bosques o pies aislados como los de la ladera noroeste de las *Agullas de Santa Agueda*.

La vegetación clímax del Desert es un bosque planoperennifolio mediterráneo de carrascas, alcornoques, y robles en enclaves muy concretos. Las tres especies se reparten el territorio en función de sus requisitos.

Las características del dominio climático (Mediterráneo) hacen que las plantas que configuren estas comunidades presenten adaptaciones, convergentes, a la aridez estival, tales como: reducción de la superficie foliar, recubrimiento de ceras protectoras de la deshidratación, producción de resinas o esencias, etc. En general, se trata de especies xerófitas, esclerófilas y perennifolias. (Montero & Queral, 1990)

El territorio presenta el siguiente encuadre geobotánico:

- Reino Holártico
- Región Mediterránea
- Subregión Mediterránea occidental
- Superprovincia Mediterráneo-Iberolevantina
- Provincia Valenciano-Catalano-Provenzal
- Sector Valenciano-Tarraconense
- Subsector Valenciano-Castellonense (Rivas-Martínez, 1987)

La proximidad al mar y la escasa elevación de la mayor parte del territorio, que apenas alcanza los 1000 metros de altitud, es la razón por la cual las series de vegetación se reduzcan a una, en la zona:

- 1) Serie termo-mesomediterránea setabense y valenciano-tarraconense seco-subhúmeda basófila de la carrasca. *Rubio longifoliae-Querceto rotundifoliae* sigmetum (= *Sinrubio longifoliae-Quercetum rotundifoliae*)

1. *Rubio longifoliae-Querceto rotundifoliae* sigmetum.

Se extiende por los pisos termomediterráneo y mesomediterráneo inferior, de los sectores valenciano-tarraconense y setabense, desde el Penedés y Garraf en Cataluña, hasta la Marina Baixa en Alicante (Rivas-Martínez, 1987). En todo el territorio natural el ombroclima más extendido es el seco, si bien también hay una buena representación de ombroclima subhúmedo, acercándose al húmedo en las proximidades de Pego. Puede ocupar los suelos calizos y silíceos.

- 1.1. Cabeza de serie: *Rubio-longifoliae-Quercetum rotundifoliae* Costa, Peris & Figuerola, 1982

El **clímax** de la serie es un carrascal. Se trata de bosques, que cuando alcanzan su óptimo, están bien estructurados. Su estrato arbóreo está dominado por *Quercus ilex* subsp. *ballota* y su estrato arbustivo constituye un sotobosque denso en el que dominan nanofanerófitos y lianas (Costa et al. 1982). Caracterizan este bosque elementos termófilos tales como *Rubia peregrina* subsp. *longifolia* y *Chamaerops humilis*, que permiten diferenciar con facilidad estos carrascales de los del piso mesomediterráneo.

- 1.2. Primera etapa de la degradación:

La **primera etapa de la degradación** esta formada por coscojares y brezales. Los matorrales de la serie corresponderían a:

- 1.2.1. As. *Quercococciferae-Pistacietum lentisci* Br.-Bl & al. 1935; en A. & O. Boldòs, 1950.

Es un matorral formado principalmente por nanofanerófitos de altura considerable, entre 1 y 2 metros, y gran densidad y cobertura, dominado por *Quercus coccifera*, en el que es abundante *Pistacia lentiscus*. Entre los elementos que acompañan estos coscojares destacan un gran número de plantas termófilas tales como *Chamaerops humilis*, *Olea europaea* var. *sylvestris* y *Ceratonia siliqua*. Este coscojar por su gran abundancia, tanto como etapa de sustitución del carrascal termomediterráneo, como por su papel como comunidad permanente, ha sido considerado durante mucho tiempo el clímax climática (serie climatófila) termomediterránea valenciana, opinión no siempre compartida (Costa, 1999).

- 1.2.2. As. *Ericetum scopario-arborea* G. Mateo, 1983.

Son brezales de talla elevada (1'5-3 m.) dominados por *Erica arborea*, pudiendo ser abundante otros fanerófitos tales como *Arbutus unedo*, *Phillyrea angustifolia*, *Erica scoparia*, etc. que están acompañadas de numerosas plantas características de unidades

superiores y otras etapas seriales anteriores. Estos brezales pueden estar acompañados por un estrato arbóreo generalmente poco denso de pinos como *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis*.

1.3. Los matorrales calcícolas de *Rosmarino-Ericion*

La degradación de los coscojares de *Quercus cocciferae-Pistacietum lentisci*, sobre suelos calizos, da paso a los matorrales de la alianza *Rosmarino-Ericion multiflorae* Br.-Bl. 1931. Se trata de matorrales nanofanerófitos y caméfitos calcícolas, que se distribuyen por las áreas litorales mediterráneo-noroccidentales y catalano-provenzales, de carácter más litoral. Los matorrales de dicha alianza son los siguientes:

1.3.1. As. *Anthyllido cytisoidis-Cistetum clusii* Br.- Bl. 1935

Comunidad poco densa y baja, formada principalmente por caméfitos y nanofanerófitos. Se le atribuye un carácter marcadamente térmico y litoral, presentándose sobre suelos calizos, en los pisos termo y mesomediterráneo.

Se distribuye en las comarcas litorales del sector valenciano-tarraconense, entre Garraf y el Baix Maestrat, alcanzando el límite norte de la comarca de la Plana Alta, donde deja paso a *Helianthemo molle-Ulicetum parviflorae* G. Stübing, 1985

1.3.2. As. *Helianthemo molle-Ulicetum parviflorae* G. Stübing, 1985

Asociación propia del sector Valenciano-Tarraconense, localizada en las comarcas de la Plana, extendiéndose hacia l'Alcalatén y el Baix Maestrat, en sus zonas más litorales. Es una comunidad propia de los pisos termo y mesomediterráneo, alcanzando en la zona el mesomediterráneo superior. Tiene su óptimo en ombroclima seco con tendencia a subhúmedo (Stübing et al, 1989). Se desarrolla sobre suelos calizos, tales como rendzinas, regosoles y cambisoles.

Destacan la aliaga (*Ulex parviflorus*), el brezo (*Erica multiflora*) y el romero (*Rosmarinus officinalis*) estando dominada por nanofanerófitos y caméfitos. Su cobertura (70-90 %) y su altura (0'4-1'2 m.).

Esta asociación queda definida por *Helianthemum marifolium* subsp. *molle*, elemento ausente en las asociaciones del entorno (Stübing et al, 1989). Este mismo autor destaca como elementos diferenciales *Ulex parviflorus*, *Erica multiflora* y *Galium maritimum*.

La subasociación *ulicetosum parviflorae*, es propia de suelos calizos y ocupa las laderas soleadas de la base del Desert de les Palmes.

Los matorrales de *Helianthemo molle-Ulicetum parviflorae*, se distribuyen por todo el territorio, desde las zonas más septentrionales y litorales y *Anthyllido cytisoidis-Cistetum clusii*, hasta las zonas más elevadas de la Serra d'en Garceràn, donde se empobrecen desapareciendo los elementos más termófilos, tales como *Fumana laevipes* y *Asparagus horridus*. Estos matorrales se han visto muy favorecidos por la degradación, siendo muy frecuentes invadiendo los bancales y los caminos abandonados.

1.4. Los matorrales silícícolas de *Calicotomo-Cistion ladaniferi*.

Los matorrales de *Rosmarino-Ericion* no se desarrollan sobre suelos silícícolas, que son relativamente abundantes en la zona, dada la importancia de los afloramientos Triásicos y Paleozoicos. Sobre estos terrenos proliferan otros matorrales caracterizados por elementos con exigencias edáficas, la mayor parte de los cuales no resisten suelos con abundante cal, tales como jaras y brezos. Encontramos la asociación *Pino pinastri-Cistetum salvifolii*.

1.4.1. *As. Pino pinastri-Cistetum salvifolii* O. Bolòs, 1967

Es una comunidad de distribución valenciano-tarraconense con óptimo en el Desert de les Palmes, además de la Serra d'Espadà, teniendo su límite meridional en la Serra Calderona, donde llega empobrecida.

Se asienta sobre suelos poco desarrollados, tales como regosoles éutricos y dístricos, cuyo material originario es arenisca, argilita o pizarra. Es una asociación propia de pisos termo y mesomediterráneo con ombroclima seco o subhúmedo.

Es un jaral dominado por *Cistus salvifolius* y *Cistus monspeliensis*, de poca altura (0'5-1 m.) y cobertura (60-80%), que con frecuencia está acompañado por un estrato de *Pinus pinaster*, a veces acompañado de *Quercus suber*.

En la zona constituye una etapa de degradación de los carrascales silícícolas y alcornoques (*Rubio-Quercetum rotundifoliae* facies *calicotometosum spinosae* y *quercetosum suberis*) dependiendo del ombroclima seco y subhúmedo respectivamente.

La degradación del paisaje vegetal, que han hecho desaparecer casi por completo los bosques que encabezan la serie, afectando también a los matorrales de la primera etapa de la serie, favoreciendo la proliferación de estos jarales. Otro factor que ha modificado el paisaje vegetal en el mismo sentido ha sido el abandono de los cultivos de secano, debido al carácter colonizador de los bancales y caminos abandonados sobre matorrales silíceos.

1.5. Los pastizales vivaces secos del *Thero-Brachypodium retusi*.

Constituyen la última etapa de la serie. Se trata de pastizales dominados por hemicriptófitos rizomatosos, siendo el elemento más característico de los mismos el *Brachypodium retusum*. Los pastizales de la zona pertenecen a dos asociaciones:

1.5.1. *As. Teucro pseudochamaepitydis-Brachypodietum retusi* (Rivas-Martínez, 1977) G. Mateo, 1983

Esta asociación tiene su óptimo en territorios termomediterráneos secos del sector setabense, llegando a la comarca de la Plana alta muy empobrecida y carente de elementos diferenciales, en las laderas soleadas próximas al mar.

Es un pastizal xerófilo propio de suelos delgados y pedregosos. Constituye una etapa de degradación muy avanzada de la serie de carrascales termomediterráneos (*Rubio longifoliae- quercetum rotundifoliae* sigmetum). Es una asociación muy abundante, por ocupar pinadas de repoblación y por colonizar con gran rapidez cultivos de secano no labrados y caminos.

1.5.2. *As. Pholomidi lychnitidis-Brachypodium retusi* Br.- Bl., 1931

Tienen su óptimo en el meso y supramediterráneo.

2.1.4.- Paisaje

Este paraje, cuenta además con una gran potencialidad paisajística, pues además de la "calidad intrínseca del paisaje", medida por su heterogeneidad y biodiversidad, se contabiliza el "paisaje extrínseco", su "potencial de visualización" desde la Plana Costera, su visibilidad... unido a su singularidad y fragilidad le otorgan una elevada "Calidad para la Conservación".

La denominación de desierto que se ha dado a estas montañas suele llamar la atención ya que las mismas están caracterizadas por una vegetación frondosa que contrasta con la de los montes de su entorno. El término, sin embargo, no describe un paisaje sino que alude a un acontecimiento histórico. Un grupo de religiosos carmelitas, cuya orden suele denominar desierto a los lugares alejados de las poblaciones humanas y dedicados al retiro espiritual, se instaló en este enclave en 1697. La abundancia de palmitos, no obstante, puede haber contribuido al mantenimiento del nombre.

La presencia de los carmelitas en esta sierra ha sido continua desde su instalación. Esta comunidad no fue exclaustrada durante la desamortización de Mendizábal en 1835. La petición del Ayuntamiento de Castellón de no sacar a estos religiosos de su convento, resultó determinante. Así se agradeció la ayuda de los religiosos a la población durante la epidemia de cólera de 1834. El hecho fue excepcional en España. El paraje alberga las edificaciones pertenecientes a los carmelitas y una serie de restos históricos y construcciones igual de notables. Los castillos de *Miravet* y *Montornés*, ambos en ruinas, y las ermitas de les *Santes de Cabanes* tienen un gran interés.

Los pinares y matorrales, formaciones ambas de muy rápido desarrollo, ganan por tanto la partida al bosque autóctono en lenta reconstrucción y se mantienen en la práctica como una vegetación permanente bastante estable. En el Desert el establecimiento de un pinar de gran masa forestal data de tiempo inmemorial. A esta situación contribuyen decisivamente los incendios que periódica e inevitablemente sufren estas masas de pinar y matorral, tan combustible que es habitual referirse a las especies que las componen como pirófitas, es decir, amantes del fuego. Sin llegar a decir que especies como las jaras, las aliagas, distintas aromáticas o los mismos pinos "atraen" al fuego, lo cierto es que los individuos quemados dejan tras de sí enormes cantidades de semillas dispuestas a germinar, con lo que en años sucesivos al incendio la expansión de sus poblaciones es explosiva, como se ve claramente en el Desert algunos años después del incendio de 1985. En condiciones naturales, estas masas de matorral y pinar serían progresivamente desplazadas por el crecimiento de los árboles y arbustos "nobles" que han rebrotado de cepa, ya que también sobreviven al incendio (en el caso del alcornoque, el corcho protege del calor y el árbol puede rebrotar de copa, sin perder el leño como otros árboles). El mecanismo para esta sustitución progresiva se basa en que las plántulas recién germinadas de las especies pirófitas necesitan mucho sol para desarrollarse, incluido el pino. Por ello, cuando la carrasca, el alcornoque y los otros árboles y grandes arbustos hagan suficiente sombra, acabarán por impedir el crecimiento temprano hasta hacerlas desaparecer casi por

completo, excepto en lugares especiales como roquedos, cresteríos o laderas con poco suelo, donde el arbolado no llega a desarrollarse y, por tanto, los matorrales bajos, los pastizales o los pinares pueden ser las formaciones dominantes en condiciones naturales. Naturalmente, si los incendios se repiten una y otra vez, este mecanismo de sustitución no llega nunca a término y el bosque originario no tiene oportunidad de reconstruirse por completo, como ha sido el caso en el Desert y en la mayoría de las serranías litorales de la Comunidad Valenciana. Dado el lento desarrollo de la vegetación mediterránea por motivos climáticos, bastan incendios repetidos con intervalo de una generación o más para que esta situación se mantenga indefinidamente, aunque la población local haya podido perder en ocasiones la memoria histórica del último incendio ocurrido en la zona.

En el Desert de les Palmes, el paisaje vegetal originario, es decir, anterior a la intervención humana, estaría dominado por los bosques de alcornoques y carrascas. Naturalmente, en los enclaves particulares por su suelo u otras condiciones ambientales de tipo local, aparecerían otras formaciones, que son las actuales.

2.1.5.- Parcelas de experimentación y validación

Las parcelas estudiadas se encuentran dentro de la provincia de Castellón. La parcela de experimentación en el Desert de les Palmes (Monte Bartolo) y la parcela de validación en Benlloch (Serra d' En Garceràn). Las áreas elegidas son de litología, suelos, topografía, climatología... semejantes, en zonas diferentes pero que se han considerado representativas del ecosistema mediterráneo terrestre. La validación se realiza en espacio y tiempo.

Cada parcela es de 100 m² y se ha intentado que el número de plantas alrededor de *Ulex parviflorus* fuera el menor posible para poder realizar mejor la toma de muestras y reducir las interferencias. Se situaron en un plano todos los ejemplares presentes en el interior de la parcela (Tabla 2.1).

2.1.5.1.- Características de las parcelas

TABLA 2.1

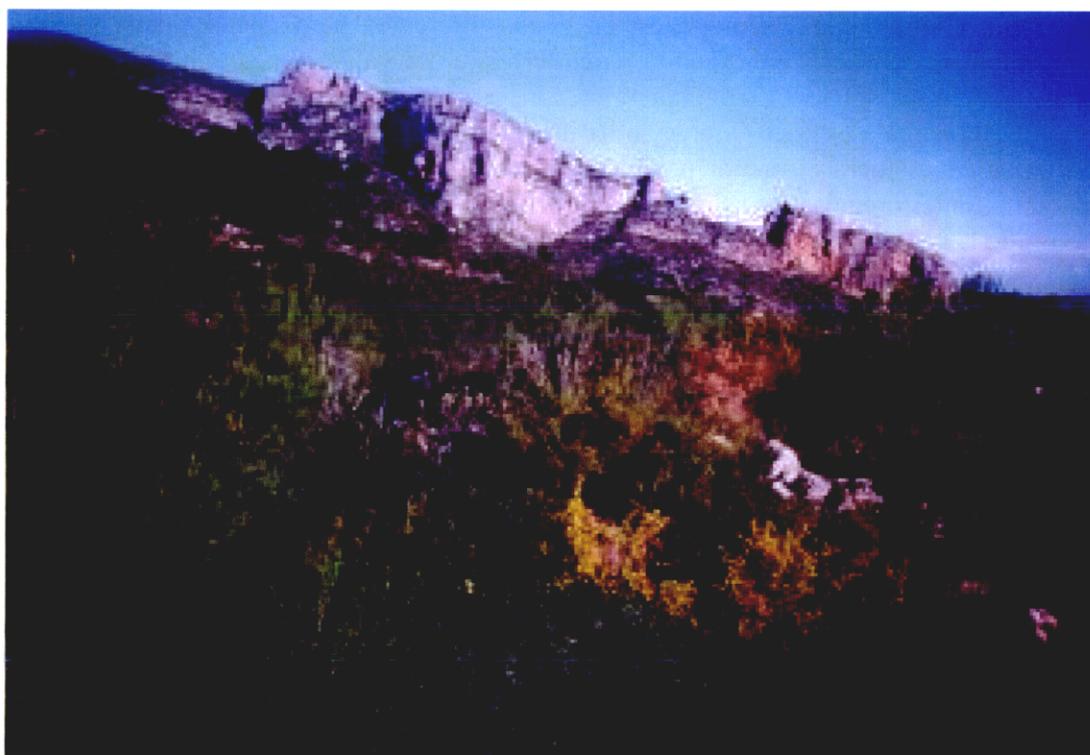
Características de las parcelas

	Parcela de experimentación	Parcela de validación
Situación	Desert de les Palmes	Serra d' En Garceràn
UTM	31 T BE 4741	30 T YK 5458
Altitud (m)	550	500
Reforestación	Sí	No
Características climáticas (*)	Temperatura media anual: 15,2 °C Temperatura media del mes más frío (Enero): 3° C Temperatura media del mes más cálido (Julio): 29,4 °C Precipitación media anual: 540 mm	Temperatura media anual: 14,8 °C Temperatura media del mes más frío (Enero): 1,7 °C Temperatura media del mes más cálido (Julio): 30,8 °C Media anual pluviométrica: 619 mm

Relación de plantas	<i>Ulex parviflorus</i> Pourret <i>Cistus monspeliensis</i> L. <i>Cistus albidus</i> L. <i>Pistacia lentiscus</i> L. <i>Quercus coccifera</i> L. <i>Juniperus oxycedrus</i> L. subsp. <i>oxycedrus</i> <i>Pinus halepensis</i> Miller <i>Rosmarinus officinalis</i> L. <i>Chamaerops humilis</i> L. <i>Inula viscosa</i> L. (Aiton)	<i>Ulex parviflorus</i> Pourret <i>Cistus albidus</i> L. <i>Cistus clusii</i> Dunal <i>Erica multiflora</i> L. <i>Quercus coccifera</i> L. <i>Thymus vulgaris</i> L. <i>Rosmarinus officinalis</i> L. <i>Santolina chamaecyparissus</i> L. <i>Ononis natrix</i> L. subsp. <i>natrix</i> <i>Lavandula latifolia</i> Medicus <i>Ruta angustifolia</i> Pers. <i>Helichrysum stoechas</i> (L.) Moench
---------------------	--	--

(*)Las características climáticas, han sido obtenidas sobre la base de 33 años de observaciones (1941-1974). Procedencia de los datos: Quereda (1976, 1985)

Parcela de experimentación



Fotografía 2.1

Parcela de validación



Fotografía 2.2

2.1.5.2.- Análisis del suelo

Las muestras del suelo fueron tomadas en la parcela, una por cada cuadrante, a una profundidad de 0 a 20 cm. Estas se secaron al aire y posteriormente fueron tamizadas por un tamiz de 2 mm. de luz con lo cual quedaron preparadas para los análisis posteriores.

Los datos obtenidos corresponden a la media de las cuatro muestras tomadas en la parcela (Tabla 2.2)

➤ *pH*

Se midió en una suspensión suelo:agua (1:2,5), y en KCl 0,1 M en la misma relación (M.A.P.A., 1986). Con el estudio del pH podemos diagnosticar los procesos formadores del suelo, traslocación de elementos, disponibilidad de nutrientes, problemas de toxicidad, actividad biológica, etc. El pH en cloruro potásico es una determinación interesante al compararla con el pH en agua, ya que nos da una indicación del grado de saturación del complejo de cambio.

➤ *Granulometría y determinación de la clase textural*

La textura del suelo se refiere al porcentaje en peso de cada una de las tres fracciones minerales: Arena, Limo y Arcilla. Estas se definen según el diámetro medio de

las partículas, expresado en mm, a partir de la Tierra Fina Seca al Aire (T.F.S.A.) procedente del tamizado. Tratamos la muestra de T.F.S.A. con peróxido de hidrógeno para eliminar la materia orgánica.

Mediante el densímetro de Bouyoucos se mide la densidad de la suspensión del suelo que está relacionada con la concentración de partículas en dicha suspensión.

Las fracciones granulométricas consideradas han sido, según el sistema U.S.D.A.: elementos gruesos ($\phi > 2$ mm.), arenas ($2 > \phi > 0,05$ mm.), limos ($0,05 > \phi > 0,002$) y arcillas ($\phi < 0,002$ mm.)

La clase textural se determino según el triangulo textural U.S.D.A. (Porta, 1986)

➤ *Determinación de la materia orgánica*

En el suelo el carbono se puede hallar de diferentes formas: compuestos inorgánicos, orgánicos, restos de animales y plantas más o menos transformados y los productos derivados de ellos, que constituyen el humus y en la forma elemental. La determinación cuantitativa de la materia orgánica se realiza analizando el carbono orgánico. Los métodos de análisis para el carbono orgánico se basan en la oxidación de éste.

Se ha obtenido por el método de Walkley-Black sin aporte de calor. Consiste en la oxidación del carbono orgánico que contiene la materia orgánica con dicromato potásico 1 N, en medio ácido, utilizando el calor de reacción del ácido sulfúrico y valorando el exceso de $\text{Cr}_2\text{O}_7\text{K}_2$ con $\text{SO}_4\text{Fe} \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0,5 N. El porcentaje de materia orgánica se estima multiplicando el valor obtenido de carbono fácilmente oxidable por 1,72 (Porta, 1986).

Con esta determinación podemos obtener información indirecta acerca de las propiedades físicas del suelo, ya que la materia orgánica influye en la retención del agua, en la estructuración y aireación del suelo.

➤ *% Humedad*

La humedad gravimétrica se determinó por la diferencia de peso de una muestra seca al aire respecto al peso de la misma desecada hasta peso constante a una temperatura de 105° C, con el fin de eliminar la humedad higroscópica

El cálculo de la humedad existente en la muestra, nos permitirá saber la capacidad de retención de agua de este suelo.

➤ *Conductividad eléctrica*

Se determinó en una suspensión suelo:agua (1:5). Esta solución es agitada y posteriormente filtrada, midiéndose la conductividad del filtrado (M.A.P.A., 1986)

Con este método se obtiene una evaluación grosera de la salinidad del suelo y se detecta si una de las causas de posibles problemas en los cultivos es el exceso de sales solubles en el suelo. Diagnosticando si existe o no, riesgo de daños por salinidad.

TABLA 2.2
Análisis del suelo

Datos medios	T (°C)	pH	Textura	Materia orgánica (%)	Humedad (%)	Conductividad eléctrica o Prueba previa de Salinidad (µs/cm)
Parcela	22,825	8,28	Arcillosa	5,075	3	651,55

2.2.- CLIMATOLOGÍA

2.2.1.- Estudio general climático de la provincia de Castellón.

Para el estudio del clima de la zona he utilizado los datos de los Centros meteorológicos de la cima del Monte Bartolo y de Benlloch. También he realizado una revisión bibliográfica de los trabajos de climatología de la zona, entre ellos: "El clima de la provincia de Castellón" (Quereda, 1976), "El tiempo en la provincia de Castellón" (Quereda, 1985), "Clima e hidrología de la provincia de Castellón" (Quereda, 1985), "El clima del Desert de les Palmes" (Quereda & Montón, 1995), "Climatología de España y Portugal" (Font Tullot, 1983), "Los climas de la Región Valenciana" (Clavero, 1979) y "El Clima i les aigües dels Països Catalans" (Panadera & Nuet, 1979).

La provincia de Castellón, situada en la parte occidental del Mediterráneo, participa plenamente de las características climáticas del mismo. Un clima cuyos factores poseen una gran originalidad. Originalidad admitida en todas las actuales investigaciones y que permiten afirmar que la climatología del mediterráneo occidental es independiente en más del 90 % de la que rige para los climas Atlánticos, así como en la mayor parte de la Península Ibérica.

Esta singularidad, es consecuencia del destacado papel que juegan los factores geográficos junto a los atmosféricos y astronómicos. Por ello, toda comprensión de los mecanismos que gestan nuestros tipos de tiempo ha de basarse en un conocimiento exhaustivo de estos factores geográficos y, especialmente, del ámbito topográfico-marítimo donde se ubican

2.2.1.1.- Factores climáticos

a) Factores geográficos

El factor clave es pues la configuración y propiedades de la cubeta marítima del Mediterráneo. La isohipsa de 1.000 m. y la de 2.000 m. no muy distantes, aunque discontinua, tienden un cerrado círculo en el Mediterráneo occidental que no comunica con el Atlántico, más que a través del estrecho de Gibraltar.

Esta pequeña comunicación que no supone más que un 0,05 % con respecto al contorno, en 286 m. de canal profundo, limita los intercambios de agua a la superficie, con una notable repercusión en su régimen térmico. Así pues, una capa homoterma próxima a

13° se extiende desde una profundidad que corresponde a la del estrecho de Gibraltar hasta los abismos de 4.000 m.

El descenso gradual desde las altas tierras del interior hasta las costas, es causa de una gran regularidad de gradientes térmicos y pluviométricos, con la única alteración impuesta por un rasgo original de esta orografía castellonense. Esta es la gran profusión de cubetas topográficas y pequeñas depresiones cerradas entre los contrafuertes pre y litorales cuya configuración se extrae, de la situación atmosférica a las que dota de caracteres térmicos, higrométricos y dinámicos especiales: **las inversiones térmicas**.

Estas pequeñas cubetas, en realidad, no hacen más, que reproducir a pequeña escala y anunciar la gran cuenca mediterránea, encerrada por la enérgica orla de relieves alpinos. En su fondo, por su gran calor específico, su convectividad y facilidad de evaporación, la masa marítima funciona a modo de un termostato climático. Este efecto se acentúa en el caso del Mediterráneo y su repercusión en las tierras próximas altera sensiblemente los elementos del clima. La línea costera representa una fuerte discontinuidad térmica en gran parte del año.

De este modo se establece un fuerte gradiente horizontal de temperatura durante el otoño e invierno. Especialmente en septiembre y octubre, el Mediterráneo, constituye un manantial caliente para la masa atmosférica, mientras que en verano, su función refrigeradora se atenúa contrariamente a las masas oceánicas libres ya que la temperatura es bastante semejante (figura 2.1). Ello obedece a que en verano no se producen fenómenos de convección con el agua superficial estabilizada.

En conclusión, los factores geográficos desempeñan un papel esencial en este clima.

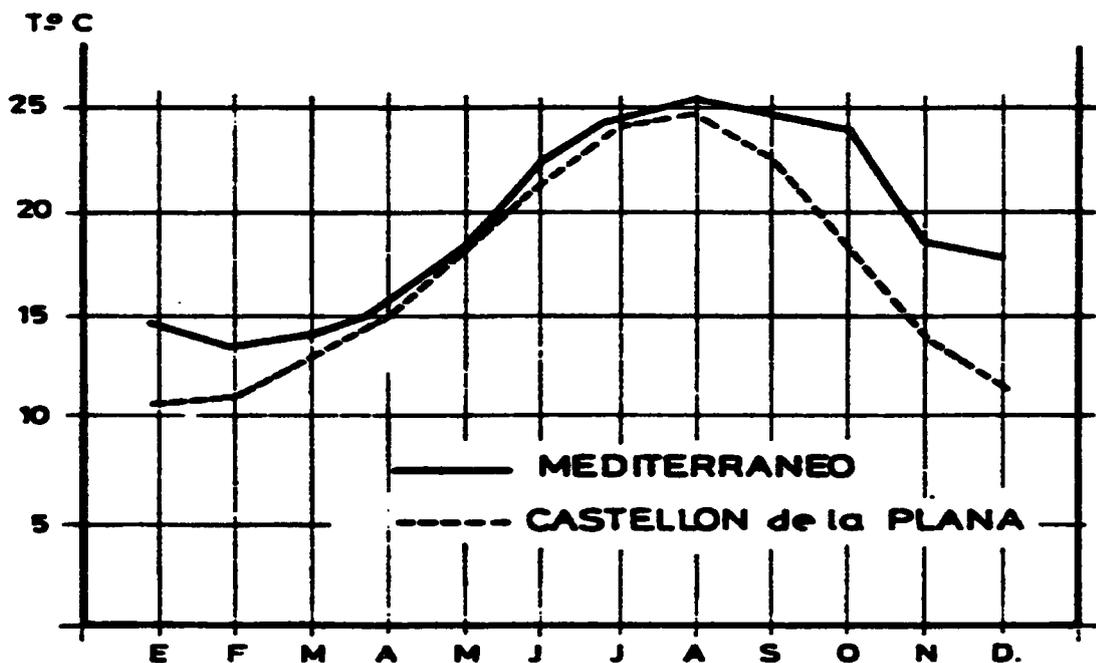


Figura 2.1. Los regímenes térmicos del aire y de la superficie del mar reflejan un acusado gradiente en la época otoñal.

b) Factores atmosféricos

La provincia castellonense limita por el W con esa cubeta cálida y cerrada del Mediterráneo occidental. Esa característica configuración determina que la masa aérea alimentada en sus condiciones ambientales sea muy específica. No obstante, no es exclusiva.

Con el balanceo estacional del frente polar y de las corrientes en chorro, la situación en altura es más propicia a la formación de perturbaciones en una parte del año: la otoñal (Figura 2.2). Frente a ella, la actividad primaveral es mucho menos marcada, ya que su aireación procede generalmente de flujos del SW. Estos nos comportan variaciones físicas tan brutales como los flujos del N y, en consecuencia, los efectos termodinámicos no son tan acusados.

Esta actividad reservada a la circulación general corre a cargo del frente polar, una de sus piezas maestras. La frecuencia de situaciones del Frente Polar sobre nuestra provincia oscila entre 80 y 85 días anuales. No obstante, esta elevada frecuencia no va acompañada de intensidad en las precipitaciones. Ello radica en que esas perturbaciones atlánticas, cuando alcanzan nuestra cubeta se hallan en estado de oclusión. Cuando abordan la Península lo hacen en fase de onda abierta, y a velocidad de 500 Km en 12 horas; de ahí que a las costas levantinas llegue tan sólo un gran remolino de aire más o menos homogéneo y sin la efectividad pluviométrica gastada en su trayecto sobre la Península. Así pues, las borrascas de origen Atlántico que desembocan en el Mediterráneo, tras atravesar la Península Ibérica, nos llegan ocluidas más efectivas, especialmente en invierno, obedecen a un proceso reactivado de la ciclogénesis por el calor desprendido del mar.

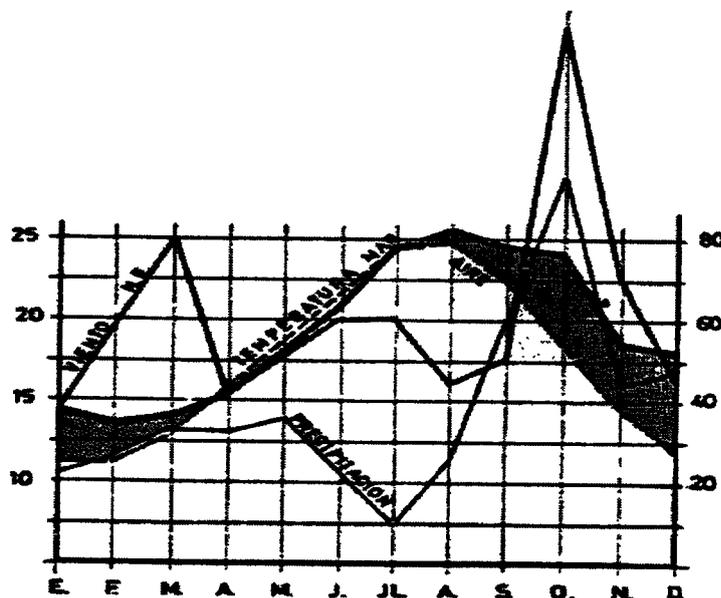


Figura 2.2. La concentración de los mayores gradientes térmicos aire-mar, vientos del primer cuadrante y alta humedad relativa en el mes de octubre determinan que no sea producto del azar el que este mismo mes ostente la primacía de las precipitaciones anuales.

2.2.1.2.- Elementos climáticos

a) La temperatura

La temperatura del aire es un elemento fundamental del clima y, desde muchos puntos de vista, el más importante, ya que desempeña un papel primordial en la distribución de la vida vegetal y animal sobre la Tierra.

Combinando su acción, todos estos factores determinan el clima Mediterráneo definido por las medias de los elementos térmicos, pluviométricos y aéreos registrados en una red provincial de observatorios.

El mapa de las isotermas provinciales muestra un trazado paralelo a las costas subrayando el escalonamiento topográfico con valores desde los 17° C en la costa hasta los 9° C de temperatura media anual que registran las altas tierras del interior castellonense. Este escalonamiento regular que desde la costa lleva a altas tierras provinciales, señala un gradiente térmico de altura de 1° / 100 m.

Tan sólo cabe una alteración a esa regularidad, sí bien de considerables consecuencias agronómicas. Se trata de las inversiones térmicas producidas en las cubetas. En ellas, limitadas por elevadas y escarpadas sierras se aíslan, con frecuencia, masas aéreas, que, especialmente en las situaciones anticiclónicas invernales, aparecen dotadas de gran frialdad y adosadas al fondo, mientras en las cumbres limítrofes reina una temperatura templada. Así, el Pla de Cabanes (Serra d'En Garceràn) puede registrar una temperatura bajo cero, mientras la cumbre del Bartolo estará a 10 ó 12 grados sobre él (Figura 2.3).

Estas temperaturas medias anuales se obtienen tras un ciclo en el que el mes más cálido, en toda la zona costera, es agosto. Si embargo, a partir de los 40 metros, julio comienza a igualarse con agosto hasta superarlo térmicamente a favor de la mayor altura y continentalidad de las tierras.

Por lo que respecta al mes más frío, la coincidencia es absoluta y corresponde a enero.

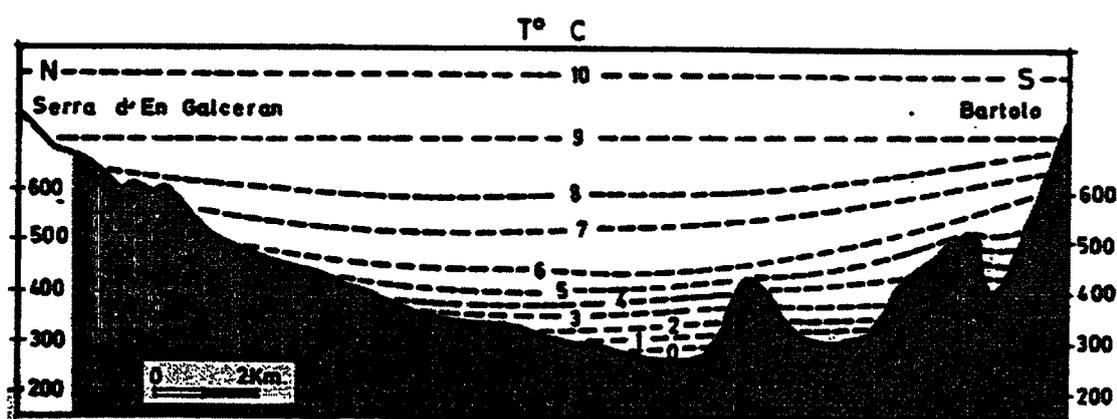


Figura 2.3. La topografía en cubeta del Pla de l'Arc determina la formación de frecuentes inversiones térmicas. Especialmente durante las situaciones anticiclónicas, el enfriamiento nocturno va acumulando aire frío y denso en el fondo del Pla que al amanecer aparece cubierto de espesísimas nieblas.

➤ ***La evolución térmica***

Los observatorios mundiales, desde el siglo XIX hasta mediados del siglo XX, han registrado una elevación térmica. No obstante, a partir de los años cuarenta en que se produjo una estabilización, la temperatura ha ido descendiendo. Tomando como referencia los datos del observatorio de Castellón, para la evolución de las temperaturas durante el período desde 1937 al 1980 (Quereda, 1985), se registro un sensible enfriamiento. Globalmente, las temperaturas medias anuales fueron:

1937 - 1956: 17'3° C

1957 - 1980: 16'6° C

Sin embargo, este periodo que parecía encaminado hacia una etapa más fría ha cesado momentáneamente ya que los grandes observatorios de la provincia han dado unas temperaturas más elevadas en los últimos años.

b) Las precipitaciones

Su rasgo más acusado es la escasez de precipitaciones costeras que hacia el interior va aumentando. El efecto de los corredores sobre las precipitaciones no parece ser considerable. La orientación NE-SW de las sierras, que no obstaculiza las precipitaciones cuando estas se originan por la existencia de una borrasca en el mediterráneo, que hace que los vientos tengan la misma dirección que los corredores. Es precisamente en esta situación meteorológica cuando se producen las lluvias más significativas. El trazado de las isoyetas anuales, presenta pequeñas irregularidades entre las altas tierras del interior y la costa. En este sentido se pasa desde la isoyeta (líneas que unen las estaciones que registran la misma cantidad de lluvias) de 400 mm. que sigue una línea de dirección NE-SW a otra por encima de los 600 mm. que solo se presentan en algunos campos cerrados en las sierras más elevadas como son la Serra del Desert de les Palmes y la Serra d'En Garceràn.

Sin embargo, y junto a la escasez de precipitaciones, el rasgo que más las caracteriza es la irregularidad en su distribución.

➤ ***Régimen anual***

El régimen anual es el típico Mediterráneo, matizado por la altitud de los observatorios interiores.

Los máximos de precipitaciones se producen en otoño. También hay un máximo secundario primaveral pero nunca se alcanzan valores tan importantes como en otoño. Invierno y verano son, por el contrario, las estaciones más secas. El mes de julio es de gran escasez pluviométrica, seguido a corta distancia por agosto, cuyos valores son, por otra parte, próximos a los de junio. La diferencia entre julio y agosto es más marcada en las estaciones costeras, que se ven afectadas por las tormentas de finales del verano, que en ocasiones son muy importantes. En las comarcas más interiores se van igualando estos valores pluviométricos.

➤ ***La evolución pluviométrica***

La evolución de las precipitaciones se caracteriza por una gran irregularidad. La serie de registros desde 1912 - 1984, presenta, globalmente, una débil tendencia al aumento

pluviométrico. Sin embargo, el período que cubre desde 1978 - 1983 puede calificarse como el más árido desde 1912. Período que, asimismo, ha registrado fenómenos extremos, como las intensas precipitaciones de octubre de 1982.

Es difícil buscar posibles ciclos, para la preservación de los recursos hídricos. La relación de las precipitaciones y los ciclos undecenales de la actividad solar aportan una gran aproximación. El máximo pluviométrico suele producirse uno o dos años después del máximo solar, debido a la influencia oceánica y marina como extraordinario reservorio térmico y cuyo máximo calorífico se rezaga con respecto al solar y atmosférico.

c) Los vientos

A pesar del gran interés práctico que tiene el viento, los registros disponibles son muy pocos. El viento, es el elemento más ingrato, estadísticamente, del clima. Su dirección, velocidad, naturaleza vectorial y variabilidad en tiempo y en espacio exigen redes anemocinográficas muy tupidas.

La mejor caracterización de la aerología provincial viene dada por los registros obtenidos desde 1967 en la isleta de recepción de crudos de la refinería. A 2'5 Km de la costa, sus datos no experimentan interferencia alguna ni en dirección ni en velocidad.

La mayor frecuencia corresponde a los vientos del E, NE y del SE siendo muy escasos los procedentes del N y NW.

El "llevant" es un viento de dirección ENE con oscilaciones por igual, al E y al NE y por tanto integrado en el sector que va del NE al E, entre los vientos "gregal" y "xaloc". En los meses de verano, contribuye a suavizar las máximas estivales. Ello es evidente si consideramos que en esos meses es cuando el "llevant" supone más de un 30 % del total anual. Así mismo, estos vientos húmedos favorecen la formación de nieblas en las sierras litorales, constituyendo criptoprecipitaciones, de gran importancia en el Desert de les Palmes, en altitudes superiores a los 550 metros.

En invierno sin embargo, es raro el "llevant". Estos meses invernales están dominados por los días de calma.

El "gregal" flanquea al NNE al "llevant" y es un viento frío que procede del Golfo de Génova, que se acusa especialmente en las sierras del Bajo Maestrazgo.

El flanco SE del "llevant" lo constituye el "xaloc". En él también colaboran las brisas estivales. Solamente representa un 6 % anual.

El flujo siguiente en frecuencia es el del tercer cuadrante que incluso supera al segundo, En él se individualizan el SW y SSW que constituyen el "llebeig" (SW) o "garbí" (SSW), y que suponen más del 25 % de frecuencias anuales. Aunque en el extremo septentrional del litoral mediterráneo no tiene gran influencia.

Con respecto al "ponent", tiene gran importancia en la ciudad. Por el contrario, la región urbana y la vegetación prelitorales deben desorganizarlo por cuanto que en la isleta marina constituyen el grupo anual de menor frecuencia. En todo caso, su soplo experimenta un aumento de fuerza y frecuencia en los meses invernales que es cuando la línea de discontinuidad física tierra-mediterráneo se acusa con mayor intensidad.

El "migjorn" (S) es otro de los que con menor frecuencia se dejan sentir en nuestra zona. En este caso, su aparición es mayor en la región marítima que al interior y sus fuerzas respectivas de 11 a 6 Km./h. respectivamente.

Todavía menos representativo es la "tramuntana" (N) denominada también "amburgàs" y que viene a coincidir con el sector frío de las borrascas. El otoño e invierno son, precisamente, sus épocas. Su fuerza oscila entre unos 8 y 12 Km./h.

La rosa de los vientos en sus denominaciones populares de los flujos, se cierra con el "mestral" NW y NNW. Se trata del cierzo o "cerç" del extremo septentrional lindante con las bocas del Ebro. Es el flujo menos frecuente y sus velocidades oscilan de 8 a 13 Km./h. Es viento típicamente invernal, incluso desaparece por completo en verano ya que obedece a una alta presión instalada en el centro de la península.

El comentario sobre los vientos provinciales no queda completo sin mencionar las brisas o marinadas. Son exclusivas del verano y obedecen al diferente calentamiento entre tierra y mar. Estos flujos tienden a atravesar la costa perpendicularmente, aunque algo desviados hacia la derecha. Las primeras rachas suelen producirse sobre las siete de la mañana y no alcanzan el interior hasta las diez. Entorno al mediodía alcanzan las máximas intensidades, desorganizándose hacia la tarde. A unos 500 u 800 metros de altitud circula una contrabrisa de compensación convectiva. El mecanismo actúa en dirección opuesta durante las noches, cuando la marinada es sustituida por un terral flojo.

2.2.2.- El Clima del Desert de les Palmes.

Desde septiembre de 1991 y formando parte de la red de observatorios de la Universitat Jaume I, sobre la cima del monte Bartolo a 735 metros sobre el nivel del mar y a 6 Km del mar, viene funcionando una Estación Automática de Meteorología. Sus características son: registro de todos los elementos climáticos y medioambientales de que han podido ser dotadas las estaciones automáticas (radiación solar, radiación infrarroja, temperatura del suelo y del aire, presión atmosférica, vientos en dirección y fuerza, humedad relativa, precipitaciones,... Estas son las principales variables exógenas a tener en cuenta en el modelo).

Todos los registros corresponden a entradas analógicas de 16 canales, con scanning continuo cada dos segundos, que pueden ser procesados, dentro del intervalo elegido desde 5 minutos, en medias, máximos y mínimos, así como filtros de valores alternos. Además cuenta con línea de entrada digital para eventos como la lluvia y seco-húmedo. Registros que mediante duplex RS232C y formato de salida en ASCII, quedan almacenados en disco duro.

Estudio comparado del clima del Desert de les Palmes en diferentes años de observación, el año meteorológico 1992-1993 realizado por J. Quereda Sala y E. Montón Chiva y las del año meteorológico 1996-1997 realizadas para mi parcela (los datos corresponden al observatorio de la cima del monte Bartolo).

2.2.2.1.- La Radiación Solar

La radiación solar ha mostrado unos altos valores de incidencia. El valor medio anual ha sido de 4,8 Kw/h/m², frente a los 4,4 del valor medio registrado a nivel del mar, durante el año meteorológico 1992-1993. Es decir, aproximadamente un 10% más. Valor que representa la mayor recepción de energía en una estación de altura con menor espesor de masa atmosférica sobre ella.

La evolución o régimen anual ha mostrado los máximos de energía recibida en los meses de junio y julio, al igual que a nivel del mar (Figura 2.4).

Durante el año meteorológico 1996-1997, la Radiación Solar ha registrado en el Monte Bartolo un menor nivel debido a la existencia de una mayor nubosidad de efecto orográfico (Figura 2.5).

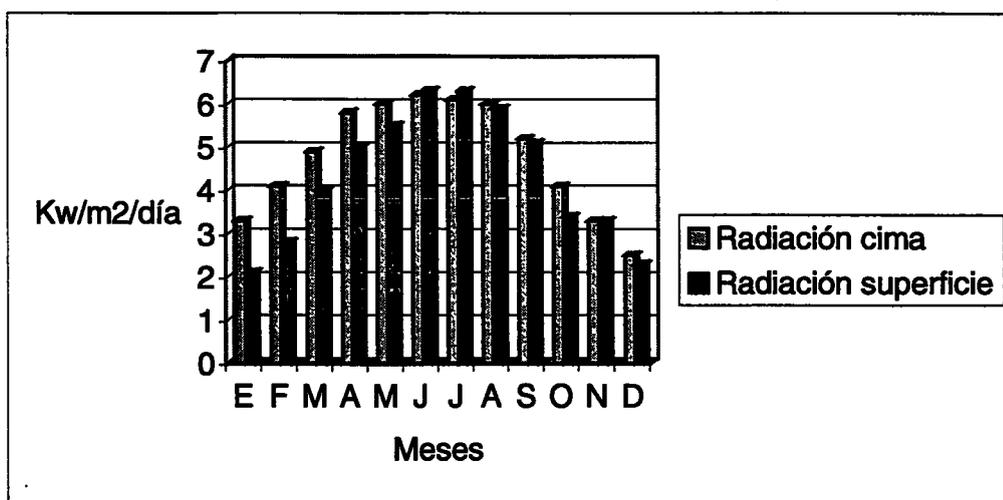


Figura 2.4. Régimen anual de Radiación Solar: 1992-1993

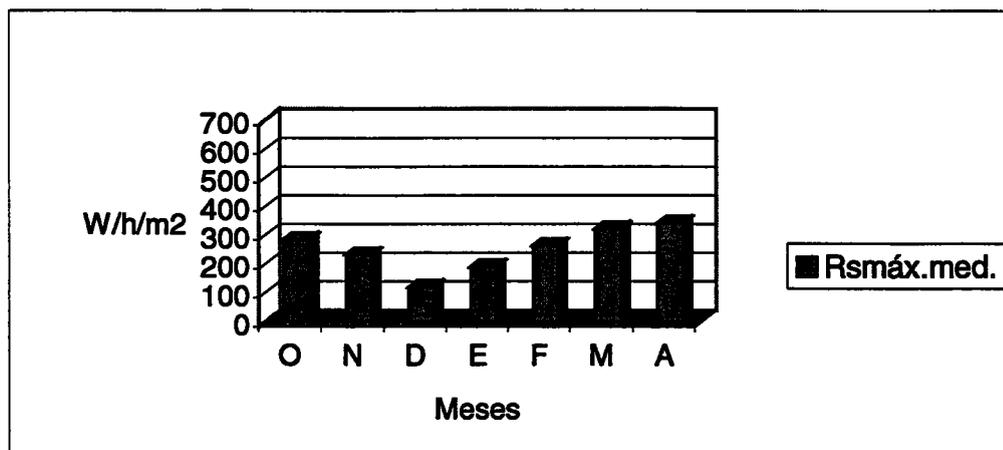


Figura 2.5. Radiaciones Solares máximas medias: 1996-1997

Los altos valores de Radiación Solar registrados en la cima del Monte Bartolo corresponde, globalmente, a las longitudes de onda de 0,3 a 3,2 μm .

La importancia de la Radiación Solar deriva de ser el principal factor de control de la productividad vegetal. Es así la fuente por excelencia de energía para el crecimiento, evaporación y calentamiento ambiental. Ello explica que la tasa de producción de materia seca en las principales cosechas sea, con frecuencia, proporcional a la radiación interceptada. De ella, la energía emitida entre las longitudes de onda de 0,4 a 0,7 μm , es el flujo que excita las moléculas de clorofila y de este modo inicia la fotosíntesis. La radiación fotosintética activa (PAR) ha sido estimada en un 50% de la total energía electromagnética recibida en la tierra.

No obstante, todas estas beneficiosas influencias vegetativas para el desarrollo de la cobertura vegetal, no deben ocultar la existencia de riesgos bioclimáticos por los mismos altos valores, en ocasiones excesivos, teniendo en cuenta que el 69 % son radiaciones directas y un 31 % difusas.

2.2.2.2.- La Temperatura

Los altos valores de radiación incidente, determinarían unas temperaturas elevadas de no intervenir el factor geográfico de la altura. Este relieve, aislado, proporciona un régimen térmico fresco y con menores contrastes o amplitudes que en las tierras bajas.

La temperatura media anual registrada en la cima del monte Bartolo ha sido de 13,4 °C (1992-93), mientras que en el observatorio universitario ha sido de 17,7 °C. Ello supone una diferencia de 4,3 °C y un gradiente térmico de 0,65 °C. Durante el año 1996-97 ha sido de 13,37 °C.

El régimen anual ha mostrado un cierto retraso con respecto al típico mediterráneo de altura. La oscilación anual ha sido de 15,4 °C, inferior a los 16,4 °C del régimen de las tierras bajas (Figura 2.6). Ello es el efecto del régimen térmico en la atmósfera más libre de la cima. Esto pone de manifiesto que la amplitud térmica en la cima es mucho más suave que la de los niveles inferiores a pesar de que cuenta con la influencia dulcificadora del mar.

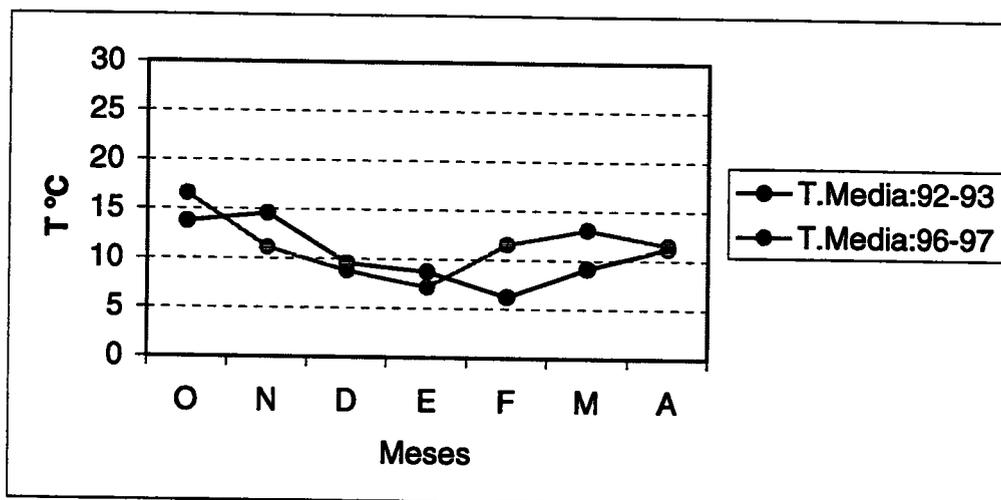


Figura 2.6. Temperaturas medias mensuales

2.2.2.3.- La Humedad Relativa

Ha registrado un valor medio anual de 66,8 %, sensiblemente inferior al de su superficie, 71 % (Figura 2.7). Ello corresponde a la ubicación en la atmósfera más libre del observatorio de la cima. La mayor distancia al mar y a las tierras bajas, así como un predominio de los vientos terrales del oeste, explican este menor valor medio anual y, en definitiva, la atmósfera más seca. El régimen anual no ha mostrado una configuración muy definida. Puede observarse que, durante el verano, se ha mantenido en unos niveles bajos, inferiores al 65 %. No obstante el mínimo ha correspondido al mes de noviembre. La breve duración diaria de las brisas marinas, mitiga el máximo de humedad correspondiente a estos vientos estivales. A su vez los vientos continentales, predominantes durante el invierno, reducen el valor de la humedad relativa durante esos meses. Así en conjunto, el régimen anual muestra una atmósfera más seca y con menores amplitudes en superficie.

Los máximos valores de humedad relativa se han registrado en los meses de febrero, septiembre y diciembre, con valores sobre el 70 %. En ellos, la humedad ha sido igual o superior a la de Castellón. Los meses de febrero y diciembre fueron los de mayores precipitaciones, junto al mes de octubre. Este último mes sin embargo registró una mayor constancia de vientos del oeste, lo que mitigó su humedad relativa media.

En cambio el valor mínimo se registro en los meses de noviembre y enero, con una temperatura media relativamente elevada, vientos continentales y escasez de precipitaciones. Son los factores que controlan el mismo régimen diario.

Durante el año meteorológico 1996-97 el valor medio anual ha sido de 68,48 % (Figura 2.8). Los niveles más bajos corresponden al mes de marzo con valores inferiores al 55%, con temperaturas medias elevadas. Los máximos valores de humedad relativa corresponden a diciembre y enero.

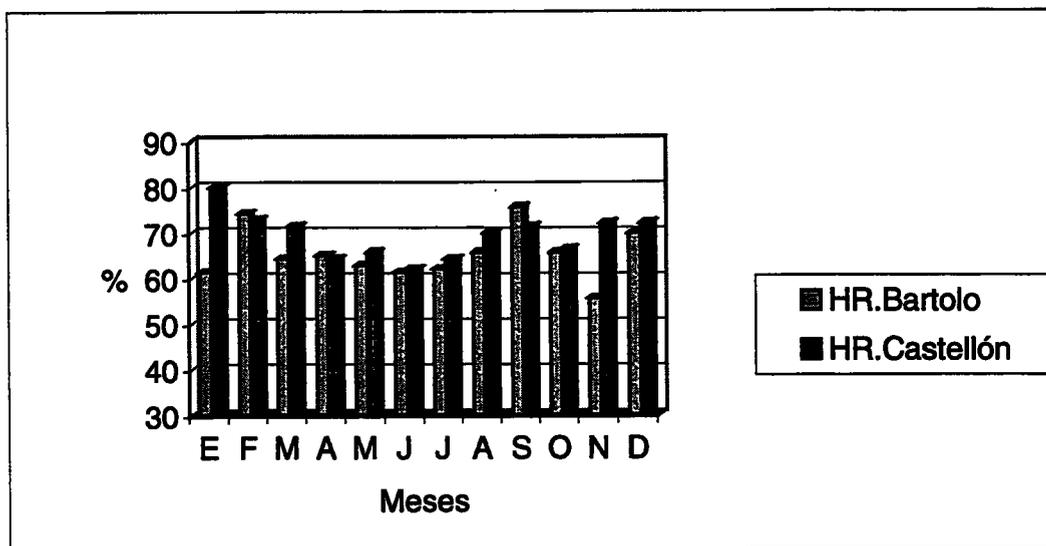


Figura 2.7. Régimen anual de la humedad relativa: 1992-1993

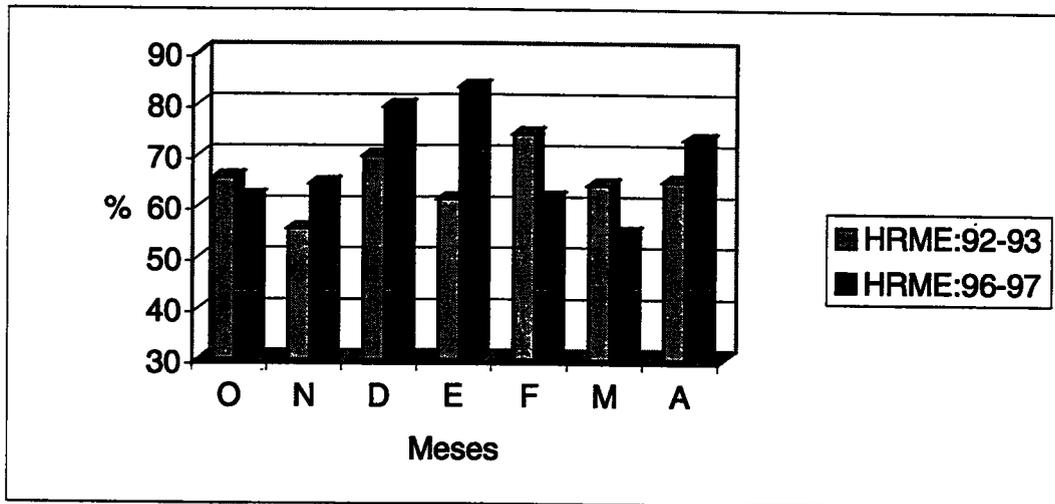


Figura 2.8. Humedad relativa media

2.2.2.4.- Las precipitaciones

El año 1992-1993, se ha caracterizado por una gran sequía. Las precipitaciones medias anuales en la zona litoral de Castellón han sido, durante este mismo año, tan solo el 65 % de su valor medio normal. En consecuencia, los 470,8 milímetros registrados en la cima del monte Bartolo, deben estar afectados por el mismo proceso de sequía (Figura 2.9).

Una reducción de este valor permitiría situar el volumen normal de lluvias, en esta cima, en unos 725 mm/m²/año. Una cifra que no parece elevada por cuanto que tan solo durante el trimestre otoñal de 1994 se registraron 417 mm.

El régimen anual ha mostrado la característica irregularidad mediterránea. Las precipitaciones son escasas en verano y más elevadas en otoño. Las lluvias registradas en octubre y diciembre representaron el 52 % del total de las precipitaciones anuales.

Durante el año 1996-1997, las precipitaciones han sido más elevadas, 835 milímetros, correspondiendo a los meses más lluviosos: noviembre, diciembre y febrero (Figura 2.10).

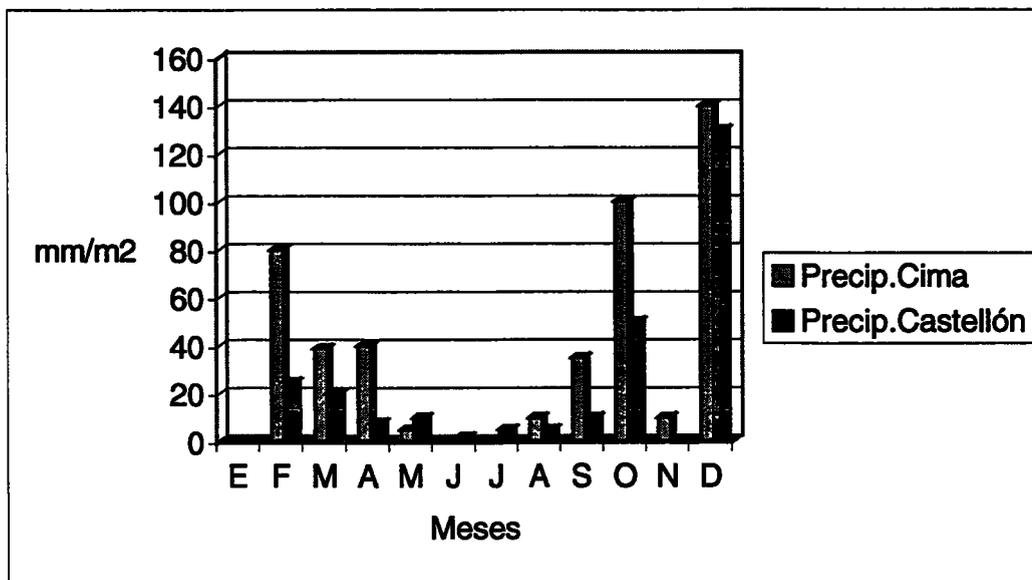


Figura 2.9. Evolución anual de las precipitaciones: 1992-1993

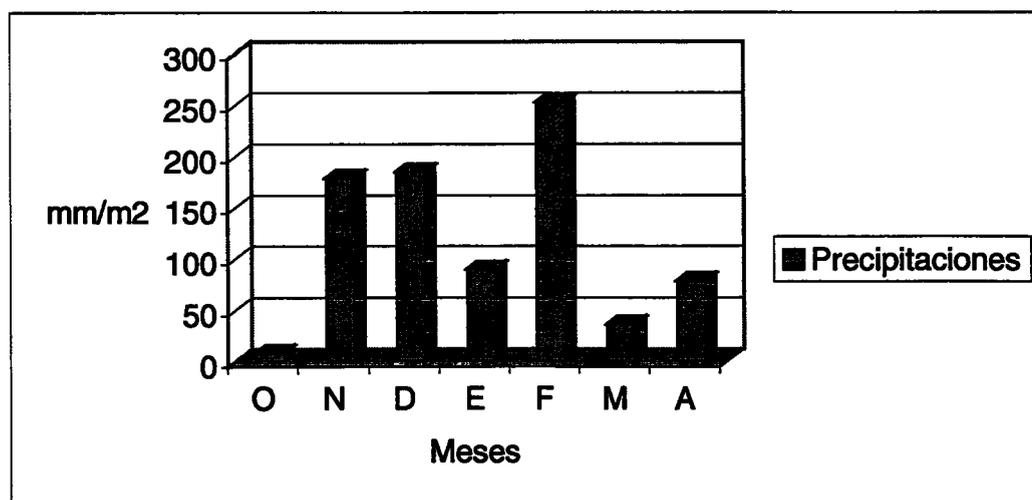


Figura 2.10. Régimen de precipitaciones: 1996-1997

2.2.2.5.- Los vientos

El registro automático de los vientos, tanto en dirección como en fuerza, en la cima del Bartolo, ha permitido caracterizar con rigor la circulación aérea sobre el litoral de Castellón. Esta circulación muestra, ante todo, un régimen estacional contrastado.

El régimen aéreo durante el invierno registra un acusado predominio de los vientos del suroeste. Este componente terrenal es la causa de los bajos valores de humedad relativa durante el invierno. Tan solo entre las 17 y las 18 horas se produce un ligero flujo del sur, con algún giro breve al sureste, como eco amortiguado de la brisa marina. Esta constancia de los vientos terrales va acompañada de velocidades débiles que, promedio, no sobrepasan

los 3,6 m/seg. Velocidades que son todavía más débiles en las horas centrales del día, con menos de 3 m/seg.

El régimen aéreo diario durante el verano, muestra una diferencia importante con respecto al invernal. Esta es la presencia sensible de las brisas marinas en dirección sureste a lo largo del período de insolación. Durante el período nocturno, los vientos vuelven a soplar con componente continental. Ello demuestra que tan solo durante el verano, la brisa marina constituye una célula dilatada capaz de rebasar los 700 metros de altura. Son precisamente los momentos en que se registran las mayores velocidades medias, 4 m/seg.

Globalmente, el régimen diario de los vientos sobre la cima del Monte Bartolo muestra una mayor constancia; tanto en dirección como en velocidad, que en superficie. Así, el predominio de los vientos continentales es muy acusado ya que tan solo durante las horas centrales del día de los meses estivales es constituido por las brisas. Igualmente, las moderadas velocidades muestran los efectos de draga y freno del relieve.

La velocidad media registrada durante el año 1996-1997 fue de 3,8 m/seg. (Figura 2.11)

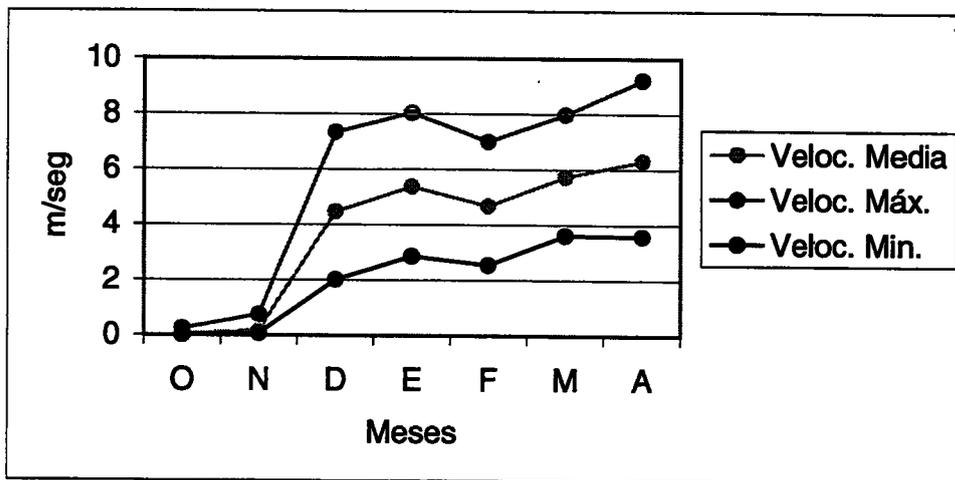


Figura 2.11. Velocidad del viento: 1996-1997

2.2.2.6.- La presión atmosférica

En la cima del Bartolo se ha registrado una presión media anual de 934,1 mb. Este valor supone una presión media equivalente al valor teórico de los 730 metros de altura. Los valores mínimos han sido de 909 mb. mientras que los máximos medios han estado sobre los 940 mb (Figura 2.12). Durante el año 1996-1997 la presión media anual ha sido de 933,4 mb con valores máximos de 952 mb y valores mínimos de 908,6 mb (Figura 2.13).

El régimen anual ha mostrado influencias de la circulación general y de las características termohigrométricas regionales. El régimen diario de la presión vuelve a manifestar el mismo carácter semidiario que en superficie. La presión alcanza dos máximos, uno principal en las horas centrales del día y otro secundario en las horas finales del día y de la madrugada. Ambos máximos están separados por los mínimos previos al amanecer y los previos al atardecer.

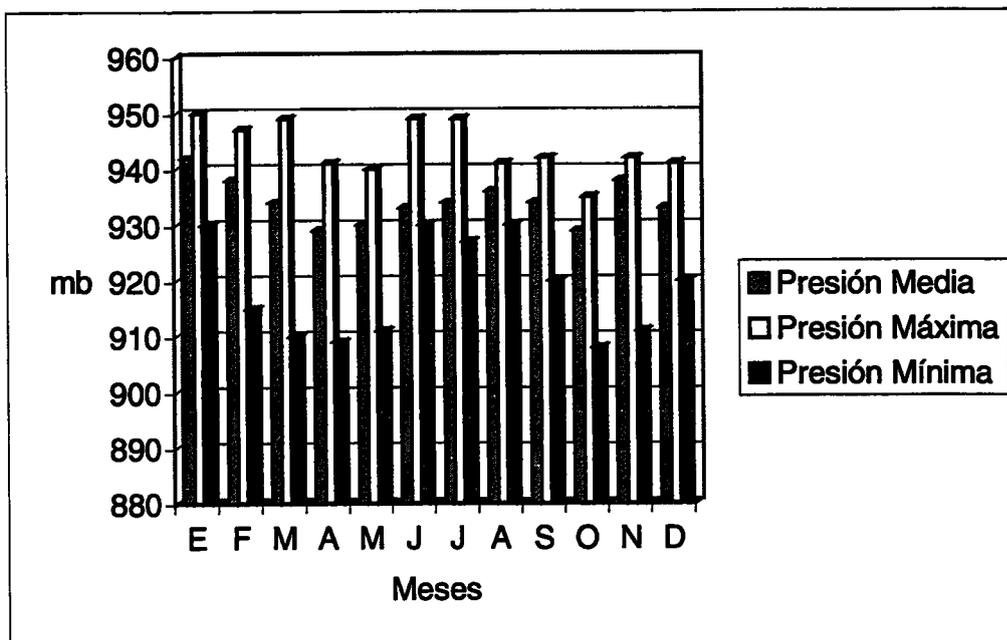


Figura 2.12. Régimen anual de la presión atmosférica: 1992-1993

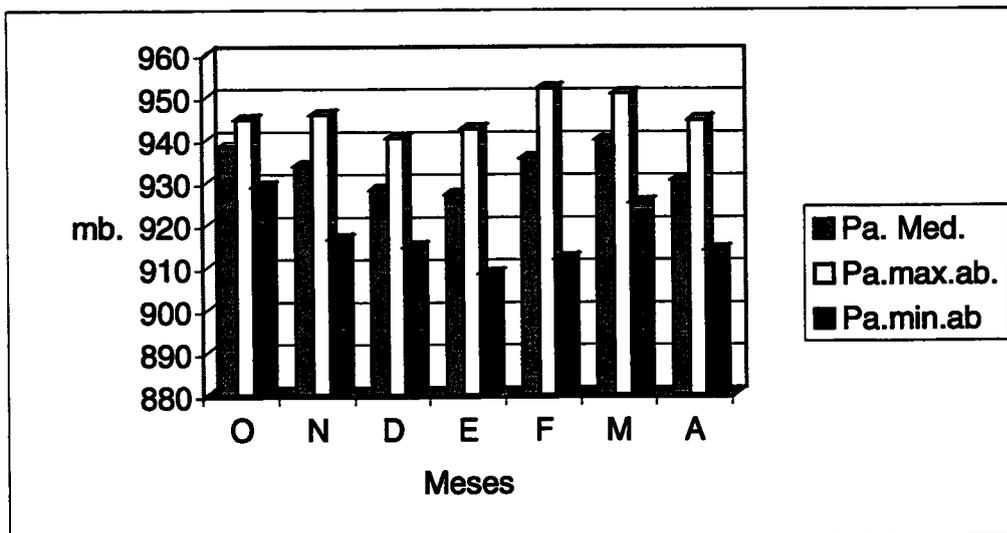


Figura 2.13. Presión atmosférica: 1996-1997

2.3.- BIBLIOGRAFÍA

- Albuixech Moliner, J. (1986). *Flora del Desierto de las Palmas y sus alrededores*. Colección Universitaria. Diputació de Castelló.
- Clavero, P.L. (1977). *Los climas de la región valenciana*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona.
- Costa, M. (1999). *La vegetación y el paisaje en las tierras valencianas*. Editorial Rueda. S.L. Madrid.
- Costa, M., Peris, J.B. & Figuerola, R. (1982). *Sobre los carrascales termomediterráneos valencianos*. Lazaroa, 4: 37-52
- Folch Guillèn, R. (Coordinador general) (1992) *Història natural dels Països Catalans Espais Naturals*. Fundació Enciclopèdia Catalana. Barcelona p. 295-297
- Font Tullot, I. (1983). *Climatología de España y Portugal*. Inst. Nal. Meteor. 296 pp. Madrid.
- I.G.M.E. (1972-1982). *Mapa Geológico Nacional. Segunda Serie. Escala 1: 50.000*. Hojas correspondientes a la Comunidad Valenciana. Madrid.
- M.A.P.A. (1986). *Métodos Oficiales de Análisis*. Editorial Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid
- Montero García, J.L. & Qeral Ruano, I. (1990). *Estudio ambiental para la repoblación del desierto de las Palmas*. Publicaciones del excelentísimo ayuntamiento de Castellón de la Plana.
- Panadera, J.M. & Nuet, J. (1979). *El clima i les aigües dels Països Catalans*. In: Geografía Física dels Països Catalans. Ketres ed. 69-103.
- Porta, J. (1986). *Técnicas y experimentos en Edafología*. Col·legi Oficial d'Enginyer Agrònoms de Catalunya.
- Quereda, J. (1976). *El Clima de la Provincia de Castellón*. Excelentísima Diputación Provincial de Castellón de la Plana. 134 pp.
- Quereda, J. (1985). *El tiempo en la provincia de Castellón*. Excelentísima Diputación Provincial de Castellón de la Plana. 118 pp.
- Quereda Sala, J. & Montón Chiva, E. (1995). *El Clima del Desert de les Palmes*. Boletín de la sociedad castellonense de cultura. Tomo LXXI. Octubre - Diciembre. Cuaderno IV.
- Rivas-Martínez, S. (1987). *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. 1: 400.000. I.C.O.N.A. Madrid.

CAPÍTULO III: *ULEX PARVIFLORUS*, UNA PLANTA PIRÓFITTA MEDITERRÁNEA

3.1.- INTRODUCCIÓN

Plantas pirófitas verdaderas son aquellas especies que son resistentes al fuego y que se ven favorecidas por él (Trabaud, 1970). El pino es un pirófito heliófilo que convive bien con otros pirófitos tales como la aliaga, contribuyendo en gran medida a la proliferación de incendios.

El combustible forestal puede ser ligero, constituido por hojas, hierbas y pequeños arbustos, y se caracteriza porque arde y consume rápidamente, o bien pesado, constituido por troncos, ramas, raíces, que se consume con lentitud. Obviamente, el combustible será tanto mejor cuanto más seco se encuentre, dado que el follaje verde disminuye la velocidad de propagación, y su combustibilidad dependerá de la disposición y continuidad, tanto horizontal como vertical, de la materia vegetal inflamable. Las coníferas, debido a su contenido interior de resina y sus frutos, las piñas, que pueden saltar a grandes distancias cuando se queman, arden y propagan el fuego mucho mejor que las frondosas.

El proceso de combustión de la madera, se propaga en las proximidades del incendio por convección, elevado por el aire desde abajo hacia arriba, al ser el aire caliente más liviano que el frío, y con columnas de humo que se elevan rápidamente. El calor se propaga asimismo por radiación, a través de las moléculas de aire que rodean el fuego, o por conducción por medio de las moléculas del combustible vegetal o del propio suelo. Los factores externos son los siguientes:

- 1) **La humedad:** Nos referimos tanto a la humedad del aire como a la del combustible. Lógicamente, los combustibles secos arden más rápidamente ya que pueden alcanzar antes los 200° C, temperatura de eliminación del agua de la madera y eliminación de las resinas. Si el aire está seco, la combustión también será más rápida, puesto que absorbe fácilmente, por estar muy lejos del nivel de saturación, el vapor de agua desprendido por el combustible.
- 2) **El viento:** En el caso de que sea intenso, se favorece la propagación del incendio forestal debido a que aporta oxígeno a la combustión, traslada el aire caliente desecando los combustibles, aproxima las llamas a la materia vegetal, adelantando su ignición y suministra energía calorífica a través de chispas y pavesas, a masas vegetales separadas del foco de ignición, provocando nuevos focos.
- 3) **La topografía:** La forma del terreno determina la propagación del incendio, avanzando más rápidamente en el sentido de ascensión, cuanto mayor sea la inclinación del terreno, debido a que el aire caliente al ascender deseca antes los combustibles vegetales que están por encima. En los terrenos expuestos al sur y al oeste el calor del sol produce durante el día una brisa desde el valle hacia la

cumbre, que favorece la propagación del incendio, ya que actúan como chimeneas para el aire caliente.

Entre las causas de las apariciones de incendios, están los siguientes:

- 1) Como única causa no antrópica, citaremos el rayo, que representa un porcentaje del 5%.
- 2) El ferrocarril fue en otros tiempos causa importante de incendios a causas de las chispas producidas por las máquinas de vapor. Con la aparición de nuevas tecnologías, su importancia ha disminuido al 1%.
- 3) Las negligencias producen entre el 25 y el 30% de los incendios forestales, con causas tales como el empleo del fuego en el campo con fines agrícolas o forestales, hogueras encendidas por excursionistas, imprudencias de fumadores, basureros mal acondicionados.
- 4) Los incendios intencionados constituyen entre el 30 y el 40% del total. La aparición de los incendiarios es un fenómeno complejo con múltiples motivaciones políticas, sociales y económicas. Este tipo de fuego es el más catastrófico debido a que se eligen los momentos y lugares para hacer más "eficaz" el fuego.
- 5) Otras causas representan entre el 2 y el 3%, y pueden ser los provocados por las líneas eléctricas, maniobras militares, ejercicios de tiros, cohetes, globos, etcétera.

En los últimos años los incendios han adquirido gran virulencia fundamentalmente porque ha aumentado el número de visitantes en los ecosistemas de montaña. Un dato significativo es que el número de incendios aumenta notablemente en fines de semana, festivos y periodo vacacional.

Por otra parte, las leñas y el matorral no se usan ya prácticamente como combustible, por lo que se acumula el material pirófito en el monte. La acumulación de residuos sólidos urbanos en vertederos incontrolados, así como la dispersión de los mismos en el monte, de manera especial los vidrios, constituyen focos para el inicio de los incendios.

A todo ello se añade la climatología mediterránea, caracterizada por largas sequías y veranos calurosos, acrecentadas por el cambio climático que hace avanzar nuestras tierras hacia la desertificación. Cuando sopla el viento extremadamente cálido y seco de Poniente, se crean las condiciones idóneas para la aparición de numerosos focos de incendio.

En esas condiciones climáticas, la temperatura atmosférica varía en función de la altura, de modo que se puede aceptar que para cada 100 metros de altura disminuye aproximadamente un grado. El régimen de brisas costeras puede cambiar la temperatura en varios grados de un punto a otro más próximo. En los días en que las condiciones climáticas coinciden con las otras citadas, el riesgo de incendio es varias veces superior al normal.

3.1.1.- El fuego y los ecosistemas mediterráneos

Después del incendio, todo el estrato herbáceo desaparece prácticamente, sin embargo es el primero en aparecer y se puede observar que en un monte quemado, la vegetación está formada fundamentalmente por gramíneas pirófitas. En el material arbustivo también suele perecer su parte aérea, pero es frecuente que las raíces, a más de 5 cm de profundidad, resistan al incendio y pueden ser fuente de regeneración natural, al igual que las semillas con cubiertas resistentes a las altas temperaturas.

Los árboles suelen perecer si sufren un fuego de copas, en el que desaparece la parte aérea y no pueden realizar la fotosíntesis, pero pueden resistir el fuego de sotobosque y la velocidad del viento ha obligado a desplazarse con gran rapidez el frente del incendio. Las semillas resistentes a altas temperaturas son también el medio natural de regeneración de los árboles.

El fuego es una perturbación que juega un importante papel en la dinámica de las comunidades vegetales mediterráneas. Frente a esta perturbación las especies mediterráneas presentan distinta capacidad de recuperación de las formaciones vegetales, dependiendo de los mecanismos de regeneración de las especies implicadas, como la capacidad de rebrotar (*Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus*, *Daphne gnidium*...) y la de germinar (*Pinus halepensis*, *Ulex parviflorus*, *Rosmarinus officinalis*, *Cistus albidus*...), que les permite regenerarse después de un incendio.

Son varios los trabajos que demuestran que las temperaturas elevadas aplicadas sobre semillas producen un aumento de la germinación en varias especies entre ellas numerosas leguminosas. Estas altas temperaturas podrían facilitar la germinación al debilitar las cubiertas protectoras de las semillas, o al eliminar del suelo sustancias inhibitorias de la germinación. La familia *Fabaceae* ha sido referida como un importante componente de la sucesión de comunidades post-incendio en regiones de clima Mediterráneo.

El suelo también es afectado por el incendio al destruirse la cubierta superficial y el humus y, con ello, los microorganismos que allí habitan, y que realizan la función de mineralización del suelo a partir de la materia orgánica, por lo que la regeneración y el enriquecimiento del suelo se ven afectados.

Los bosques producen un aumento de las precipitaciones, junto con una disminución de la evaporación del suelo. Por lo tanto, la influencia del bosque en la economía hídrica es muy importante, al funcionar como reguladores de lluvias. La humedad relativa del aire es más elevada en las zonas boscosas que en los campos desnudos e incendiados. Los bosques, asimismo, cumplen un papel regulador fundamental en el control de avenidas, al disminuir el transporte de partículas gruesas, funcionando como retardador de la velocidad de las aguas y produciendo una disminución de la escorrentía de las aguas.

Las zonas arbóreas también representan una notable disminución del polvo atmosférico, lo que hace que el aumento de las zonas quemadas aumente la polución por polvo. Asimismo, suponen un frenado de la velocidad del viento. Esta velocidad es mucho menor dentro de los bosques o en áreas próximas a ellos que en terrenos deforestados o quemados. Las variaciones de temperatura son mucho menores dentro de las zonas

arboladas que en las zonas incendiadas. Se reducen las máximas y se evita el descenso de las mínimas en sus valores absolutos. La capa de cenizas en el suelo provoca incrementos de hasta 5° C en las temperaturas máximas.

En la zona norte del Comunidad Valenciana, concretamente la provincia de Castellón, en donde está situado el Desert de les Palmes, excepto en las zonas litorales, los relieves abruptos son muy importantes, y si además se tiene en cuenta que estas zonas son las que soportan las más importantes masas de árboles, es fundamental la conservación del suelo de las vertientes. Cuando debido a un incendio forestal, desaparece la cubierta vegetal, queda el suelo desnudo. Disponiéndose en marcha los fenómenos erosivos que configuran un nuevo relieve y posiblemente un cambio en la estructura vegetal.

Al desaparecer la pantalla de vegetación, el suelo recibe directamente el impacto de las gotas, que si es torrencial, como ocurre frecuentemente en el Comunidad Valenciana, arrastra al suelo al mismo tiempo que lo compacta, originando suelos pedregosos e iniciándose un proceso erosivo, a veces, irreversible. Los sedimentos arrastrados van a parar a los torrentes y ríos, provocando aterramiento en los embalses. La erosión no se muestra activa donde se localiza una cubierta vegetal efectiva; sin embargo, en las laderas deforestadas por incendios las tasas de erosión obtenidas suponen un claro incremento respecto a aquéllas. Se nos presentarán por lo tanto, dos formas de erosión:

- a) Arranque de partículas y su transporte. Esta erosión es debida al impacto de las gotas de lluvia contra el suelo y a la acción de la escorrentía.
- b) Movimientos en masa del suelo. Está causado por la infiltración del agua hasta el perfil del suelo y favorecido por la acción de la gravedad.

Cada uno de estos procesos origina diferentes tipos particulares de erosión, tales como:

- 1) **Erosión laminar:** Es el movimiento de delgadas capas del suelo, en una superficie más o menos grande, lo que provoca que el suelo vaya desapareciendo por capas sucesivas. Las consecuencias de este tipo de erosión son que aporta grandes cantidades de sedimentos a los cursos de agua. Se observa este tipo de erosión cuando existe abundancia de plantas con raíces al descubierto, abundancia de piedras, etc.
- 2) **Erosión en regueros:** Consiste en la formación de surcos o regueros perpendiculares a las curvas de nivel. Se suelen formar durante lluvias de gran intensidad en zonas con pendientes pronunciadas.
- 3) **Erosión en barrancos:** Consiste en profundas hendiduras en el terreno, debidas a una gran concentración de escorrentía.
- 4) **Corrientes de lodo:** Se producen como consecuencia de lluvias torrenciales, cuando la capa superior del suelo absorbe grandes cantidades de agua, en terrenos con pendiente y sin vegetación que sujete dicho suelo.

- 5) **Deslizamientos:** Se producen cuando una capa de terreno permeable descansa sobre capas de naturaleza arcillosa, dando lugar a que los materiales de la capa superior se deslicen sobre la inferior. Se observan como socavones y cárcavas en las laderas.

La influencia que tienen los efectos forestales y la posterior erosión sobre las aguas subterráneas es fundamental y está producida por dos factores:

- a) La cubierta vegetal absorbe una gran cantidad de agua de lluvia que puede llegar hasta el 60% de las precipitaciones que recibe, si existen varios estratos vegetales. Aunque parte de estas precipitaciones son retenidas por el suelo, absorbida por las plantas, se evapora, etc.
- b) Otra parte de la misma penetra en el subsuelo y pasa a formar parte de las aguas subterráneas.

En un incendio forestal, el suelo desnudo absorbe una cantidad de agua mucho más pequeña de agua y es más fácil que se produzca la escorrentía. Esto presenta actualmente y a corto plazo más todavía, la escasez de agua en los niveles freáticos inferiores, con sus secuelas de salinización y los problemas para el abastecimiento de aguas urbanas y de utilización agrícola que lleva emparejado.

Si la zona erosionada es de gran superficie, pueden llegar incluso a producirse variaciones climáticas, al desaparecer el efecto moderador de la vegetación, que pueden afectar a la agricultura y a los propios recursos hidráulicos.

La profundidad del suelo en nuestros montes es generalmente pequeña y rara vez supera unos pocos decímetros. Está formado por una serie de partículas minerales diversas en su composición y tamaños, las cuales se encuentran unidas entre sí mediante sustancias cementantes, como arcilla o humus, dejando poros o huecos que son ocupados por aire o agua. Con esta estructura, y si el suelo resulta algo fértil, se pueden desarrollar las plantas sin grandes problemas para la expansión radicular, la absorción de agua, etc. La estabilidad estructural del suelo juega un papel importante de resistencia a la erosión, tanto hídrica como eólica. Si las partículas que forman el suelo están sólidamente unidas, éste podrá resistir los fenómenos erosivos. Por estudios realizados, las propiedades estructurales de suelo dependen fundamentalmente de la intensidad del fuego.

La combustión de la materia orgánica o biomasa vegetal produce, aparte de las cenizas, una serie de sustancias orgánicas hidrófobas que cierran y obstruyen los poros, pudiendo en ocasiones formar capas a modo de horizontes, que retardan considerablemente la velocidad de infiltración del agua de lluvia, y aumenta la cantidad de agua de arrastre superficial o escorrentía, lo que puede conducir a la desaparición del suelo, dejando al descubierto la roca desnuda. Las pérdidas de suelo se concentran inicialmente sobre la fracción de tierra fina.

Los animales que viven en el ecosistema, si no han perecido por el fuego, se encuentran con sustanciales modificaciones de su biotopo, por lo que pueden morir por falta de alimento o se ven obligados a emigrar, produciéndose un desequilibrio importante.

La regeneración natural, que siempre se inicia tras el incendio forestal, es un proceso lento y complejo. El matorral tarda en regenerarse un mínimo de 15 años y el

arbolado de 25 a 30 años. Se puede acelerar el proceso mediante la repoblación forestal adecuada. La velocidad de crecimiento del género *Pinus* está ligada a su pirofitismo y un incendio en los primeros 5-10 años de una zona repoblada de pinos puede ser catastrófico; por ello la repoblación debe estar sujeta a serios estudios ecológicos y modelos matemáticos, para minimizar el riesgo del incendio.

3.1.2.- Plantas Pirófitas

Los incendios forestales van ligados a la naturaleza misma de la vegetación mediterránea, hasta formar parte de su propia historia. La extrema sequedad estival ha propiciado desde siempre los incendios de las masas forestales y de los matorrales mediterráneos, hasta el punto que el proceso evolutivo ha integrado el parámetro del fuego como un elemento más de la dialéctica ecológica. Y así, la resistencia o la debilidad frente al fuego han originado una característica más de las plantas mediterráneas, como la resistencia o debilidad frente al viento o a los cloruros edáficos.

Sin la intervención directa o indirecta del hombre el fuego es, muy ocasional, solamente los rayos pueden desencadenarlo — la combustión espontánea es prácticamente imposible — cosa que exige la concurrencia de una tempestad seca y la acumulación de hojarasca y restos orgánicos (leña). Cuando se produce un incendio, destruye enteramente la vegetación y deja el espacio en el punto inicial de la sucesión de reconstrucción secundaria, que se puede comparar al proceso de reconstrucción o de cicatrización de una herida en un organismo. En todas las comunidades vegetales se encuentran enterradas en el suelo semillas viables que han desarrollado evolutivamente estrategias singulares frente al fuego, bien porque disponen de órganos subterráneos de resistencia o bien porque generan numerosas semillas de combustión difícil. La presencia de estas especies, llamadas **pirófitas**, pueden incrementar, por tanto, las posibilidades de un nuevo incendio, hecho que les favorece a ellas competitivamente, pues provoca la destrucción de las otras y regresa la sucesión de reconstrucción a la fase inicial. A medida que avanza la sucesión si un nuevo incendio no se desencadena, las plantas pirófitas oportunistas son gradualmente desplazadas de la sucesión de comunidades transitorias y finalmente son eliminadas de la nueva vegetación estable final. Las estepas o jaras (*Cistus*), los brezos (*Erica*), la coscoja (*Quercus coccifera*), los pinos (*Pinus*), las aliagas (*Ulex*)... se encuentran entre las pirófitas más conocidos. La destrucción antrópica de los bosques no ha favorecido su difusión, de manera que ha incrementado el riesgo de incendio. Por otra parte, el hombre, abandona productos inflamables o muy combustibles (papel, leña cortada...) en los bosques y matorrales y genera puntos de ignición constantes (cigarrillos, posibles chispas de máquinas diversas, fuegos incontrolados...) hechos que confluyen a favor del fuego. El resultado es lamentablemente conocido, miles de hectáreas quemadas cada año y en cierta manera también miles de hectáreas abiertas a la colonización de las plantas pirófitas.

La abundancia de arbustos pirófitos, se explica fácilmente, de esta manera, en nuestros actuales paisajes mediterráneos. Es común de ver, la erica y la coscoja, rebrotar de la cepa después del incendio o grandes extensiones recubiertas de jaras o aliagas. La reforestación con pinos, comprensiblemente por razones de crecimiento rápido y de interés económico, son contraproducentes, en cambio, desde otra óptica, porque se debe extremar

la precaución durante los primeros años de la reforestación para evitar los incendios forestales. En el caso de los pinos, el pirofitismo se debe a la presencia de resinas, muy volátiles e inflamables y a las piñas que salen disparadas en el momento del incendio lo que provoca su propagación (los piñones no suelen quemarse, protegidos en sus estructuras internas relativamente refractarias).

En conjunto se puede decir que la vegetación mediterránea sabe integrar el fuego y convertirlo en un elemento rejuvenecedor de los sistemas forestales, pero la acción humana lo ha difundido excesivamente, hasta hacerlo nocivo: no solamente porque esta eliminando nuestras ya escasas áreas forestales, sino que el fuego reiterado, genera problemas de degradación edáfica irreparable.

Plantas pirófitas verdaderas son aquellas especies que son resistentes al fuego y que se ven favorecidas por él (Trabaud, 1970).

El fuego es una perturbación que juega un importante papel en la dinámica de las comunidades vegetales mediterráneas (Naveh, 1975, 1984; Naveh & Kutiel, 1989). Frente a esta perturbación las especies mediterráneas presentan distinta capacidad de recuperación de las formaciones vegetales, dependiendo de los mecanismos de regeneración de las especies implicadas, como la capacidad de rebrotar (*Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus*, *Daphne gnidium*...) y la de germinar (*Pinus halepensis*, *Ulex parviflorus*, *Rosmarinus officinalis*, *Cistus albidus*...), que les permite regenerarse después de un incendio (Gill, 1981; Kedler & Zammit, 1989)

Son varios los trabajos que demuestran que las temperaturas elevadas aplicadas sobre semillas producen un aumento de la germinación en varias especies (Christensen & Muller, 1975), (Doussi & Thanos, 1993) entre ellas numerosas leguminosas (Martin et al, 1975). Estas altas temperaturas podrían facilitar la germinación al debilitar las cubiertas protectoras de las semillas (Keeley, 1991), o al eliminar del suelo sustancias inhibitoras de la germinación (McPherson & Muller, 1969). La familia FABACEAE ha sido referida como un importante componente de la sucesión de comunidades post-incendio en regiones de clima Mediterráneo (Naveh, 1967, 1973; Arianoutsou-Faraggitaki & Margaris, 1981; Thanos et al, 1989; Rundel, 1981; Papavassiliou & Arianoutsou, 1993).

3.2.- ULEX PARVIFLORUS POURRET

La aliaga (*Ulex parviflorus* Pourr.) es una fabácea (fam. *Fabaceae*). Existen unas 20 especies propias del territorio Atlántico europeo y de la parte occidental de la región Mediterránea. *Ulex parviflorus*, es una especie pirófito y germinadora obligada, primera colonizadora de las etapas post-incendio y que juega un papel importante en los ecosistemas mediterráneos terrestres.

3.2.1.- Descripción de *Ulex parviflorus*

" Sufrútice o arbusto de hasta 2 m de altura, erecto, con ramificación cerrada y densa, con ramas todas semejantes, o abierta y con largos tallos floríferos, el porte de la planta varía considerablemente, según el medio en que se desarrolle, verde blanquecino o verde amarillento. Tallos y ramas vilosos, con pelos ± patentes, curvos o crespos,

pubescentes o glabrescentes; espinas primarias de hasta 3 cm, rectas o algo arqueadas, alternas, desde casi sin espinas secundarias en los tallos floríferos hasta con espinas secundarias \pm abundantes; espinas secundarias de hasta 1 cm, rectas o ligeramente arqueadas, alternas, subopuestas u opuestas, regularmente dispuestas a lo largo de la primaria (a veces solo en la mitad inferior), ni fasciculadas, ni trifurcadas; espinas glabras, glabrescentes, o con pelos largos, curvos y \pm patentes. Filodios primarios de hasta 4 mm, rígidos, espinescentes, de triangular-lanceolados a linear-lanceolados, de patentes a aplicados sobre su espina, glabrescentes; filodios secundarios de hasta 2.5 mm de longitud, lanceolados. Bractéolas 0.5-2 x 0.5-1 mm; pedicelos 2-4.5 mm. Cáliz (6.5) 7-10 mm, de glabrescente a pubescente, con pelos \pm largos, blanquecinos o de un castaño claro, curvos, aplicados a patentes; labio superior 2-3 mm de anchura, subredondeado o \pm atenuado hacia la base; labio inferior atenuado, frecuentemente con una constricción neta cerca de la base. Estandarte 8.5-11 x 4.5-7 mm, tan largo como el cáliz o poco mayor, glabro; alas 6.5-9 x 2-2.5 mm; quilla 8.5-10 x 2-3.3 mm, más larga que las alas. Fruto 8.5-9 x 4-4.5 mm, tan largo como el cáliz o algo mayor, oval-oblongo, con 1-2 semillas. Semillas 2.5-3.4 x 1.6-2.2 mm" (Castroviejo, 1999)



Fotografía 3.1. Aspecto general de *Ulex parviflorus*

TABLA 3.1

Clasificación taxonómica

Categoría	Nombre científico de los grupos taxonómicos (taxones)	Nombre en castellano
Clase	Angiospermae Dicotyledoneae (=Magnoliatae)	Angiosperma Dicotiledónea
Orden	Fabales	Fabales
Familia	Fabaceae (*) Leguminosae (=Papilionaceae)	Fabáceas Leguminosas (=Papilionáceas)
Género	Ulex	
Especie	<i>Ulex parviflorus</i> Pourret	

(*) Según V.H. Heywood (en su obra las plantas con flores, 1985) el Orden Fabales esta formado por una gran superfamilia las Leguminosas o Fabáceas que se subdividen en 3 subfamilias (consideradas como familias para otros autores):

- Mimosoideas (Mimosáceas).
- Cesalpinoideas (Cesalpiniáceas).
- Papilionoideas (Papilionáceas).

3.2.2.- Ecología y distribución

Es un arbusto muy frecuente y abundante en la Comunidad Valenciana, siempre que exista influencia marítima en el ambiente (maresía) ya que es muy sensible a la continentalidad (Stübing & Peris, 1998). Muy común en zonas próximas al litoral, va extinguiéndose gradualmente a medida que se progresa hacia el interior del territorio y deja de sentirse la influencia del viento procedente del mar. Es indiferente a la naturaleza del sustrato, aunque vegeta mejor en suelos ricos en bases y prefiere suelos profundos (Mateo & Figuerola, 1987).

"Su área de distribución es el Mediterráneo occidental. (*Rosmarinetalia*, *Lavanduletalia stoechadis*). En Cataluña se encuentra en las comarcas marítimas, internándose en algunas zonas, la altitud varia entre 0-800 (1000) m. En el País Valenciano: Desde el puerto de Morella y el Bajo Maestrazgo a las montañas Diánicas y al "territori serrànic y lucèntic", la altitud varia entre 0-1250 m. En las Islas Baleares: Ibiza, la altitud entre 0-300 m" (Bolòs & Vigo, 1984).

El aulagar es un matorral alto, formado principalmente por especies germinadoras, que ocupan territorios más o menos perturbados, en los que la especie *Ulex parviflorus* es claramente dominante frente al resto de especies. En las primeras etapas de la sucesión, en las que encontramos comunidades juveniles, aporta el 45% de la cobertura total. Aunque el

nivel de protección que ejerce, según Abad et al. (1996), en estas fases, al suelo no es excesivamente alto a pesar de ser una especie oportunista invasora.

3.2.3.- Importancia de esta especie como pirófito

La hipótesis de Mutch (1970) dice que las especies que constituyen el clímax de fuego tienen una inflamabilidad superior a las restantes. Tales son: *Eucalyptus sp.*, *Pinus pinaster*, *Cistus sp.*, *Ulex sp.*, *Halymium sp.*, *Sarothamnus sp.*, *Chamaespartium sp.*, *Rubus sp.*, *Quercus ilex*, y las ericáceas como *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea* y *Erica arborea*. Son todas ellas especies de poco contenido en humedad o muchos volátiles y esencias, o con abundantes espinas.

Ulex parviflorus, es considerada una especie muy inflamable durante el verano, ya que conserva sus elementos secos en ramas, tallos, etc. El poder calórico (energía que puede desprenderse en una combustión) de *Ulex parviflorus* se encontraría en un punto medio junto con *Cistus*, *Lavandula*, *Quercus*, *Stipa*, *Thymus*... (Elvira & Hernando, 1989).

El poder calórico se incrementa según la composición del combustible, las especies más lignificadas, las más densas y las que tienen mayor contenido de resinas, terpenos y aceites esenciales tienen también un poder inflamable alto. Desde el punto de vista de los incendios forestales es importante matizar las variaciones estacionales de este factor, puesto que la aparición, desarrollo y terminación de la actividad vegetativa y aparición de volátiles de cada especie no es la misma e incluso en una especie determinada evoluciona según la estación, presentando, por tanto, el posible incendio diferentes intensidades y alternativas de ataque y prevención.

Los matorrales y herbazales ocupan del orden del 50% del territorio forestal valenciano.

La regeneración post-incendio del matorral, en el marco de un proceso de autosucesión, presenta dos grandes tipologías, dependiendo de la estrategia reproductiva de las especies dominantes. Por una parte, están las comunidades donde predominan las especies rebrotadoras, como los coscojares y los lentiscales. Estas comunidades son ricas en especies que rebrotan con eficacia después del fuego. En contraste con estas formaciones, existen las comunidades donde predominan especies germinadoras (*Rosmarino-Ericion*), especialmente la aliaga (*Ulex parviflorus*), las jaras (*Cistus sp.*) o el romero (*Rosmarinus officinalis*) como especies muy abundantes. La respuesta de las germinadoras obligadas es más lenta que la de las rebrotadoras, en términos de recubrimiento del suelo post-incendio. La contribución de las especies germinadoras al recubrimiento vegetal es muy pobre el primer año después del incendio, especialmente cuando el otoño es seco (Abad et al. 1996).

Es una especie que presenta una gran cantidad de necromasa acumulada en pie. En estados avanzados de madurez la proporción de necromasa puede superar el 50% del total de la biomasa. La distribución de la necromasa en altura también plantea muchos problemas, ya que en estas condiciones la altura alcanzada por las llamas en el fuego es mucho mayor.

Es una especie germinadora obligada, que nunca se regenera mediante rebrote. Únicamente en condiciones de podas suaves puede llegar a recuperar los niveles de

biomasa anteriores. Tras el paso del fuego se observa una alta germinación que a los tres meses del incendio puede ser de 60 plántulas por m², disminuyendo hasta una media de 7.3 individuos por m² a los 17 años del fuego (Sánchez-Vázquez, 1988).

La masa del aulagar se instala fácilmente en los cultivos abandonados tras el incendio. En estos medios, las especies rebrotadoras han sido arrancadas para la instalación del cultivo y tras el paso del fuego *Ulex parviflorus* no encuentra ningún tipo de competencia y desplaza al resto de germinadoras, excepto a las arbóreas como el caso de los pinos. En los pinares maduros, con niveles de sombra mayores, los crecimientos de *Ulex parviflorus* son muy pobres y con producciones de semillas más bajas, sin embargo tras el incendio de estos pinares las semillas que germinan producen individuos vigorosos que formarán un denso aulagar.

Los bancos de semillas estudiados por Abad et al. 1996, demuestran que no existen diferencias en los bancos de semillas de dos formaciones con estados de desarrollo diferentes: el número de semillas de aliaga por metro cuadrado es de 319 s/m² en el aulagar de 3 años y de 324 s/m² en el de 9 años. El hecho de tener un número de semillas igual en formaciones juveniles, que no habían llegado todavía a producir una floración, frente a formaciones maduras en las que se han producido varias floraciones, indica que *Ulex parviflorus* presenta un banco permanente de semillas en el suelo, que no se agota en la primera germinación tras la perturbación. En el caso de *Ulex europaeus* L. (Moss, 1959) dice que las semillas pueden permanecer latentes y viables en el suelo por un periodo al menos de 30 años debido a la presencia de una cubierta dura, impermeable al agua (Gehu-Franck, 1974).

Evidencias preliminares indican que la producción de semillas en las formaciones de 5 - 7 años de edad es mucho mayor que en las más maduras. Esta mayor producción contribuirá a aumentar los bancos de semillas, estabilizándose cuando la producción alcance el estado de madurez. Por ello, los tratamientos de control de la aliaga en edades intermedias, antes de la máxima producción de semillas, podrían contribuir a reducir el banco de semillas y la capacidad regenerativa de la especie.

El bajo porcentaje de cambios observados en los restos vegetales caídos al suelo procedente de *Ulex parviflorus*, junto con el poco aporte de materia orgánica fresca sugiere que la descomposición y humificación del material de la misma en la superficie del suelo no es el principal proceso que participa en el reciclado de los nutrientes, los cuales son almacenados en la biomasa del arbusto. En los estudios realizados en matorrales mediterráneos, frecuentemente sometidos a fuego, se comprueba éste como un importante factor en la restitución de nutrientes, ya que la rápida mineralización de gran cantidad de materia orgánica, como resultado de un incendio, aumenta la productividad de los ecosistemas hasta una determinada cantidad de elementos minerales (Rundel & Parsons, 1980; Mitchel et al., 1986).

En conclusión: La regeneración post-incendio de las especies esta relacionada con las condiciones climáticas, si bien existen grupos de especies arbustivas y arbóreas con cierta independencia de estas condiciones ambientales, pero en caso de las especies germinadoras obligadas como *Ulex parviflorus* que cuentan con bancos de semillas

persistentes en el suelo y su germinación resulta estimulada por el fuego. Si el fuego es intenso y recurrente y se dan, posteriormente, las condiciones climáticas adecuadas, serían las primeras colonizadoras después del incendio.

3.3.- BIBLIOGRAFÍA

Abad, N., Caturla, R.N., Baeza, J., et al. (1996). *Regeneración de los montes quemados. La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana*. Editado por Vallejo, V.R. CEAM, Generalitat Valenciana, p. 51-148

Arianoutsou-Farggitaki, M. & Margaris, N.S. (1981). *Producers and the fire cycle in a phryganic ecosystem*. In: Components of Productivity of Mediterranean Type Ecosystems: Basic and Applied. N.S. Margaris and H.A. Mooney (eds). Dr W. Junk Publishers, The Hague, Boston, London, p. 181-190

Boldòs, O. & Vigo, J. (1984). *Flora dels Països Catalans I*. Ed. Barcino.

Castroviejo, S. (Coordinador general) (1999). FLORA IBÉRICA. *Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Vol. VII (I). LEGUMINOSAE. Real Jardín Botánico. CSIC. Madrid

Christensen, N.L. & Muller, C.H. (1975). *Relative importance of factors controlling germination and seedling survival in Adenostoma Chaparral*. Am. Midl. Nat., 93 (1): 71-78

Doussi, R.M. & Thanos C.A. (1993). *The ecophysiology of fire-induced germination in hard-seeded plants*. In: Basic and Applied Aspects of Seed Biology. D. Come and F. Corbineau (eds). ASFIS, París, p. 455-460

Elvira Martín L.M., & Hernando Lara C. (1989). *Inflamabilidad y energía de las especies de sotobosque*. INIA, p. 44-70

Gehu-Franck, J. (1974) *Contribution a l'étude auto- et synécologique de l'ajonc d'Europe (Ulex europaeus L.)*. Thèse de Doctorat d'Etat. Lille.

Gill, A.M., (1981). *Fire adaptative traits of vascular plants*. Proc. Conf. Fire Regimes and Ecosystems Properties. USDA. For. Ser. Gen. Tech. Rep. WO, 26: 208-230

Heywood, V.H. (1985). *Las plantas con flores*. Editorial Reverté S.A. Barcelona. pp.145-148

Kedler, P.H. & Zammit, C.A. (1989). *A population-based critique of concepts of change in the chaparral*. En: Keeley, S.C. (ed). The California chaparral. Paradigms reexamined Natural History Museum of Los Angeles County Sciences Series 34. Los Ángeles, p.73-83

Keeley, J.E. (1991). *Seed germination and life history syndromes in the California chaparral*. Botanical Review, 57: 81-116

- Martin, R.E., Miller, R.L., & Cushwa, C.T. (1975). *Germination response of legumes seeds subjected to moist and dry heat*. Ecology, 56: 1441-1445
- Mateo Sanz, G. & Figuerola Lanata, R. (1987). *Flora analítica de la provincia de Valencia*. Ed. Alfons el Magnànim. Institució Valenciana D'estudis e Investigació.
- McPherson, J.k. & Muller C.H. (1969). *Allelopathic effects of Adenostoma fasciculatum "chemise" in the California chaparral*. Ecol. Monog. 39: 177-198
- Mitchel, D.T., Coley, P.G.F., Webb, S., & Allsop, N. (1986). *Litterfall and decomposition processes in the coastal fynbos vegetation, South-Western Capa, South Africa*. J. Ecol. 74: 977-993
- Mutch, R. W. (1970). *Widland fires and ecosystems: a hypothesis*. Ecology, 51: 1046-1051
- Naveh, Z. (1967). *Mediterranean ecosystems and vegetation types in California and Israel*. Ecology, 48: 445-459
- Naveh, Z. (1973). *The ecology of fire in Israel*. Proc. 13th Ann. Tall. Timb. Ecol. Conf.: 131-170
- Naveh, Z. (1975). *The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region*. Vegetatio, 9: 199-206
- Naveh, Z. (1984). *The vegetation of the Carmel and Nahal Sefunim and the evolution of the cultural landscape*. In: The Sefunim Prehistoric Sites Mount Carmel Israel. A. Ronen Bar Intern. Ser. 2310, Oxford.
- Naveh, Z. & Kutiel, P. (1989). *Changes in the Mediterranean vegetation of Israel in response to human habitation and land uses*. In: The Earth in Transition. Patters and Process in Biotic impoverishment. (Ed. Woodwell, G.M.) Cambridge Press. New York.
- Papavassiliou, S. & Arianoutsou, M. (1993). *Regeneration of the leguminous herbaceous vegetation following fire in a Pinus halepensis forest of Attica (Greece)*. In: Fire in Mediterranean Ecosystems. L Trabaud and R. Prodon (eds). Ecosystems Research Report n° 5. Commission of the European Communities, Brussels-Luxembourg, p. 119-125
- Rundel, P.W. (1981). *Fire as an Ecological Factor*. In: Physiological Plant Ecology I, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 501-538
- Rundel, P.W. & Parsons, D.J. (1980). *Nutrient changes in two chaparral shrubs along a fire-induced age gradient*. Amer. J. Bot, 67: 51-58
- Sánchez-Vázquez, F. (1988). *Colonización de zonas incendiadas ocupadas por aulagares en la Sierra de Almijara (Málaga - Granada)*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Málaga.

CAPÍTULO IV: EL SISTEMA REPRODUCTIVO DE *ULEX* *PARVIFLORUS*



Fotografía 4.1. Detalle de una rama florida de *Ulex parviflorus*

4.1.- FLORACIÓN

4.1.1.- Características de la flor

Las flores son típicamente de morfología papilionácea, con una longitud de 11-14 mm. dispuestas en fascículos sobre espinas primarias y secundarias de las ramas producidas el año anterior. La inflorescencia aparece en racimos de tres o más flores situadas en el ápice de las ramas y a veces sobre las espinas. Los pedúnculos florales son del mismo tamaño o mayores que el cáliz, El cáliz esta profundamente bilabiado y veloso. La corola es de color amarillo intenso con 5 pétalos. El estandarte es, tan largo como el cáliz o un poco mayor y glabro. Alas más cortas que la quilla. El androceo esta formado por 10 estambres, cuyas anteras comienzan a liberar el polen antes de la apertura de la flor. El ovario tiene de 4-9 primordios seminales. Las flores son hermafroditas y no producen néctar por lo que el polen es la única recompensa ofrecida a los insectos (Baeza, 2001).

La polinización es entomófila, producida principalmente por especies del género *Apis* (Herrera, 1985). Este mismo autor dice que las plantas embolsadas en las que se limita la visita de insectos, no producen frutos. La fructificación por polinización libre encontrada fue del 16 %.

4.1.2.- Materiales y Métodos

4.1.2.1.- Experimento 1

➤ Estudio de la floración

Se ha realizado el estudio en mi parcela de tesis que corresponde a una zona de 100 m², donde se han estudiado los ejemplares de *Ulex parviflorus* presentes en la parcela (21), en diferentes etapas de su desarrollo. Se ha realizado un conteo de flores de manera visual, con una periodicidad semanal.

El trabajo en campo se ha realizado durante tres años consecutivos, distribuidos de la siguiente forma, el primer y segundo año de muestreo, desde octubre de 1996 hasta julio de 1997 y desde octubre de 1997 hasta julio de 1998, se ha realizado el conteo de flores durante todo el periodo de floración y el tercer año se ha estudiado la evolución desde el periodo de máxima floración hasta su desaparición, febrero de 1999 hasta julio de 1999.

4.1.2.2.- Experimento 2

➤ Estudio de la evolución en *Ulex parviflorus* de flor a fruto.

Elegí 5 ejemplares de *Ulex parviflorus*, en diferentes etapas de su desarrollo, realice un estudio de la evolución de 5 estados de desarrollo de flor a fruto, que son los siguientes:

- Estado 1: Capullo de la flor.
- Estado 2: Flor no abierta.
- Estado 3: Flor abierta.
- Estado 4: Corola seca se inicia la formación del fruto.
- Estado 5: Fruto formado.

El recuento de los diferentes estados se realizó en ramas orientadas al norte, sur, este y oeste; con un tamaño de 20 cm., con periodicidad semanal, desde noviembre de 1997 hasta junio de 1998

4.1.3.- Resultados

4.1.3.1.- Experimento 1

➤ Estudio de la floración

Es una planta de floración invernral, se desarrolla desde mediados de otoño hasta finales de invierno. Hasta 80 días con intensa floración se ha observado en un mismo individuo (Herrera, 1985). En primavera tras la floración, las ramas principales comienzan a crecer formando nuevas ramas sobre las ramas del año anterior.

El estudio realizado sobre el periodo de floración de esta especie desde octubre hasta julio, refleja que el periodo de máxima floración corresponde a febrero y marzo (Figuras: 4.1. 4.2 y 4.3)

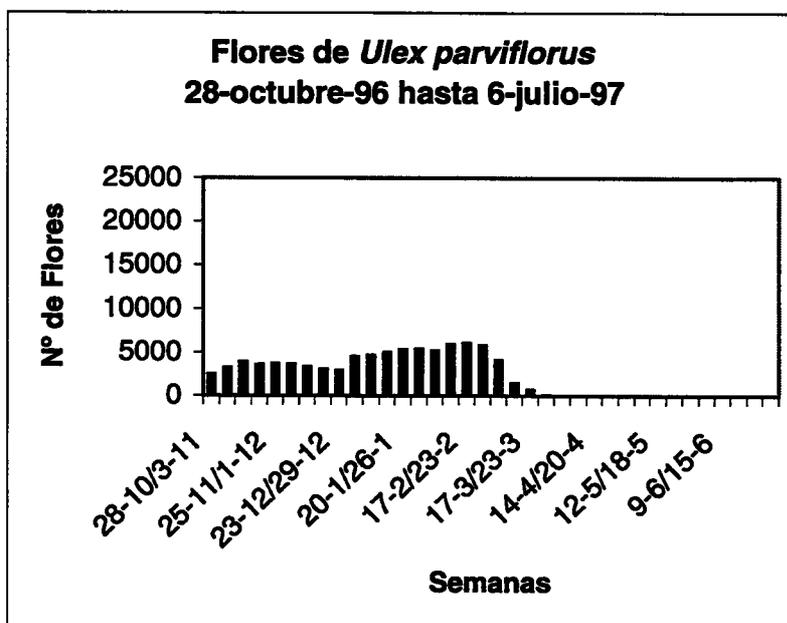


Figura 4.1

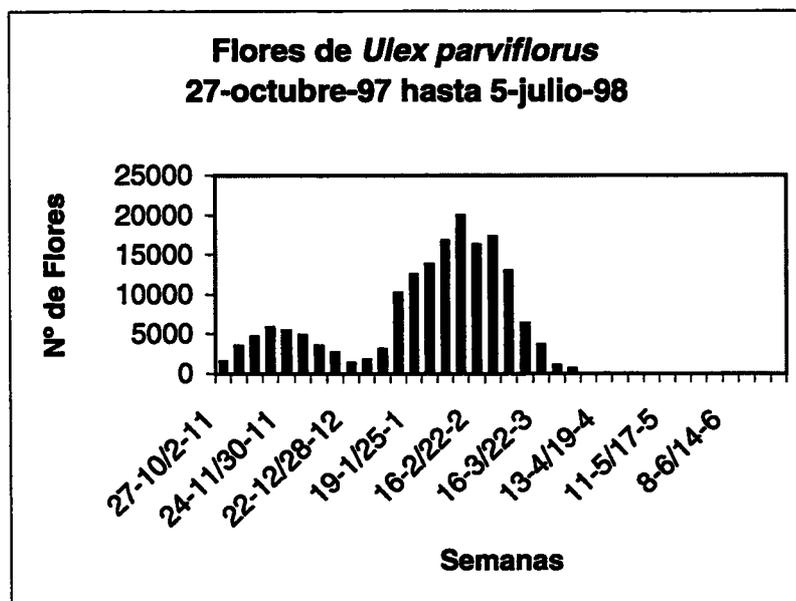


Figura 4.2

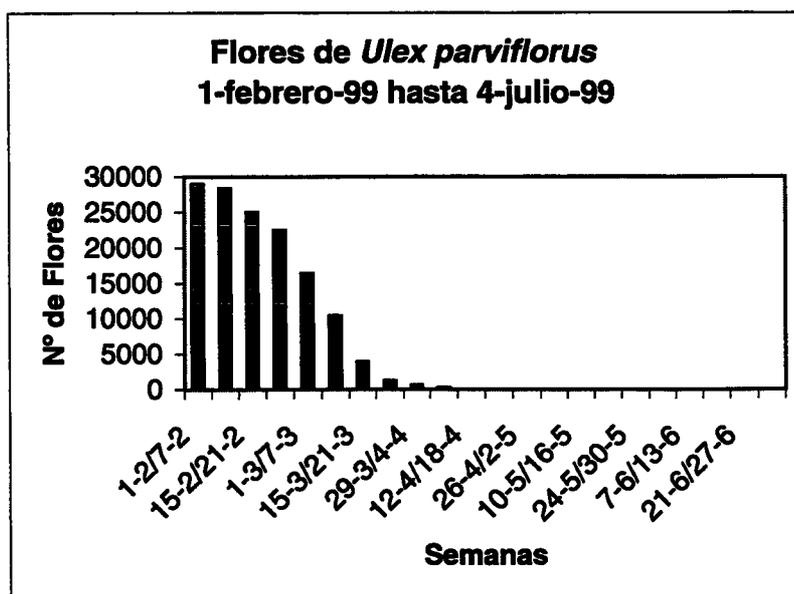


Figura 4.3

4.1.3.2.- Experimento 2

En el estudio realizado sobre la evolución de la especie *Ulex parviflorus* de la fase de flor (estado 1) hasta la formación de un fruto (estado 5) necesita como mínimo unas 6 semanas para completar su ciclo.

La planta origina gran cantidad de flores, pero no todas llegan a formar fruto. Esto ocurre por término medio en un 72,86 %. Los frutos formados maduran en un 85,76 % (Tabla 4.1).

TABLA 4.1

Evolución de la especie de flor a fruto

<i>Ulex</i>	Máximo de flores formadas	Frutos inicio	Frutos formados (%)	Frutos maduros	Frutos evolucionados (%)
3	473	391	82,66	378	96,67
5	846	810	95,74	721	89,01
9	544	269	49,44	212	78,81
11	2074	944	45,51	870	92,16
18	772	686	88,86	495	72,15
			$\bar{X} = 72,86 \pm DT = 20,83$		$\bar{X} = 85,76 \pm DT = 8,89$

4.1.4.- Discusión

La floración de esta especie es temprana y muy numerosa favoreciendo la disminución de competitividad con otras especies y la efectividad en la formación de semillas al ser polinizadas por las abejas. *Ulex* consigue salvar así sus dificultades porque compite en los periodos de polinización con la albaida (*Anthyllis cytisoides* L.), con el romero (*Rosmarinus officinalis* L.) y con el tomillo (*Thymus vulgaris* L.).



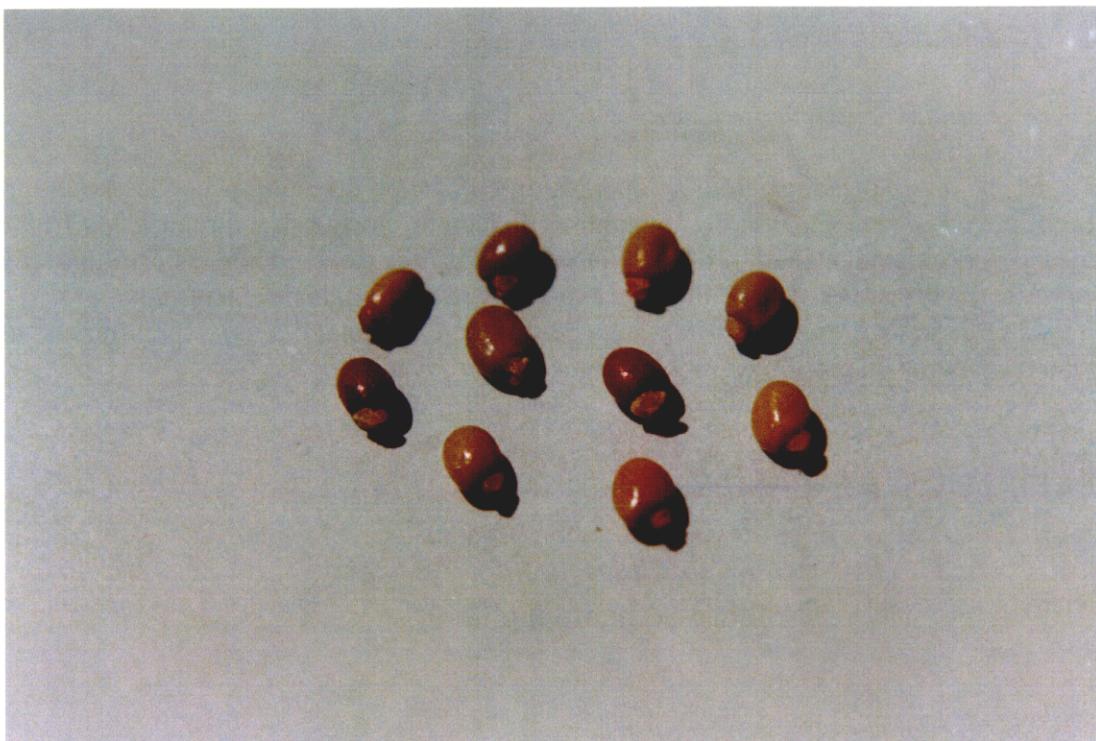
Fotografía 4.2. Detalle de una rama fructificada de *Ulex parviflorus*

4.2.- FRUCTIFICACIÓN

4.2.1.- Características del fruto

Los frutos son secos, en legumbre, con una o dos semillas. El tamaño oscila entre 8,5-9 x 4-4,5 mm, tan largo como el cáliz o algo mayor, oval-oblongo (Castroviejo, 1999). La dehiscencia es explosiva, se realiza por la sutura ventral como consecuencia del hinchazón del fruto. Las distintas capas del pericarpo del fruto se contraen en distinto grado a medida que se secan, por lo cual se establecen tensiones considerables entre ellas (movimientos higroscópicos). Cuando estas tensiones superan la cohesión de las paredes celulares, estas se separan de modo súbito. Las valvas de las legumbres se arrollan sobre ellas mismas de manera helicoidal y expulsan las semillas a su alrededor, la separación es por regla general violenta y rápida. (Strasburger et al. 1990).

La semilla es dura, lisa y normalmente de color amarillo intenso, variando desde verde a marrón oscuro; tiene forma lenticular, sin apéndices excepto una protuberancia denominada arilo, por la que se inserta el fruto. Este arilo forma parte de la dieta de las hormigas, lo que constituye un medio de dispersión secundaria de las semillas. Las semillas poseen un tamaño que oscila de 2,5-4 mm de diámetro mayor y 1,6-3 mm de diámetro menor con un peso que oscila entre 0,0045-0,006 gramos (Baeza et al., 1991).



Fotografía 4.3. Semillas de *Ulex parviflorus*

4.2.2.- Materiales y Métodos

4.2.2.1.- Experimento 1

➤ Estudio de la fructificación

Se ha realizado el estudio en mi parcela de tesis que corresponde a una zona de 100 m², donde se han estudiado los ejemplares de *Ulex parviflorus* presentes en la parcela (21), en diferentes etapas de su desarrollo. Se ha realizado un conteo de frutos de manera visual, con una periodicidad semanal.

El trabajo en campo se ha realizado durante tres años consecutivos, distribuidos de la siguiente forma, el primer y segundo año de muestreo, desde octubre de 1996 hasta julio de 1997 y desde octubre de 1997 hasta julio de 1998, se ha realizado el conteo de frutos durante todo el periodo de fructificación y el tercer año se ha estudiado la evolución desde el periodo de inicio de máxima fructificación hasta su desaparición, febrero de 1999 hasta julio de 1999.

4.2.3.- Resultados

4.2.3.1.- Experimento 1

➤ Estudio de la fructificación

El estudio realizado sobre el período de fructificación de esta especie desde octubre hasta julio, refleja que a partir de noviembre, diciembre empiezan a formarse los frutos, alcanzando aproximadamente en el mes de marzo, abril el mayor número de frutos en la planta. A partir de este periodo se inicia la expulsión de las semillas de los frutos.

El periodo de dispersión primaria va desde finales de marzo a junio, presentando un periodo de máxima dispersión en junio (Figuras: 4.4, 4.5 y 4.6).

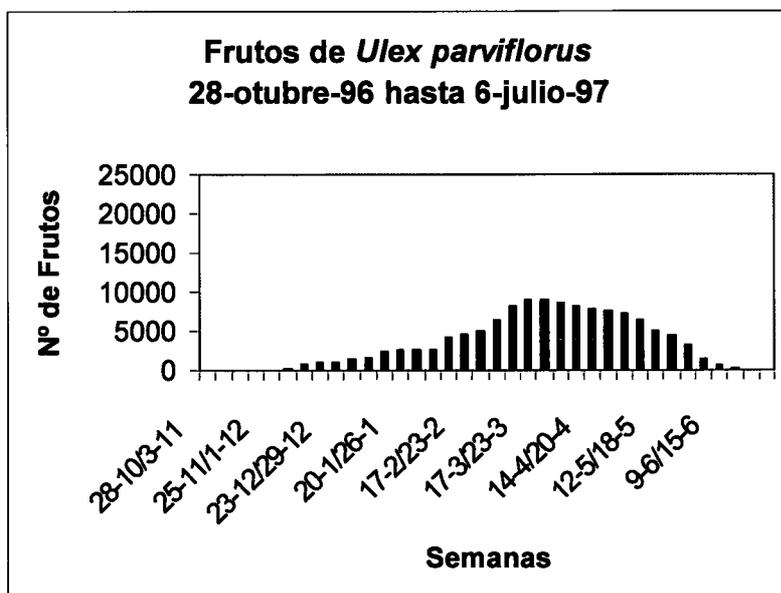


Figura 4.4

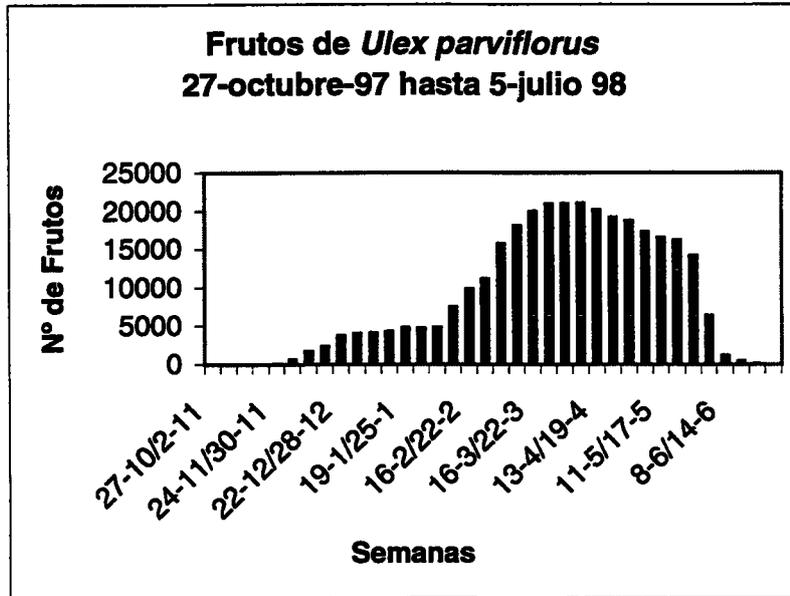


Figura 4.5

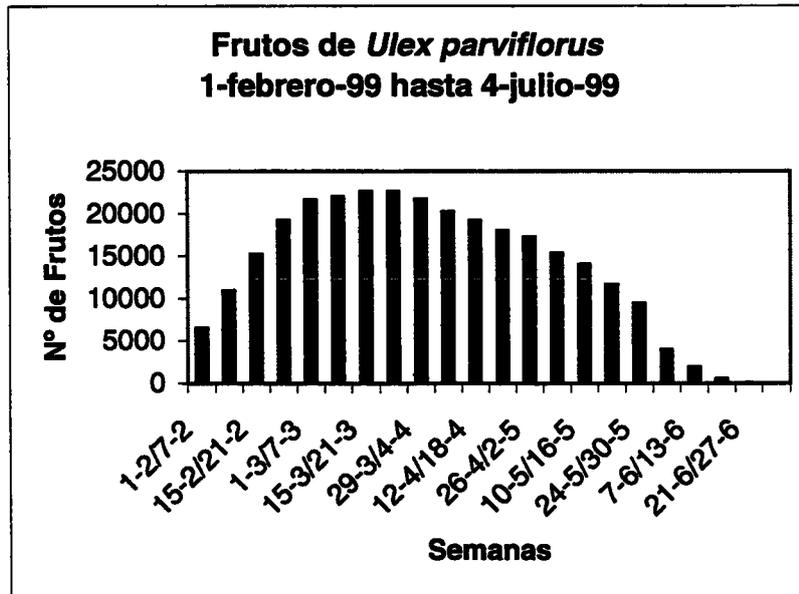


Figura 4.6

4.2.4.- Discusión

El crecimiento de la planta coincide con la maduración de los frutos. Tras la dispersión de las semillas, la planta entra en un periodo de reposo, iniciándose aproximadamente, con el verano hasta mediados de otoño, cuando empieza de nuevo la floración.

El estudio realizado sobre el período de fructificación de esta especie, refleja que el periodo de dispersión primaria va desde finales de marzo a junio, presentando un periodo de máxima dispersión en junio. Coincidiendo con un aumento de temperatura y una bajada de humedad relativa. Esto plantea la relación existente entre la dispersión primera de esta especie y la acción de las colonias de *Messor barbarus*.

En el periodo de fructificación se plantean dos problemas, uno, no todos los frutos formados llegan a originar semillas maduras como he indicado anteriormente y dos, las semillas que alcanzan el suelo sufren dos acciones de los insectos una de dispersión y otra de predación.

Se han detectado dos insectos responsables de la predación de la semilla: *Sitona regensteiniensis* y *Bruchidius lividimanus*, ambos son seminívoros sobre genistáceas. El primero ha sido citado sobre *Cytisus scoparius*, *Cytisus purgans*, *Cytisus laburnum*, *Ulex europaeus* y *Ulex nanus*. La predación no se produce directamente sobre la semilla, sino que el insecto deposita la puesta, cuando el fruto esta inmaduro y las larvas se desarrollan en el interior del fruto, alimentándose de la semilla hasta alcanzar la madurez. Este mismo proceso, pero producido por corculionidos, himenópteros parásitos y larvas de lepidópteros, ha sido observado en *Ulex parviflorus* (Herrera, 1985).

4.3.- BIBLIOGRAFÍA

Baeza, M.J. (2001). *Aspectos ecológicos y técnicas de control del combustible (roza y quema controlada) en matorrales con alto riesgo de incendio dominados por Ulex parviflorus* (Pourr.). Tesis doctoral. Universidad de Alicante.

Baeza, M.J., Pastor, A. & Elvira, M.C. (1991). *Colección de semillas*. Revista del instituto de Cultura Juan Gil Albert. Diputación de Alicante.

Castroviejo, S. (Coordinador general) (1999). *FLORA IBÉRICA. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Vol. VII (I). LEGUMINOSAE. Real Jardín Botánico. CSIC. Madrid

Herrera, J. (1985). *Biología reproductiva del matorral de Doñana*. Tesis doctoral. Universidad de Granada.

Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. & Schimper, A.F.W. (1990). *Tratado de Botánica*. pp. 812-821. Ediciones Omega

CAPÍTULO V: INTERACCIÓN CON LA FAUNA

5.1.- POLINIZADORES

5.1.1.- Introducción

La polinización de *Ulex parviflorus* tiene lugar por un agente externo que provoca el transporte del polen. En este caso se llama zoofilia, en la cual los animales polinizantes visitan la flor de manera regular y se detienen en ella el tiempo suficiente para que el polen sea recogido. Se establece una estrecha relación entre los animales antófilos y las plantas zoófilas con ventaja para ambos grupos: la precisión creciente en la atracción de visitantes determinados y en el depósito y captación del polen ha permitido a la planta una polinización de individuo a individuo cada vez más segura y un ahorro progresivo de polen, de lo que resulta una mejor fructificación. El perfeccionamiento mecánico de las flores determina el que sólo animales dotados de una determinada estructura corpórea puedan realizar la polinización; para ello dichos animales son conducidos por vías tales que queda asegurado el contacto suficiente por el polen y el estigma. También puede ser obligada cierta duración de permanencia o puede favorecerse el transporte del polen por medio de dispositivos, como órganos adhesivos o dispersantes, palancas, pinzas, etc. (Strasburger et al. 1990)

Entre los animales polinizantes se encuentran las abejas, insectos pertenecientes al orden Hymenóptera, suborden Apócrita y a la superfamilia Apoidea. Las flores polinizadas por estas se llaman melitófilas. Se caracterizan muchas veces por su forma dorsiventral amariposada, labiada o en fauce, con espacio para posarse, por sus colores amarillos, violetas o azules, su olor suave, la presencia de signos de néctar y por tener el néctar almacenado a cierta profundidad (Salamanca, 1995).

La polinización se produce por la visita del insecto, que dispara la quilla donde se acumula el polen liberado. Estas flores no producen néctar por lo que el polen es la única recompensa ofrecida (Herrera, 1985)

Las abejas recogen el polen de las flores mediante las piezas bucales, masticadoras-lamedoras y alargadas, que le permiten acceder a los nectarios profundos. Su estructura bucal está constituida por un par de mandíbulas, piezas de utilidad múltiple en la obrera apta para agarrar; en la recolección del polen, el modelado de la cera y construcción de panales...

Este insecto posee las patas que se insertan en el tórax; estas estructuras además de desarrollar funciones de locomoción que le son propias para andar y correr, realizan otras en las que se constituyen como indispensables herramientas de trabajo, El último segmento es muy pequeño, terminan en dos uñas laterales y un lóbulo central; el aerolium o pulvilus. Con estas estructuras el insecto consigue adherirse a las superficies tanto ásperas como lisas. El segundo par de patas posee un espolón para desprender las bolas de polen; solo las

obreras cuentan en el tercer par de patas con un sistema de recolección y transporte de polen, localizado en unas estructuras denominadas cepillos y cestillos de polen. Los minúsculos granos de polen son humedecidos con secreciones salivares y néctar para de esta forma aglutinarlos con el fin de transportarlos hasta la colmena (Salamanca, 1995).

El cuerpo está recubierto de pelo, en el que se adhieren granos de polen, polinizando a las posteriores flores que visite. El polen es un alimento necesario para los ápidos, destinado sobre todo a las larvas, aunque también los adultos consumen grandes cantidades de él, sobre todo cuando el néctar es todavía poco abundante. En esta materia encuentran los insectos la sustancia nitrogenada que apenas existe en la miel, y es claro que cuando se excita la producción de la cera en la época de construcción de panales, aumenta el consumo de polen en los individuos que la efectúan, pues, siendo la cera un producto rico en nitrógeno, la miel no le bastaría para mantener la secreción cerígena.

La miel es un alimento que fabrican las abejas con el néctar de las flores, destinado al consumo de los insectos adultos. Existen en las flores y en otros lugares de los vegetales unas glándulas llamadas nectarios, que segregan un líquido azucarado del que son muy ávidos los insectos. La misión de los nectarios, y su secreción, el néctar, se cree que tiene como objetivo favorecer por medio de los insectos la polinización de las flores. El néctar una vez ingerido por el ápido, es devuelto al exterior por la boca en forma de miel, líquido espeso, ligeramente amarillento y de un olor y sabor especiales y muy relacionado con la procedencia del néctar.

La Organización mundial para la alimentación (FAO) dependiente de las Naciones Unidas, ha definido a la miel como "sustancia dulce elaborada por la abeja mellífera (*Apis mellifera*) y sus diferentes subespecies, a partir del néctar de las flores y de otras secreciones extraflorales. Las abejas liban, transportan (buche melario), transforman, combinan con otras sustancias, deshidratan, concentran y almacenan en los panales".

5.1.2.- Materiales y Métodos

➤ Parcela de Estudio

Para el estudio de la incidencia de las abejas sobre las flores de *U. parviflorus* he escogido mi parcela de tesis (se encuentra especificada toda la información sobre situación, características litológicas, vegetación... en el apartado 2.1. Área de estudio, del Capítulo II). Es una parcela de 10 x 10 m en una zona casi llana, con la presencia en un extremo de un terreno muy abrupto y un profundo barranco. La composición vegetal es un matorral con pinos en la que están presentes además de *U. parviflorus* Pourret otras especies arbustivas como *Rosmarinus officinalis* L., *Pistacia lentiscus* L., *Chamaerops humilis* L., *Pinus halepensis* Miller, etc.

5.1.2.1.- Experimento 1

➤ *Importancia relativa de las Abejas sobre Ulex.*

Las abejas ejercen un importante papel en las flores de estudio, por tanto se completa el trabajo realizando un estudio sobre estas.

Los diferentes tipos de polinizadores observadas en la parcela fueron analizados por la Dra. M^a Jesús Verdú Gallardo (Dpto. de Protección Vegetal del Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias de Valencia).

5.1.2.2.- Experimento 2

➤ *Densidad de las Abejas*

Existen diferentes métodos para evaluar la densidad y actividad de los polinizadores en relación con las flores.

En un primer momento la técnica de marcado y recuperación para la estimación de la densidad de una población animal, podía parecer la adecuada. Se tomaba una muestra de la población, se les marca y se permite que se mezclen de nuevo con el resto, esperando que la proporción obtenida en un muestreo posterior, entre animales marcados y no marcados, sea igual a la proporción de animales marcados en la población. Este método de recaptura debe satisfacer varias condiciones. Estas son: 1) El método de captura no debe afectar al animal; 2) la marca debe durar tanto como la investigación; 3) los animales marcados deben mezclarse completamente con la población, antes del muestreo siguiente; 4) la probabilidad de que el animal sea capturado no debe variar con su edad; 5) la población debe ser cerrada, por ejemplo, que no haya ni emigración ni inmigración o, de haberla, que pueda ser estimada; 6) no debe haber nacimientos ni muertes durante la investigación, a no ser que pueda determinarse (Wratten & Fry, 1982)

Los métodos más complejos no requieren una población estática y permiten la muerte de los animales durante el manejo, como el método desarrollado por Jolly (1956), se usa para poblaciones de insectos, pero en el caso de las abejas surge un problema. Para el marcado de las abejas se utilizaban los mismos marcadores que gastan los apicultores para marcar la reina, colores muy vistosos (rojo, azul, amarillo...) y que no perjudican a las abejas, pero que provocan la desorientación de estas, el ataque de los depredadores en un nivel bajo y/o la búsqueda de otra fuente de alimentación.

Para cada especie de planta sería deseable determinar una fórmula que exprese el número de colonias de abejas necesarias para la polinización de una zona. Se han realizado intentos de calcular el número de abejas por metro cuadrado o por número de flores.

Idealmente, para poder realizar un estudio preciso sobre la polinización de las abejas sería necesario conocer:

- El ritmo en el cual las flores son visitadas
- El número de visitas por flor para realizar la polinización completa
- La eficacia de la polinización por visita y el número de granos de polen depositados en el estigma de la flor por visita
- La eficacia del periodo de polinización de la flor incluido el tiempo de disponibilidad del polen, la recepción del estigma y el tiempo para que el polen crezca en el tubo y alcance el óvulo
- La necesidad de la autopolinización o polinización cruzada
- El movimiento de las abejas en las flores
- El número de horas del día en el cual concurren los polinizadores
- El número de flores disponibles por día y por unidad de área con diferentes sistemas de plantas y diferentes condiciones ambientales.
- Etc.

El área de polinización de la colonia y el número de colonias necesarios dependen de muchos factores, incluyendo la cantidad de néctar, el polen disponible por unidad de área, las condiciones del tiempo, las características físicas del área y si la zona es protegida. También se han encontrado otros rasgos que influyen en la distribución de las abejas como son el gradiente topográfico y la dirección del viento. Las abejas estimulan su vuelo, al principio de la mañana, cuando el sol calienta la tierra y la velocidad del viento no es elevada.

El estudio anterior es muy difícil de llevarlo a cabo, por ello he realizado un estudio más asequible a mis posibilidades de observación en campo (Dafni, 1992)

El método utilizado fue evaluar la relación existente entre la actividad de las abejas y su densidad respecto al número de flores. Para lo cual elegí cuatro ejemplares de *Ulex parviflorus* (Ulex 9, 11, 19 y 21), de manera aleatoria, en mi parcela de tesis. Realice los siguientes recuentos: número de visitantes por planta, número de flores visitadas por abeja y número de flores disponibles por planta. Las abejas visitan las flores en las horas más cálidas del día (11:00 a 16:00 horas) (Castañeda-Vildozola et al., 1999). La mayor eficacia de la polinización normalmente se encuentra entre las 10:00 y las 16:00 horas (Richards, 1987).

El periodo de observación fue de 15 minutos, dentro de las horas más cálidas del día (11 a 14 horas). La periodicidad fue semanal a partir del periodo de máxima floración (Dafni, 1992). El estudio fue realizado durante 9 semanas (febrero y marzo de 1999).

5.1.3.- Resultados

5.1.3.1.- Experimento 1

Los polinizadores observados en la parcela corresponden a dos especies: *Apis mellifera* L. o abeja común, es la encargada de recoger el polen de *Ulex parviflorus* en mi parcela de tesis. También he observado algunos ejemplares de *Bombus terrestris* L.

Los ápidos sociales o antófilos comprenden una serie de géneros, entre los que se encuentran el género *Apis*. Dentro de este género se encuentra la especie *Apis mellifera* L. 1758, que siendo originaria de Europa, África y oriente se encuentra distribuida en todas las zonas del globo donde las condiciones climáticas hacen posible su existencia, subdividiéndose en veinticuatro razas o subespecies que se diferencian morfológicamente, bioquímica, ecológica y fisiológicamente, debido a la adaptación a entornos específicos (Salamanca, 1995)

La abeja de la miel agrupa a los individuos pertenecientes a la especie *Apis mellifera*, éste nombre le fue dado por Linnaeus en la décima edición de su Sistema Naturae en 1758, e indica que es "portadora de miel". Posteriormente en su Fauna Suecica de 1791 le cambio el nombre por el de *Apis mellifica* ("fabrica de miel"); en éste sentido, el último sería más correcto que el primero, pero según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, el válido es el primero, aun cuando ciertos investigadores utilicen preferentemente el segundo.

5.1.3.2.- Experimento 2

El estudio realizado sobre el periodo de floración de esta especie desde octubre hasta julio, refleja que el periodo de máxima floración corresponde a febrero y marzo (Figuras: 5.1 y 5.2).

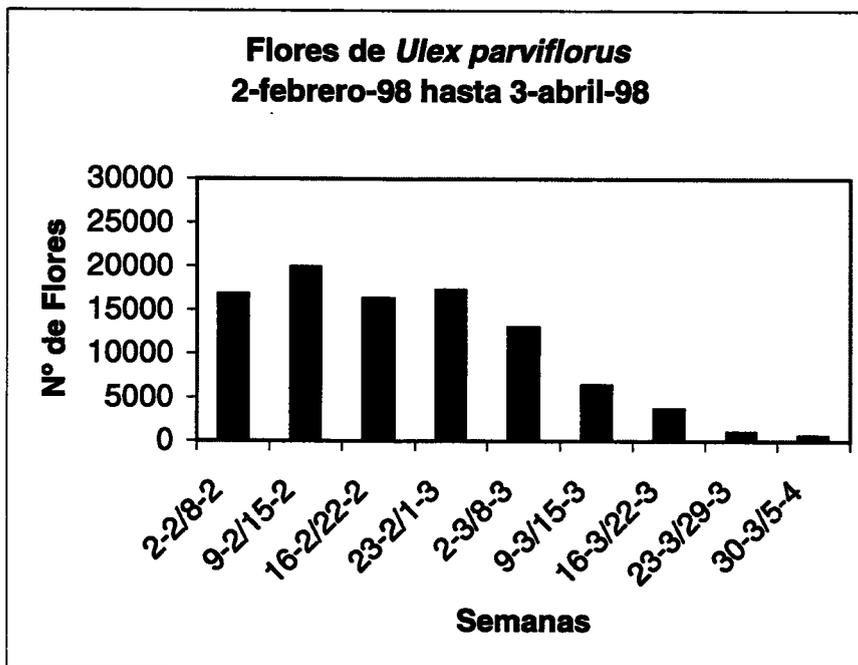


Figura 5.1

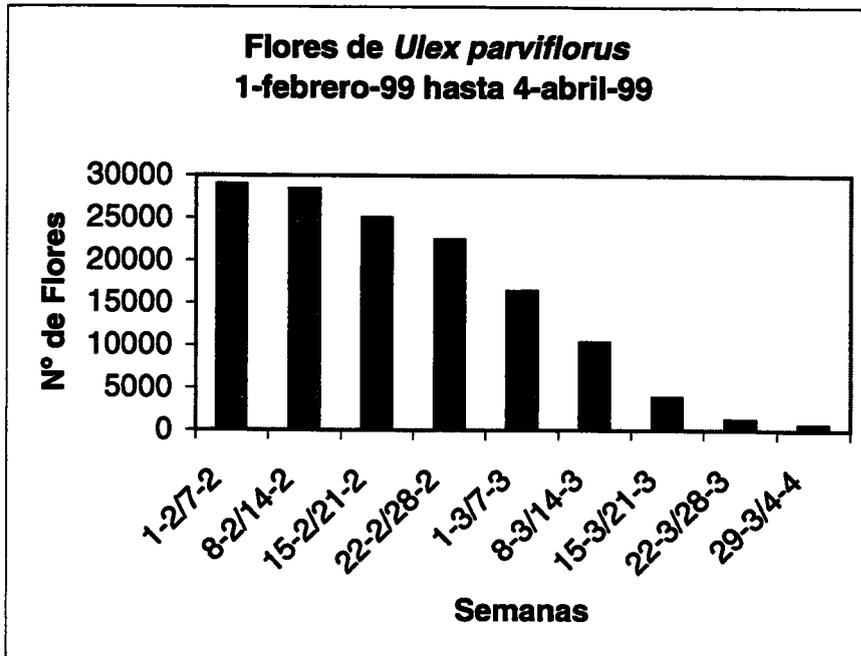


Figura 5.2

Los factores meteorológicos estudiados en la parcela durante el periodo de experimentación fueron las temperaturas medias y la humedad relativa media del aire (Figuras: 5.3 y 5.4).

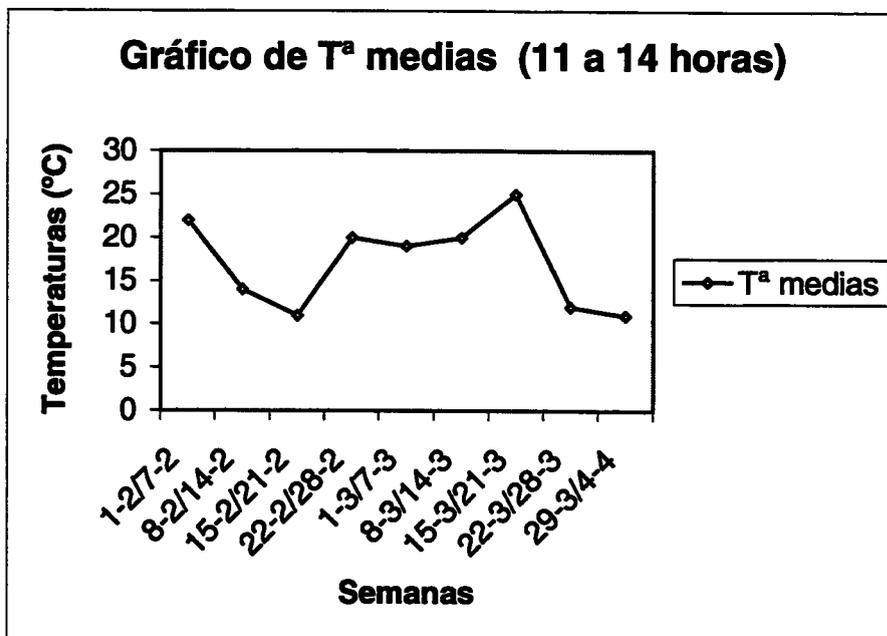


Figura 5.3. Temperaturas medias: 1-2-99 hasta 4-4-99

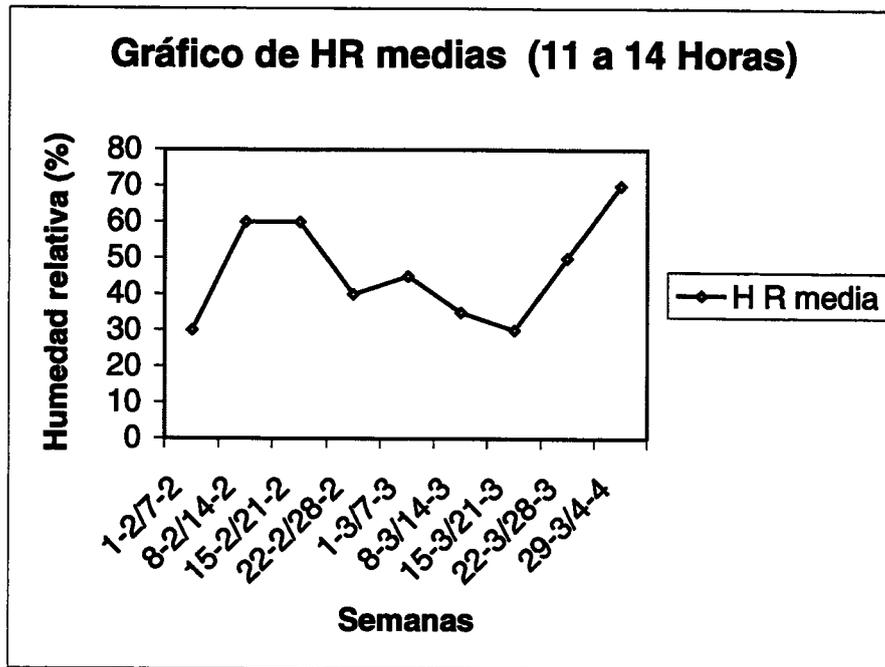


Figura 5.4. Humedad relativa media del aire: 1-2-99 hasta 4-4-99

Las gráficas posteriores representan el número de flores disponibles en los cuatro ejemplares de *Ulex parviflorus* estudiados y la relación entre el número de abejas/flores visitadas (Figuras: 5.5 y 5.6)

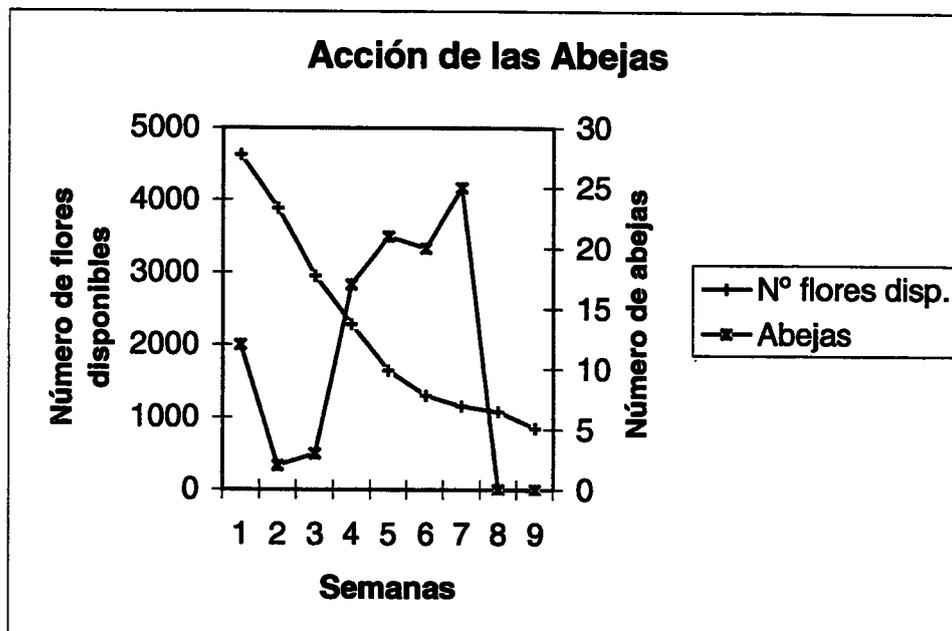


Figura 5.5. Acción de las abejas: 1-2-99 hasta 4-4-99

Existe relación entre los periodos de máxima floración y la polinización por abejas pero teniendo en cuenta que influye también las condiciones climáticas en ese periodo sobre todo temperatura, velocidad de viento y humedad relativa del aire.

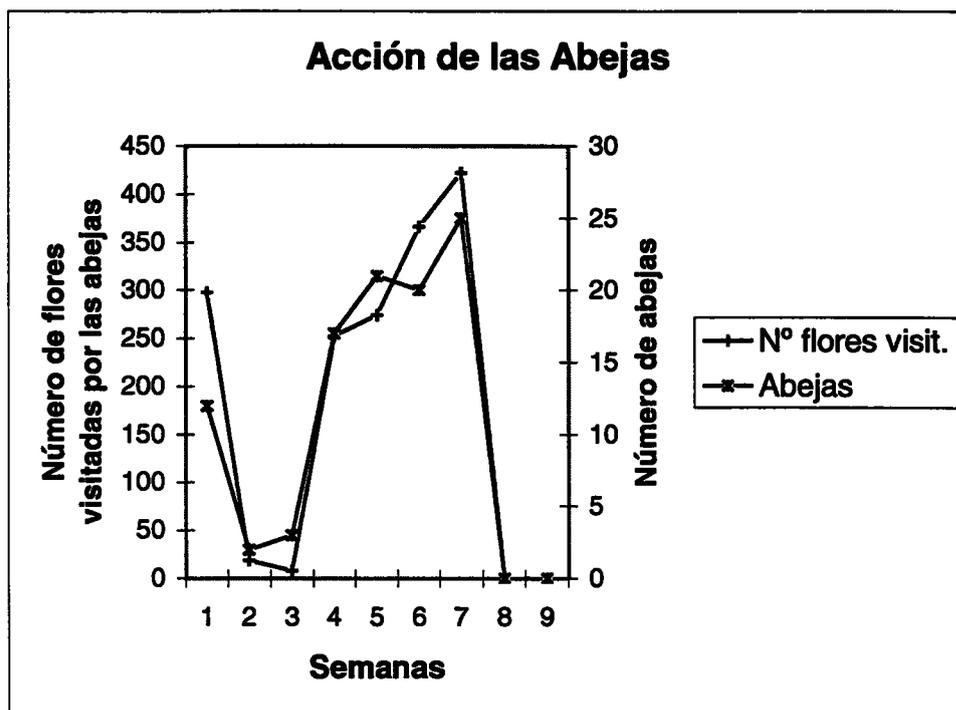


Figura 5.6. Acción de las abejas: 1-2-99 hasta 4-4-99

De las flores presentes en las plantas, las abejas visitan aproximadamente un 15 % de estas.

El estudio realizado en la parcela sobre el número de flores de la planta, número de visitantes por planta y número de flores visitadas refleja los siguientes resultados (Tabla 5.1):

TABLA 5.1

Estudio de la relación de las abejas con la parcela

Observaciones (Semanas)	\bar{X} visitas/planta	\bar{X} flores visitadas	\bar{X} flores disponibles
1	3	24'8	1156
2	0'5 (*)	9'5	971
3	0'75 (*)	2'6	739'5
4	4'25	14'82	570'5
5	5'25	13'04	411
6	5	18'3	325'5
7	6'25	16'88	288'75
8	0 (*)	0	268'25
9	0(?)	0	213'25

(*) Hacia mucho viento

(?) Día muy nublado

Las observaciones han sido realizadas en semanas consecutivas.

- Índice de tasa de visita es igual al número total de visitas en el periodo de observación/número de flores disponibles en ese periodo (Zimmerman^a, M., 1980)
- Efectividad de la tasa de visita por flor y por unidad de tiempo (Andersson, S., 1988)

$$V = (A \times N)/C$$

A = Número de visitantes por planta por unidad de tiempo.

N = Número de flores visitadas por unidad de tiempo.

C = Número de flores por planta.

- Índice de atracción es igual al número de visitantes/flores disponibles/unidad de tiempo (Pleasants, J.M., 1980)
- Eficacia de la polinización es igual al número de flores visitadas por unidad de tiempo (Richards, K.W., 1987)

Los índices estudiados nos muestran los siguientes datos (Tabla 5.2):

TABLA 5.2

Tabla de índices

Observaciones (Semanas)	Tasa de visita	V	Índice de atracción	Eficacia de la polinización
1	0'064	0,773	0'0025	19'86
2	0'004	0'009	0'0005	1'266
3	0'002	0'006	0'0010	0'400
4	0'110	1'877	0'0074	16'80
5	0'166	3'5	0'0127	18'26
6	0'281	5'622	0'0153	24'40
7	0'365	9'134	0'0216	28'13
8	0	0	0	0
9	0	0	0	0

5.1.4.- Discusión

El estudio de la polinización de *Ulex parviflorus* corrobora otros estudios realizados donde también se afirma que el periodo óptimo de polinización durante el día ocurre entre las 08:00 y las 18:00. Así el tiempo disponible para la polinización de cualquier flor puede ser como mucho de 10 horas por día, durante un máximo de 8 días, pero más efectiva durante 4 días (Richards, 1986).

La efectividad de las especies polinizadas por las abejas es alta. El orden de esta efectividad varia poco de un año a otro. Richards (1987) encontró estudiando la especie *Astragalus cicer* L. que dónde predominaba la polinización por la abeja, *Apis mellifica* el porcentaje de semillas por vaina era de 5,2 (1978-1982 fue del 71 % con un rango de 67-77%), cuando los individuos pertenecían a la especie *Bombus sp.* y otras abejas nativas el porcentaje de semillas por vaina era 4,6 (porcentaje del 66% con un rango 51-80%). Otros autores también han encontrado unos resultados similares, Zimmerman (1979) estudiando la especie *Polemonium foliosissimum* encuentra que hay una correlación positiva entre el grupo de semillas que se obtienen por flor con el número de visitas de las abejas que ha recibido.

En general, si existen varias especies visitadas por el mismo polinizador en una misma zona, la competencia es suficientemente fuerte para que se produzca divergencia en los periodos de floración (Gentry, 1974; Reader, 1975; Stiles, 1977). Durante el periodo de floración las plantas son mucho más atractivas a los polinizadores actuando como una ventaja de selección (Zimmerman^a, 1980) La floración temprana contribuye a incrementar en número de semillas por flor (Zimmerman^b, 1980)

Algunos autores han observado la presencia de especies raras pero altamente atractivas para las abejas en plantas asociadas (Beattie et al., 1973; Heinrich, 1976). Esto parece ser, en general, una a una, una correspondencia entre la atracción y la abundancia; indicando que la abundancia multiplicado por la atracción es igual a una constante. Esta ventaja remarca la conclusión que todas las especies reciben aproximadamente el mismo número de visitas (Pleasants, 1980)

Las condiciones climáticas afectan a la polinización de las abejas, teniendo en cuenta que las tormentas desencadenan ondas electromagnéticas que viajan extendiéndose cientos de kilómetros. No solo provocan interferencias a la radio sino que también afectan a las abejas. Al volver a la colmena se tornan irritables. Han detectado las ondas electromagnéticas o percibieron los cambios en la energía electrostática del aire. Estas cargas eléctricas afectan la conducta de la abeja del mismo modo en que influyen en nuestro estado de ánimo, por tanto los días soleados con poco viento y baja humedad son los mejores para una buena polinización

La ratio de obreras que vuelve a la colmena desde cada planta suele ser de seis abejas por minuto. Las colonias de abejas pueden responden dentro de un margen de 15 minutos, cambiando a un patrón mucho más asimétrico en el cual la ratio de las visitas de abejas obreras a las plantas cae aproximadamente un 50% mientras que las ratios de visitas de otras plantas se pueden mantener constantes (Sherman et al., 2001)

La abeja reina cría todo el año, pero se incrementa su actividad hacia primavera y verano provocando el incremento del trabajo en las colmenas para transportar el néctar y alimentar a las crías. Febrero y marzo no son un periodo con una alta actividad de las abejas.

Las abejas eligen, normalmente una flor que abunde mucho en el área que se esté recorriendo, pues de ese modo ahorra tiempo. Si esta flor es muy abundante en la zona

cercana a la colmena, probablemente casi todas las abejas de ésta elegirán el mismo tipo de flor. La presencia de las abejas hace que el polen se extienda más fácilmente, lo que significa mejor desarrollo de la especie entre un 30 % al 40 % .

La floración de esta especie es temprana y muy numerosa favoreciendo la disminución de competitividad con otras especies y la efectividad en la formación de semillas al ser polinizadas por las abejas. *Ulex* consigue salvar así sus dificultades porque compite en los periodos de polinización con la albaida (*Anthyllis cytisoides* L.), con el romero (*Rosmarinus officinalis* L.) y con el tomillo (*Thymus vulgaris* L.).

5.2.- DISPERSORES

5.2.1.- Introducción

➤ *Papel de las hormigas en la dispersión de las semillas de Ulex parviflorus*

El modelo ARGILAGA en su estado actual, comporta el estudio de la biomasa y la población de la arbustiva *Ulex parviflorus* Pourret, pero siendo como es un modelo dinámico, es estático en el sentido que no comporta la aparición de nuevos ejemplares de dicha planta. Estos ejemplares nuevos aparecen por nacimiento a través del desarrollo de las semillas que han sido dispersadas en el terreno circundante. Sin embargo, pocas semillas logran germinar próximas a la planta madre, entre la gran cantidad dispersadas y las que lo hacen no están distribuidas aleatoriamente en el terreno sino siguiendo unos patrones determinados. Entre una de las posibles razones de este fenómeno, está la acción de las hormigas.

Es por ello, por lo que completamos el modelo, con un modelo estadístico no dinámico adyacente del comportamiento de un insecto himenóptero de la especie *Messor barbarus*.

Al estudiar la dispersión de las semillas de *U. parviflorus* se comprueba que la estructura de los frutos está íntimamente relacionada con su modo de diseminación, presentando una dehiscencia explosiva (autocoria). Las distintas capas del pericarpo del fruto se contraen en distinto grado a medida que se secan, por lo cual se establecen tensiones considerables entre ellas (movimientos higroscópicos). Cuando estas tensiones superan la cohesión de las paredes celulares, estas se separan de modo súbito. Las valvas de las legumbres se arrollan sobre ellas mismas de manera helicoidal y expulsan las semillas a su alrededor, la separación es por regla general violenta y rápida. (Strasburger et al. 1990)

Si las semillas de *Ulex* son expulsadas de manera violenta de sus frutos, estas deben de encontrarse acumuladas en el suelo, alrededor de la planta madre, pero en la observación directa realizada esto no se ocurre. Por el contrario, el número de semillas se ha reducido considerablemente. ¿Dónde están las semillas?. Abad et al. (1996) dicen que los arbustos germinadores obligados, entre los que se encuentra esta especie, cuentan con bancos de semillas persistentes en el suelo. ¿Quién origina estos bancos de semillas?.

Las semillas de *Ulex parviflorus* presentan un apéndice. Sernander (1906) fue el primero en analizar este apéndice de algunas semillas denominándolo **arilo** o **eleosoma**, comprobando que posee una bioquímica, tamaño y forma distinta al resto de la semilla. El eleosoma o "elaiosome" es una adaptación externa especial de las semillas para mejorar la dispersión por hormigas (Brew, O'Dowd & Rae, 1989; Ohkawara & Higashi, 1994). Esta estructura externa contiene reservas nutritivas como lípidos, proteínas, almidón, azúcares y vitaminas y está presente en algunas diásporas de plantas zoócoras. Los animales que intervienen en su diseminación, principalmente hormigas, buscan estas diásporas para utilizar su arilo como alimento, en tanto que el resto de la semilla es abandonado sin haber sufrido alteración notable. Las hormigas granívoras utilizan el arilo para agarrar la semilla y llevarla al hormiguero (Fotografía 5.1), el cual utilizarán de alimento otras hormigas obreras o las larvas, mientras las semillas permanecerán intactas, generalmente en el hormiguero (Bennett & Krebs, 1987; Beattie, 1985).



Fotografía 5.1. Hormigas granívoras agarrando la semilla por el arilo

Las hormigas ayudan a la germinación de las semillas, ya que adicionan al suelo circundante a los hormigueros contenido en nutrientes y diferentes propiedades físicas y químicas (Beattie & Culver, 1982). Dispersan las semillas y decrece la competencia intra-específica como resultado de la ocupación del espacio. (Gorb & Gorb, 1999)

La mirmecocoria es un mutualismo (Handel & Beattie, 1990) en el cual las hormigas utilizan el valor nutritivo de los eleosomas como alimento y dispersan las semillas de las plantas a cierta distancia de la planta origen (Andersen, 1988). Se da en casi todo el mundo presentándose en los bosques esclerófilos (Berg, 1975; Westoby et al., 1982). Los botánicos que han analizado la mirmecocoria han llegado a la conclusión que la escasez de nutrientes, particularmente fósforo y potasio, es la clave de la irregular distribución geográfica (Westoby et al, 1982).

Existen algunos géneros de hormigas que dispersan las semillas como: *Aphaenogaster*, *Leptothorax*, *Myrmica*, *Tapinoma*, *Formica* y *Lasius* en bosques templados (Culver & Beattie, 1978); *Odontomachus*, *Pachycondyla*, *Pheidole*, *Azteca* y *Paratrechina* en los bosques neotropicales. *Rhytidoponera*, *Pheidole*, *Monomorium* e *Iridomyrmex* en Australia (Buckley, 1982). Al menos dos especies *Pogonomyrmex californicus* y *Messor* (= *Veromessor*) *pergandei*, son bivalentes. Estas especies utilizan unas semillas para su total consumición y otras las dispersan después de recogerlas y alimentarse de su eleosoma (O'Dowd & Hay, 1980)

La existencia de una complicada estructura con una función aparente que no es otra que la atracción de las hormigas implica que la mirmecocoria acumula una sustancial ventaja selectiva. Los botánicos se han ocupado de esta ventaja y han encontrado cinco posibilidades:

1. Evitar la competición ínter-específica:
2. Evitar el fuego (Berg, 1975). La mirmecocoria es común en plantas pirófitas. Es posible que las hormigas lleven las semillas a los hormigueros, para protegerlas durante los frecuentes incendios de ese hábitat.
3. Evitar la competición parental.
4. Evitar la predación de semillas.
5. Microlugares con nutrientes superiores (Hölldober & Wilson, 1990)

Las preguntas que me planteo, las hipótesis y las predicciones son las siguientes:

1. ¿Las semillas de *Ulex parviflorus* son dispersadas secundariamente por las hormigas de una manera activa?
Si fuera así, las hormigas:
 - a) Serían atraídas por el arilo y por tanto preferirán las semillas con arilo a las que no lo tienen.
 - b) Buscarían las semillas más intensamente dónde hubiera más posibilidades de éxito y por tanto la actividad de recolección por parte de las hormigas estará relacionada especialmente con el patrón de la dispersión primaria.
2. ¿Tienen consecuencias positivas para *U. parviflorus* esta interacción con las hormigas?
Si fuera así:
 - a) Las semillas de *U. parviflorus* sin arilo deberían germinar más y/o más deprisa que con arilo
 - b) Deberían encontrarse semillas de *U. parviflorus* sin arilo en el basurero de los hormigueros.
3. ¿Qué importancia tienen las hormigas sobre *U. parviflorus*?

5.2.2.- Materiales y Métodos

➤ *Parcela de Estudio*

Para el estudio de la incidencia de las hormigas sobre las semillas de *U. parviflorus* he escogido mi parcela de tesis (se encuentra especificada toda la información sobre situación, características litológicas, vegetación... en el apartado 2.1. Área de estudio, del Capítulo II). Es una parcela de 10 x 10 m en una zona casi llana, con la presencia en un extremo de un terreno muy abrupto y un profundo barranco. La composición vegetal es un matorral con pinos en la que están presentes además de *U. parviflorus* Pourret otras especies arbustivas como *Rosmarinus officinalis* L., *Pistacia lentiscus* L., *Chamaerops humilis* L., *Pinus halepensis* Miller, etc.

5.2.2.1.- Experimento 1

➤ *¿Las hormigas prefieren las semillas con arilo?*

Para comprobar si las hormigas tenían alguna preferencia en la elección de las semillas realicé el siguiente experimento: Escogí 5 ejemplares de *U. parviflorus* de manera aleatoria en mi parcela de tesis (Ulex 1, 5, 7, 8, 15). Posteriormente coloqué en cada planta: 4 placas petri cerradas, con dos orificios opuestos de 1 cm., tapadas con pesas para evitar que se las llevara el viento. En las placas se colocó: 1 placa con 6 semillas con arilo (6 CA), 1 placa con 6 semillas sin arilo (6 SA) y 1 placa con 3 semillas con arilo y 3 semillas sin arilo (3 CA + 3 SA). Variando la orientación (N, S, E, W, SE, SW, NE, NW) y las distancias (entre 60 y 150 cm.). La observación realizada fue semanal y anotaba las semillas que quedaban en las placas sin reponer hasta que todas quedaban a cero. El experimento fue repetido de marzo a junio de 1999, aunque sólo se utilizaron los datos de las 5 primeras semanas, dado que las hormigas parecían aprender la localización de las placas a partir de esa fecha.

La variable utilizada fue el número de semillas "supervivientes" por semana la cual se analizó mediante el análisis de Kaplan-Meier.

5.2.2.2.- Experimento 2

➤ *¿Están relacionados los patrones especiales de dispersión primaria de las semillas y de recolección por las hormigas?*

Para poder decir que las semillas de *Ulex* son dispersadas por las hormigas debo demostrar que buscan preferentemente las semillas de *Ulex* en los lugares y momentos donde más se acumulan. Las cuestiones planteadas fueron ¿Dónde se acumulan las semillas? ¿Cuándo? ¿Dónde buscan las hormigas las semillas?.

A. Para saber cuándo se produce la dispersión primaria y de qué factores ambientales depende realicé el recuento del número de frutos cerrados en las plantas de la parcela. Dado que cada fruto de *U. parviflorus* presenta normalmente una semilla, salvo en algunas excepciones que pueden tener dos o incluso más se considera una medida fiable de la dispersión, el contabilizar los frutos. El estudio fue realizado los años 1997, 1998 y 1999, durante los periodos de máxima fructificación (marzo a julio).

Durante el periodo de finales de marzo 99 a junio 99, también se han tenido en cuenta las variables que pueden afectar a la liberación de las semillas de sus vainas, que se hipotetizó eran la temperatura y la humedad relativa, dada la naturaleza higroscópica de la fuerza de apertura de los frutos, comentada anteriormente. La comparación se hizo partiendo del número de frutos cerrados y de las horas por semana que las plantas han estado por encima de cierta temperatura (10 °C, 15 °C, 20 °C, 25 °C y 30 °C), y el número de horas por semana que han estado por debajo de cierta humedad relativa (30 %, 40 %, 50 %, 60 % y 70 %), de manera que pudiéramos obtener el mejor predictor de la apertura del fruto.

B. Para el estudio sobre el patrón de dispersión primaria de las semillas en el suelo, elegí 3 ejemplares de *U. parviflorus* (Ulex X, 9, 20) de manera aleatoria, dos ejemplares de mi parcela de tesis y otro (X) próximo y cubrí el suelo con una tela de 3m x 3m, con una trama de 0,5 mm de diámetro, para recoger las semillas dispersadas. Para evitar la modificación de la dispersión de semillas por las hormigas, utilicé un repelente de éstas. Las semillas recogidas se ha medido la distancia desde ellas al tronco de la planta y la orientación respecto a la planta. La periodicidad fue semanal a partir del periodo de máxima fructificación (abril a junio de 1998)

C. ¿Las hormigas buscan las semillas siguiendo el patrón de distancias y orientación con que se dispersan las semillas o es aleatorio?

Elegí 3 ejemplares de *U. parviflorus* (Ulex 3, 9, 20) de la parcela de tesis. Coloque 5 semillas maduras con arilo en cada placa petri y con dos orificios de 1 cm, de diámetro en cada uno de los extremos de su base (tapadas con pesas para evitar la fuerza del viento y permitir el paso de las hormigas) a diferentes distancias y orientaciones. Las placas se situaron a 30, 90, 150 y 210 cm y en la orientación: E, W, N y S. Semanalmente se realizó el recuento de las semillas que quedaban en las placas. Una vez anotado se completaban de nuevo a 5 semillas por placa se mantenía la distancia y se giraba 45° la orientación de las placas en el sentido de las agujas del reloj, respecto al tronco de la planta (SE, SW, NE, NW), para evitar que las hormigas aprendieran su localización. El experimento duró 8 semanas (marzo a junio de 1999)

La variable analizada fue el porcentaje de predación y se analizó mediante un análisis de la varianza univariado, siendo los factores, la distancia y la orientación. Dado que los datos no cumplían el requisito de normalidad, ni después de aplicar una transformación, se realizó un análisis de la varianza no paramétrico (test de kruskal-Wallis) por separado para cada factor (distancia y orientación)

5.2.2.3.- Experimento 3

➤ ***¿La tasa de germinación es la misma para las semillas con o sin arilo?***

Realicé una recogida de semillas de *Ulex* de la parcela de tesis (con y sin arilo del suelo) y de las recolectadas por las hormigas (con y sin arilo): Estas semillas fueron sembradas en placas petri de 9 cm. de diámetro, sobre papel de filtro y 5 ml. de agua destilada (25 semillas por placa) y se sometieron a un proceso de germinación en cámara con ciclos de 12 horas de luz/oscuridad a 20°/10° C respectivamente, realizando un control de germinación diario. Este experimento fue realizado desde el 4 de enero de 2000 (día de la siembra) hasta el 25 de abril de 2000.

Con los datos se realizó un análisis de la varianza univariado para probar el efecto del arilo, utilizando como variable dependiente, la tasa de germinación. Dado que para realizar estos análisis es necesario que la variable dependiente utilizada siga una distribución normal con varianza homogénea, es decir, que cumplan los supuestos de normalidad y homogeneidad de la varianza requeridos en toda ANOVA; se procedió a realizar la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y la prueba de contraste de Levene sobre la igualdad de las varianzas error. De tales pruebas surge que la tasa de germinación, cumple los supuestos de normalidad y homogeneidad de la varianza y se pueden aplicar pruebas paramétricas.

5.2.2.4.- Experimento 4

➤ ***¿Dónde van a para esas semillas recolectadas por las hormigas?***

Para demostrar dónde se encuentran las semillas de *U. parviflorus* y poder inferir el papel de las hormigas en este proceso, realicé el siguiente estudio, en mayo de 2000. Primero localicé los hormigueros de la zona. Posteriormente estudié el contenido de todos los basureros pero solamente estudié el interior de un solo hormiguero para buscar la presencia de semillas en el almacén (el motivo de analizar un solo hormiguero fue evitar al máximo la modificación del área de estudio).

5.2.2.5.- Experimento 5

➤ ***¿Cuál es la importancia de las hormigas sobre *Ulex*?***

Las hormigas ejercen un importante papel en las semillas de estudio, por tanto se completa el trabajo realizando un estudio de estas hormigas, su densidad en la parcela y los posibles hormigueros en la zona, de manera que se pueda tener una idea del impacto en términos absolutos, de las hormigas sobre *Ulex*.

A. Estudio de las hormigas.

Los diferentes tipos de hormigas observadas en la parcela fueron recolectados en botecitos herméticos (tipo Ependorf) con alcohol al 60° y enviados al Dr. Alberto Tinaut

Ranera del Departamento de Biología Animal y Ecología de la Universidad de Granada, para su determinación (junio 1999)

B. Densidad de las hormigas

Para calcular la densidad de hormigas (obreras) por el suelo, se utilizó el método pasivo de instalación de trampas de caída (Levieux, 1969).

Las trampas de caída consistían en recipientes de 9 cm de diámetro y 1,5 cm de altura y con una capacidad de 60 mililitros y tiempo de evaporación aproximado de 48 horas en cuyo interior se introducía exclusivamente agua para evitar atracción o repulsión y unas gotas de detergente para eliminar la tensión superficial. Se colocaron diez trampas de caída en dos filas paralelas, enterradas hasta el borde y separadas entre sí alrededor de 3 metros. El recuento de las hormigas capturadas fue realizado cada 24 horas de permanencia en el campo. El experimento se repitió durante 5 semanas entre la última semana de mayo y la primera de julio de 1999

C. Presencia de hormigueros en la zona

El estudio de los hormigueros de la zona se realizó de manera visual, de manera que se pudiera confirmar a la especie de estudio y así determinar la densidad de los hormigueros.

5.2.3.- Resultados

5.2.3.1.- Experimento 1

➤ ¿Las hormigas prefieren las semillas con arilo?

Los resultados obtenidos sobre la preferencia de las hormigas respecto a las semillas con o sin arilo son los siguientes (Tabla 5.3):

TABLA 5.3

	Tiempo de supervivencia $\bar{X} \pm DT$	95% Intervalo de Confianza
CA (con arilo)	9,80 ± 3,42	(6,44 – 13,16)
SA (sin arilo)	25,20 ± 10,48	(14,93 – 35,47)
CA (CA+SA)	16,80 ± 8,40	(8,57 – 25,03)
SA (CA+SA)	25,20 ± 8,40	(16,97 – 33,43)

Log Rank Statistic para CA frente a SA es el siguiente: Log-Rank $\chi^2 = 5,33$; $p = 0,0210$

Log Rank Statistic para CA (CA+SA) frente a SA (CA+SA) es el siguiente: Log-Rank $\chi^2 = 1,79$; $p = 0,1811$

Los resultados obtenidos indican un efecto atractor del arilo (una mayor preferencia de las hormigas por las semillas con arilo), pero este efecto es estadísticamente significativo sólo cuando las semillas se presentan en trampas separadas pero no cuando se presentan a la vez en la misma trampa (Figuras: 5.7 y 5.8).

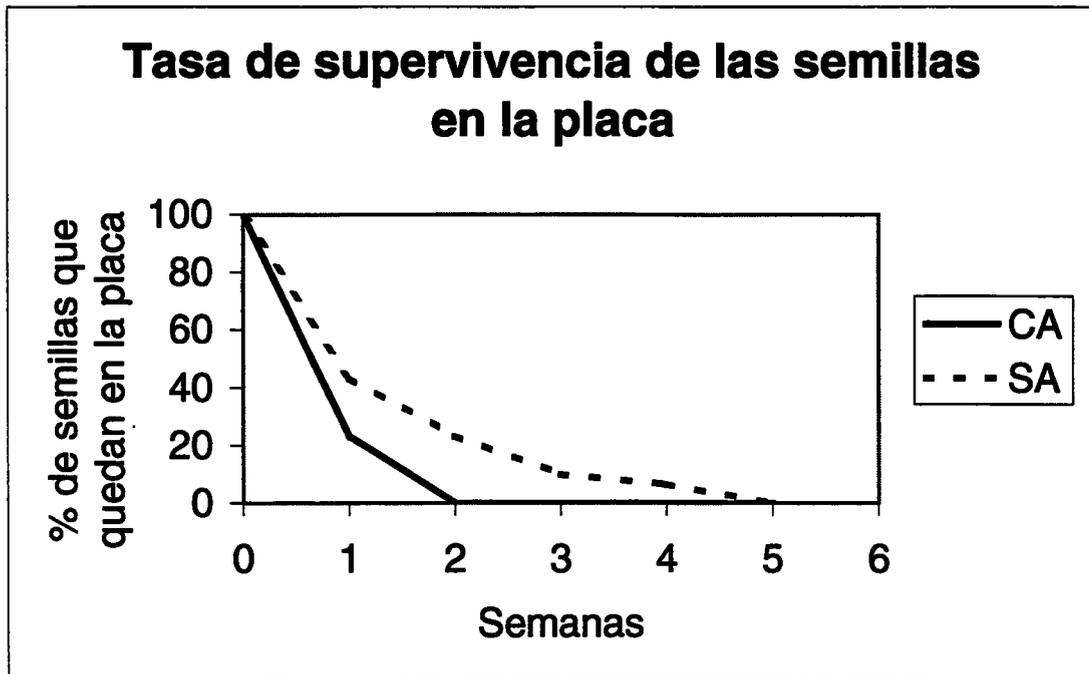


Figura 5.7

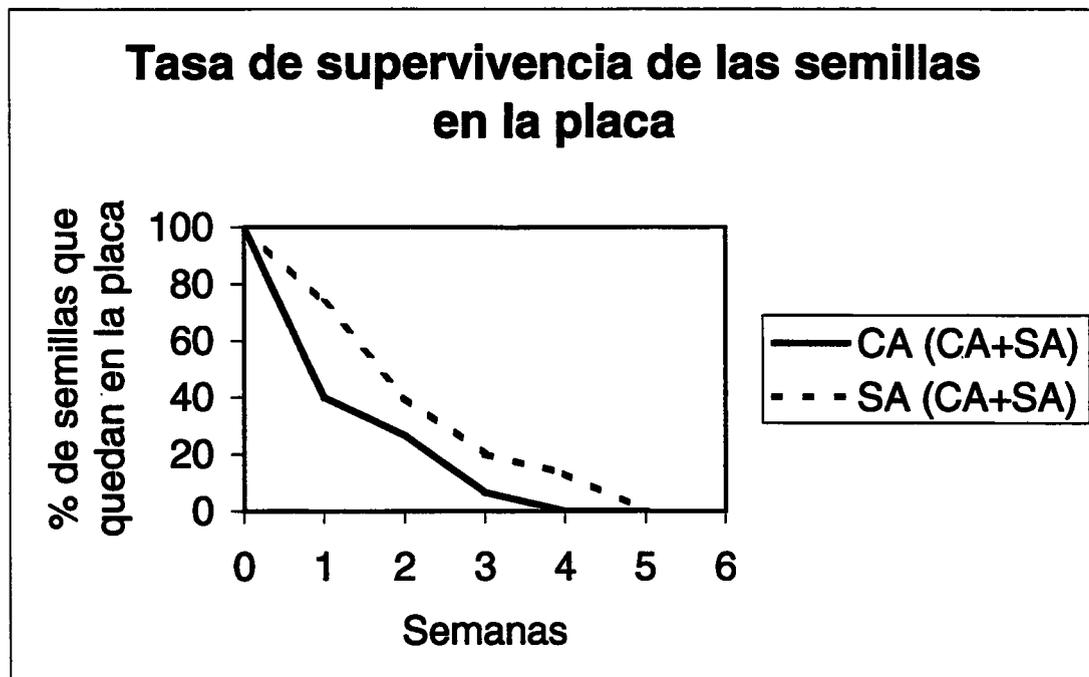


Figura 5.8

5.2.3.2.- Experimento 2

➤ ¿Están relacionados los patrones especiales de dispersión primaria de las semillas y de recolección por las hormigas?

A. El estudio realizado sobre el período de fructificación de esta especie desde marzo hasta julio, refleja que el periodo de dispersión primaria va desde finales de marzo a junio, presentando un periodo de máxima dispersión en junio, siendo consistente en los tres años de estudio (Figuras: 5.9, 5.10 y 5.11).

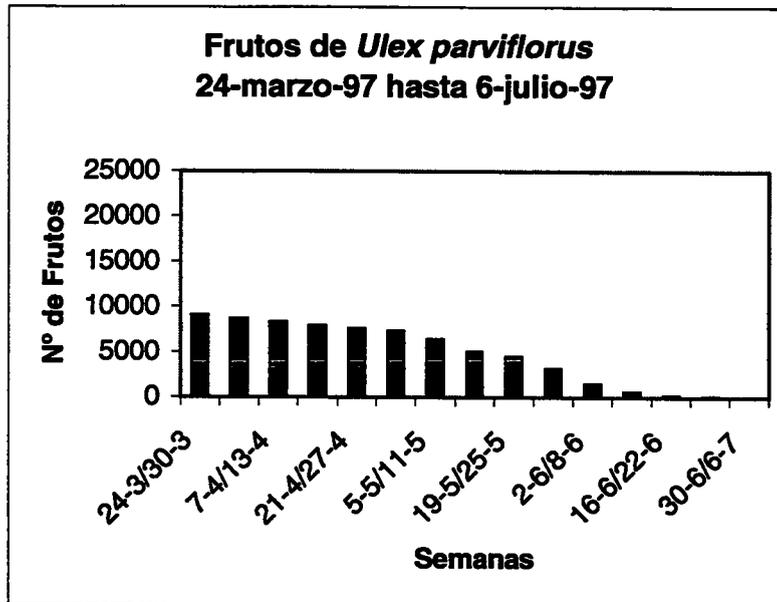


Figura 5.9

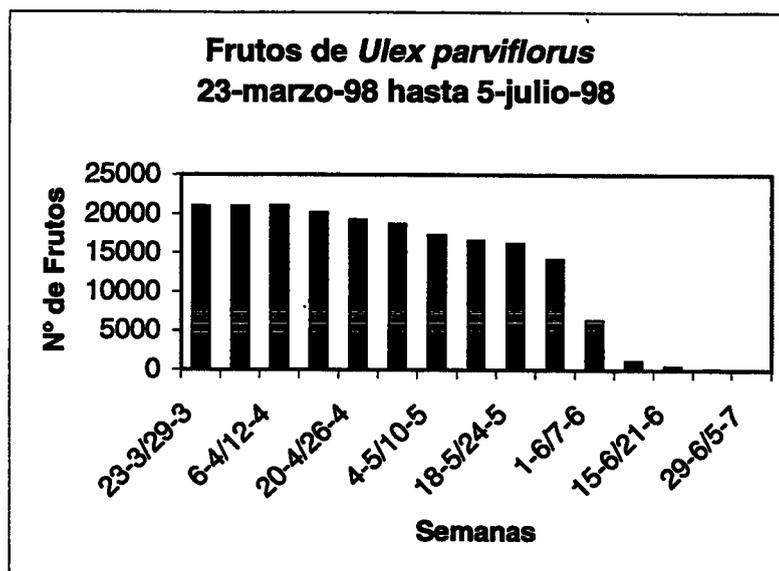


Figura 5.10

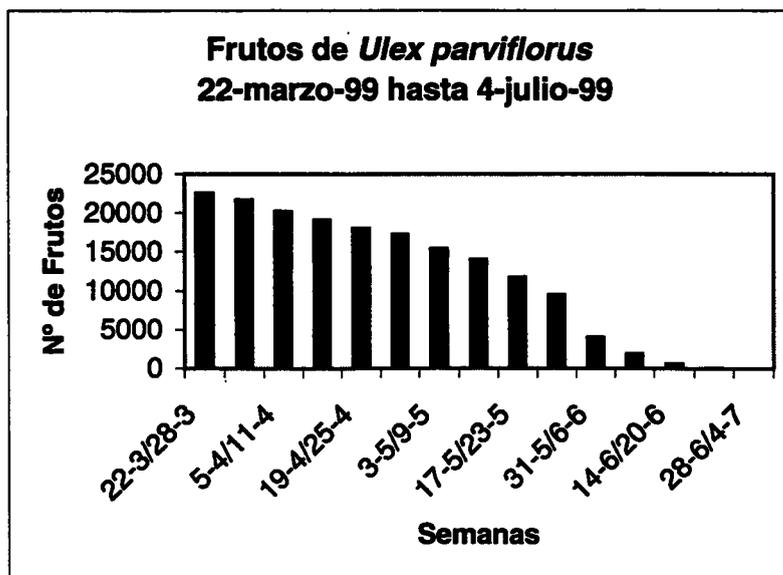


Figura 5.11

Cuando los datos obtenidos se ponen en relación con las condiciones ambientales, indican que el período de máxima dispersión se inicia y se acelera coincidiendo con momentos de baja humedad relativa y un aumento de la temperatura ambiental, como era de esperar. Las curvas que mejor parecen predecir este proceso son las de Temperatura $\geq 15^\circ\text{C}$ y Humedad Relativa $\leq 70\%$ (Figuras: 5.12 y 5.13).

TEMPERATURAS

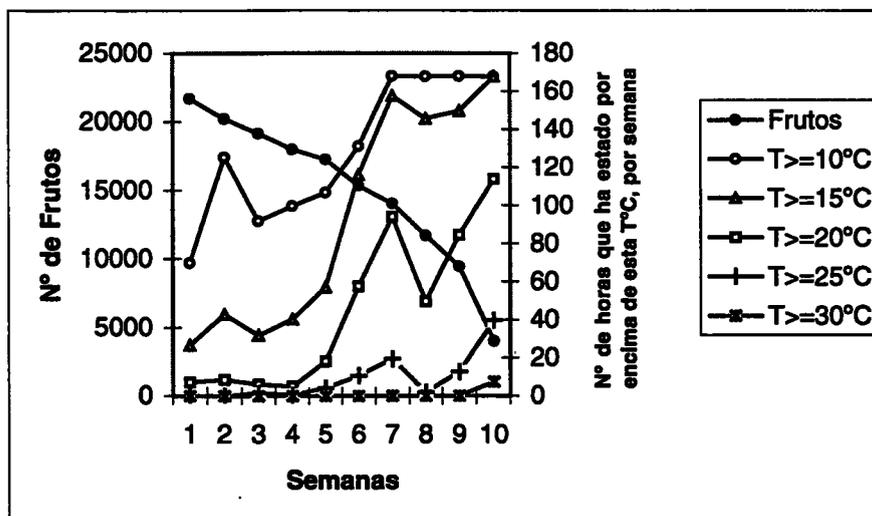


Figura 5.12. Temperaturas: marzo 99 - junio 99

HUMEDAD RELATIVA

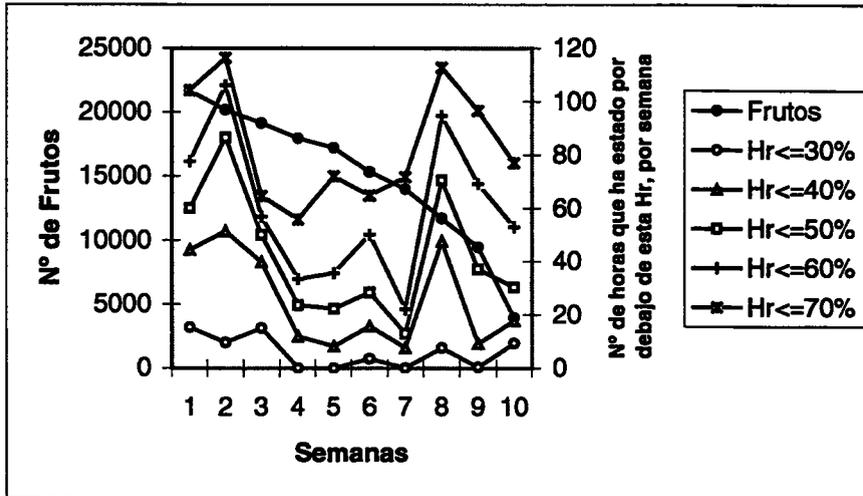


Figura 5.13. Humedad relativa: marzo 99 - junio 99

B. El estudio realizado sobre la distribución espacial de los frutos en altura y orientación, así como la dispersión de las semillas en el suelo respecto a la distancia y orientación reflejan los siguientes resultados (Figuras: 5.14, 5.15, 5.16 y 5.17):

Media (distribución de los frutos en la planta por altura y orientación)

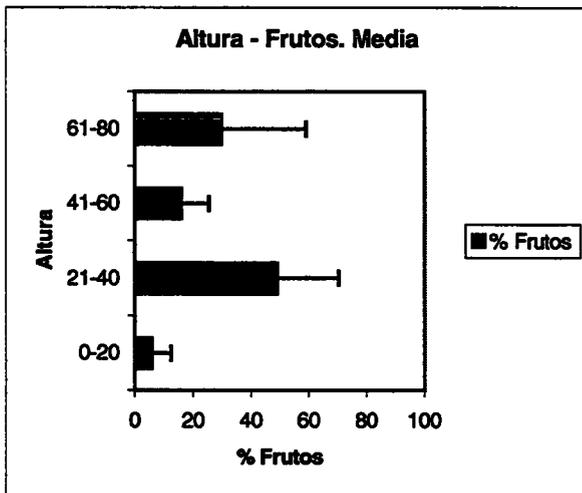


Figura 5.14

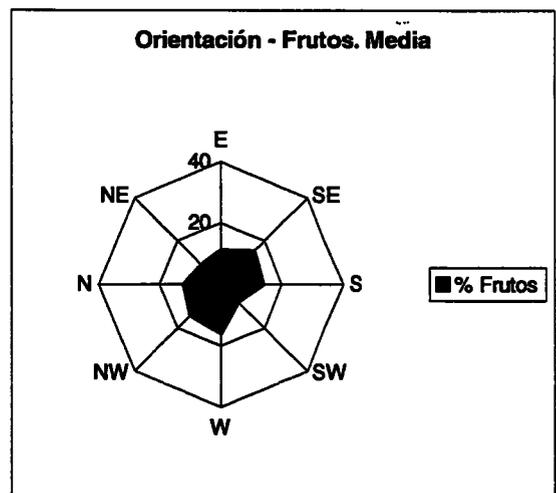


Figura 5.15

Media (distribución de las semillas en el suelo respecto a la distancia y la orientación)

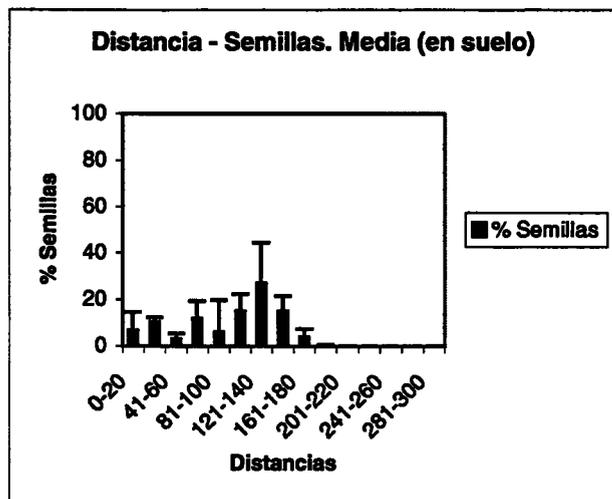


Figura 5.16

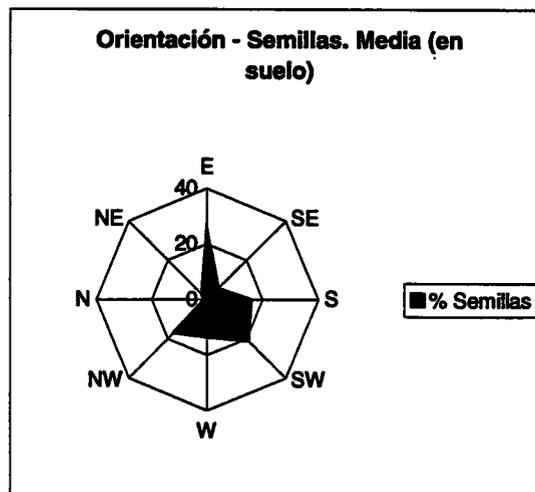


Figura 5.17

Los datos obtenidos muestran una mayor cantidad de frutos distribuidos en el medio de la planta y una mayor dispersión de las semillas en el suelo entre 140-150 cm., también se observa una falta de coincidencia en las orientaciones de los frutos en la planta y la situación de las semillas en el suelo, influidas por la velocidad y dirección del viento.

C. ¿Las hormigas siguen el patrón de distancia y orientación de la dispersión primaria de las semillas o es aleatorio?

El estudio realizado sobre la búsqueda de las semillas por parte de las hormigas, en las distancias (30, 90, 150 y 210 cm) y en todas las orientaciones reflejan los siguientes resultados (Tabla 5.4):

TABLA 5.4

TRDIST		TRTOR	
Distancia	$\bar{X} \pm DT$	Orientación	$\bar{X} \pm DT$
30 cm	67,10 ± 29,02	N = NE	73,80 ± 30,36
90 cm	75,00 ± 31,01	E = SE	65,00 ± 33,39
150 cm	71,30 ± 29,72	S = SW	66,70 ± 34,60
210 cm	61,30 ± 37,45	W = NW	69,20 ± 30,31

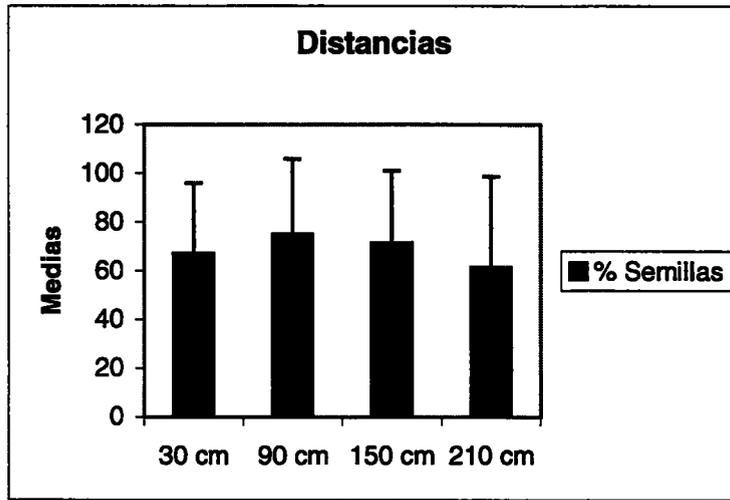


Figura 5.18

La variable de agrupación: **DISTANCIA** (Figura 5.18), dio el siguiente resultado según el test de kruskal-Wallis, $\hat{H} = 4,672$; $df = 3$; $P > 0,05$.

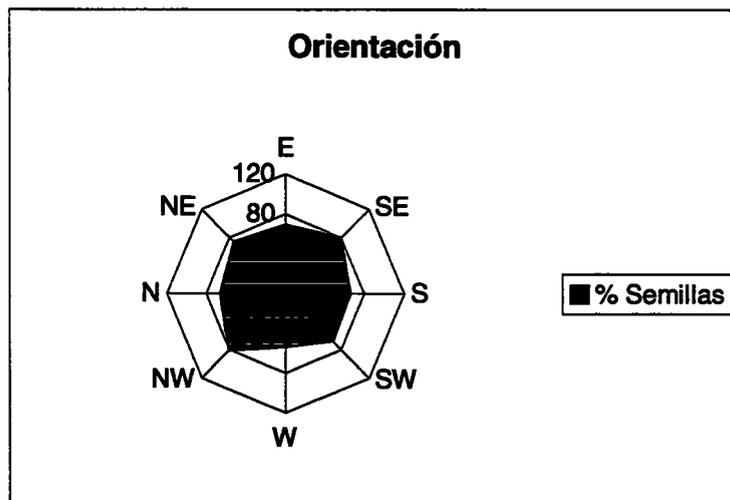


Figura 5.19

La variable de agrupación: **ORIENTACIÓN** (Figura 5.19), dio el siguiente resultado según el test de kruskal-Wallis, $\hat{H} = 2,056$; $df = 3$; $P > 0,05$.

En las relaciones entre distancia (30, 90, 150, 210) y orientación (E, SE, S, SW, W, NW, N, NE) no se ha encontrado diferencias significativas. De lo que se infiere que las hormigas no muestran un patrón de forrajeo, optimizado para la búsqueda de las semillas de *Ulex*.

5.2.3.3.- Experimento 3

➤ Germinación de las semillas de *Ulex parviflorus*

Los resultados obtenidos en el análisis del efecto del arilo sobre la tasa de germinación indican un efecto significativo, siendo mayor el valor correspondiente a las semillas sin arilo (SA) (Tabla 5.5).

TABLA 5.5

Tratamiento	$\bar{X} \pm DT$ (Tasa respecto a la germinación)
CA (Con arilo)	19,60 \pm 8,52
SA (Sin arilo)	33,20 \pm 9,80

La tasa de germinación en el primer mes de germinación de las semillas sin arilo (SA) superan a las semillas con arilo (CA) en un 1.5 %, a partir del primer mes y hasta el segundo mes aumenta la diferencia para luego mantenerse casi estable (Figura 5.20).

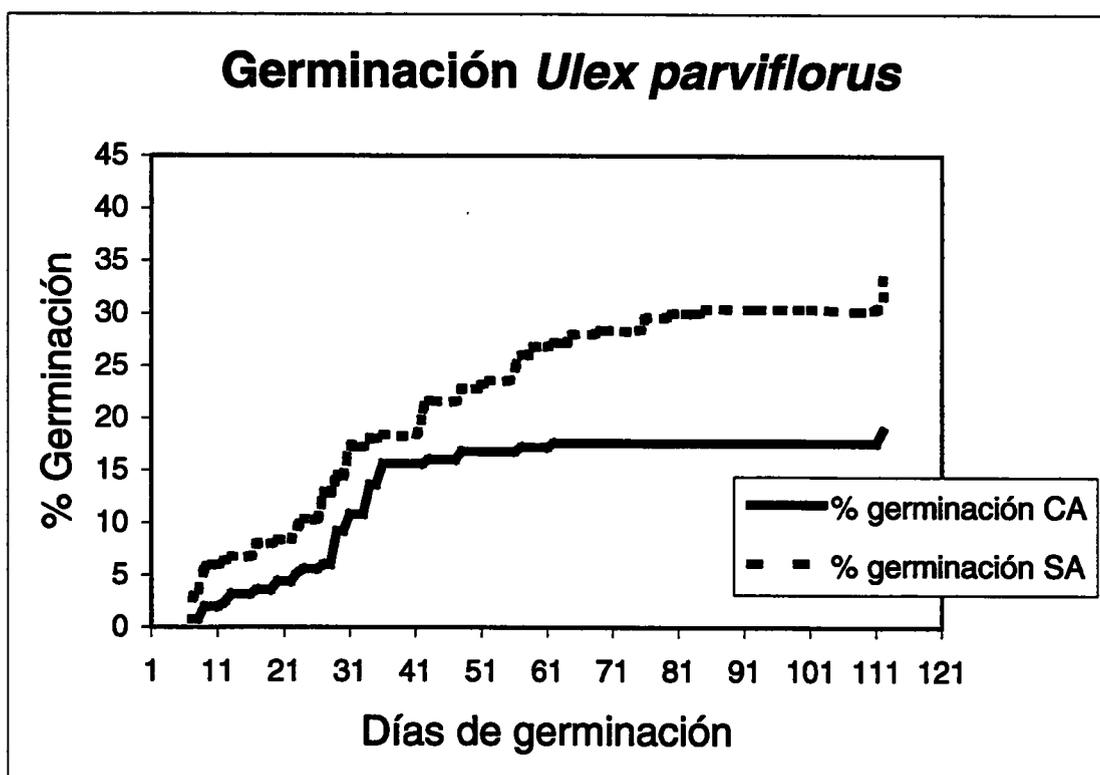


Figura 5.20

5.2.3.4.- Experimento 4

➤ ¿Dónde van a parar las semillas de *Ulex* recolectadas por las hormigas?

Los resultados obtenidos fueron los siguientes:

En el análisis realizado en 6 hormigueros de *Messor barbarus* (L.), se observó en todos los basureros exteriores que se encontraban semillas de *Ulex* ("con" y "sin" arilo). Posteriormente realicé el estudio de un hormiguero y encontré acumulo de semillas a partir de 2 a 4 cm de profundidad. Estas semillas eran también "con" y "sin" arilo (Tabla 5.6).

TABLA 5.6

Basureros	Nº Total de Semillas	CA (%)	SA (%)
1	102	9	91
2	80	15	85
3	69	16	84
4	77	13	87
5	50	8	92
6	125	12	88
	503	$\bar{X} = 12,16 \pm DT = 2,91$	$\bar{X} = 87,84 \pm DT = 2,91$

Almacén	Nº total de semillas	CA (%)	SA (%)
1	398	93	7

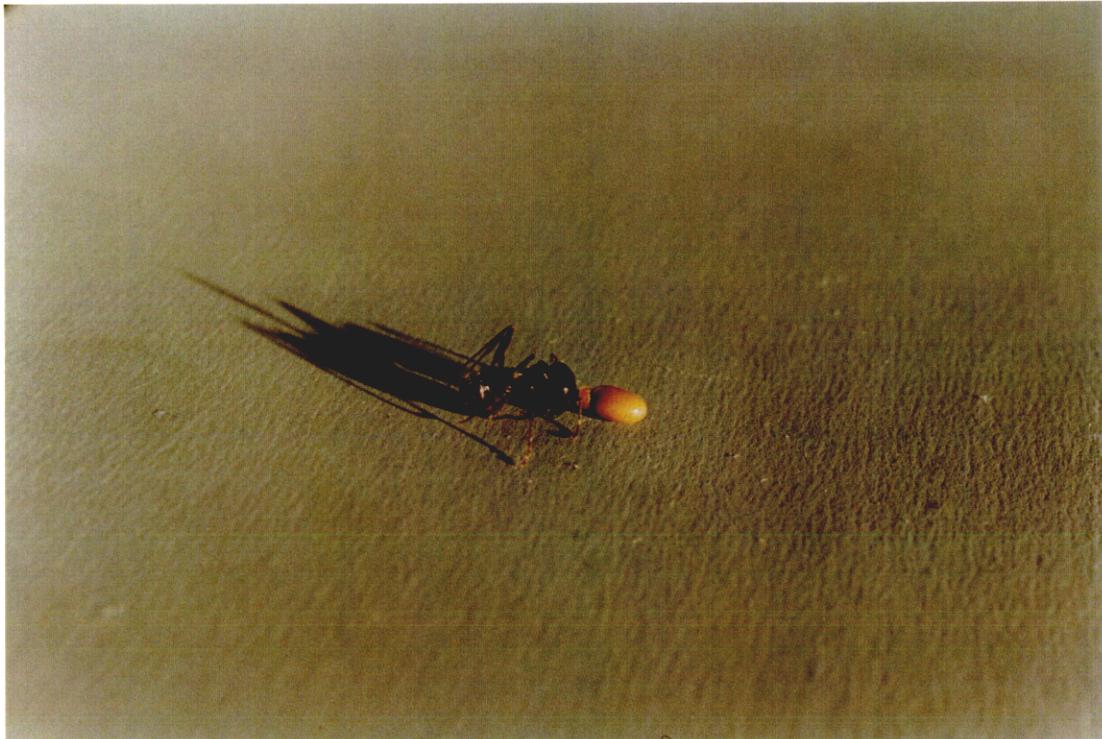
Cuando a los datos se le aplica un análisis de *t - Student* para medidas relacionadas (previa comprobación de normalidad y homogeneidad) se obtiene una proporción significativamente mayor de semillas a las que se les ha quitado el arilo en el basurero $t = -29,064$; $gl = 5$; $p < 0,0001$, lo que está en consecuencia con el resultado inverso encontrado en sus almacenes (Fotografías: 5.2 y 5.3).



Fotografía 5.2. Semillas de *Ulex parviflorus*



Fotografía 5.3. Frutos de *Ulex parviflorus*



Fotografía 5.6. *Messor barbarus*

B. Densidad de las hormigas

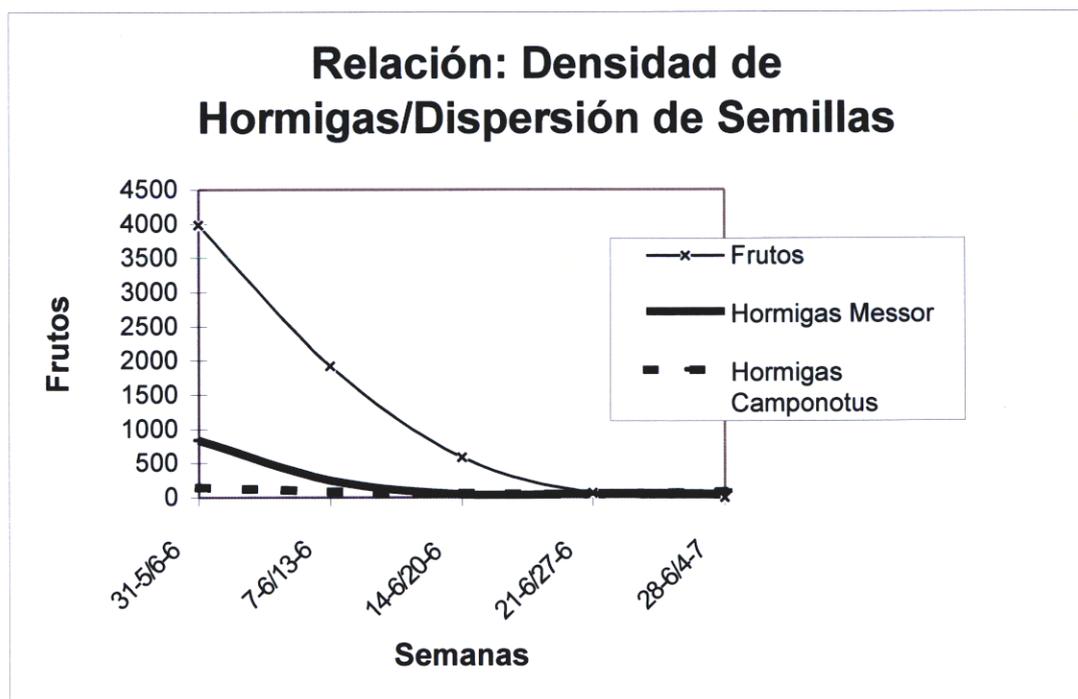


Figura 5.21

5.2.3.5.- Experimento 5

➤ *¿Cuál es la importancia relativa de las hormigas sobre Ulex?*

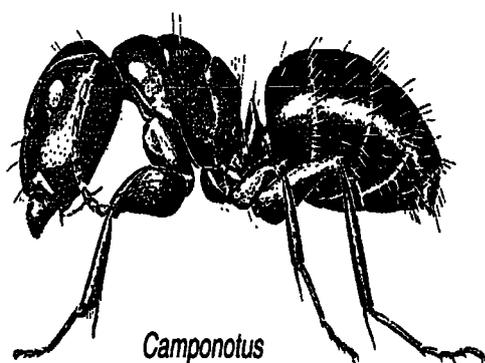
A. Estudio de las hormigas.

Las hormigas analizadas corresponden solamente a dos especies: *Camponotus cruentatus* y *Messor barbarus*.

El género *Camponotus* no es granívora ni se sospecha que lo pueda ser, es fácil sin embargo, que se encuentre entre *Ulex* y otros matorrales e incluso árboles, recolectando las secreciones azucaradas de los pulgones.

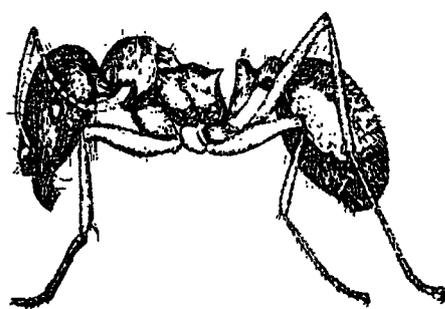
El género *Messor* es una especie granívora, casi estricta del que se conocen un total de nueve especies para la Península Ibérica, de las cuales *M. maroccanus*, *M. hispanicus* (Santschi, 1919), *M. lusitanicus* (Santschi, 1929), *M. lobicornus* (Forel, 1894), *M. celiae* (Reyes, 1985) y *M. bouvieri*. Este grupo de especies se caracteriza por ser claramente etiópico, distribuidas a ambos lados del estrecho de Gibraltar, aunque algunas de ellas son endémicas de la península Ibérica. Sin embargo, el resto de especies *M. structor* (Latreille, 1798), *M. barbarus* (Linneo, 1767) y *M. capitatus* (Latreille, 1798) tienen una distribución más amplia en Europa. (Tinaut et al, 1994)

El género *Messor* no es difícil de reconocer, ni a sus hormigueros, ya que se suelen ubicar en las zonas desprovistas de vegetación y en sus entradas se acumulan grandes cantidades de restos de semillas, ramitas, etc. haciéndolos muy visibles, incluso desde lejos. *Messor barbarus* (L.), es la especie granívora más distribuida por toda la región Mediterránea (Bernard, 1968) y es muy frecuente en los pastos de la Península Ibérica (Fotografías: 5.4, 5.5 y 5.6).



Camponotus

Fotografía 5.4



Messor (= *Veromessor*)

Fotografía 5.5

El número de hormigas de la especie *Messor* desciende en relación con el descenso del número de frutos presentes en la parcela, sin embargo el número de hormigas *Camponotus* es casi constante (Figuras: 5.21 y 5.22).

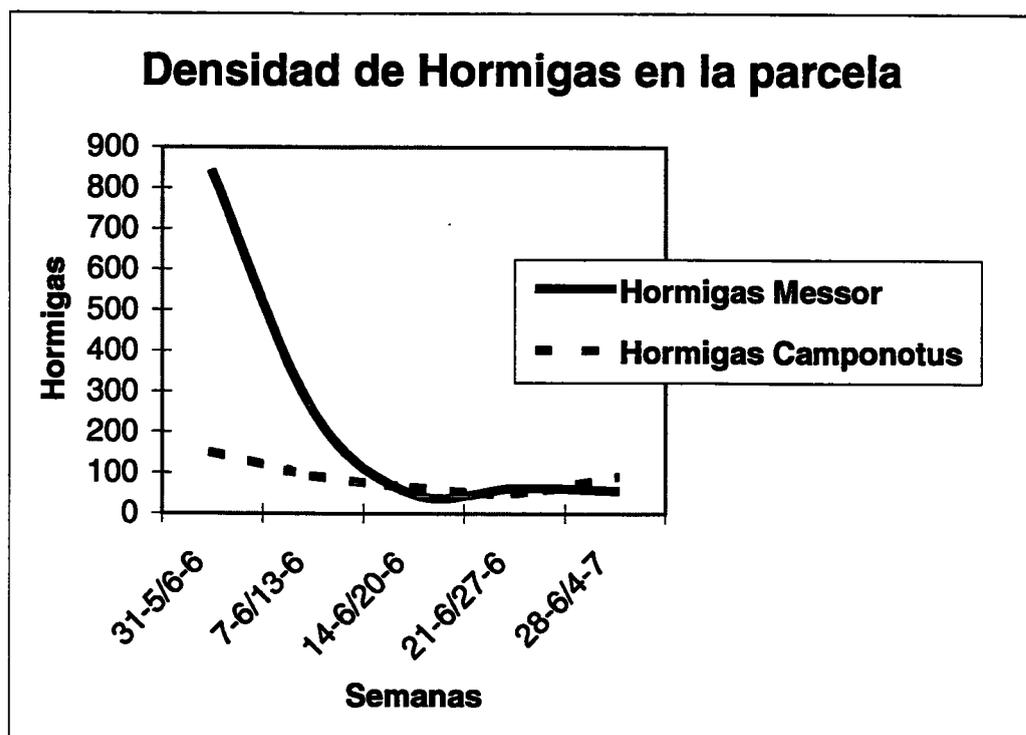


Figura 5.22

C. Presencia de hormigueros en la zona.

Los hormigueros de *Messor barbarus* encontrados fueron 6 (Figura 5.23), situados en:

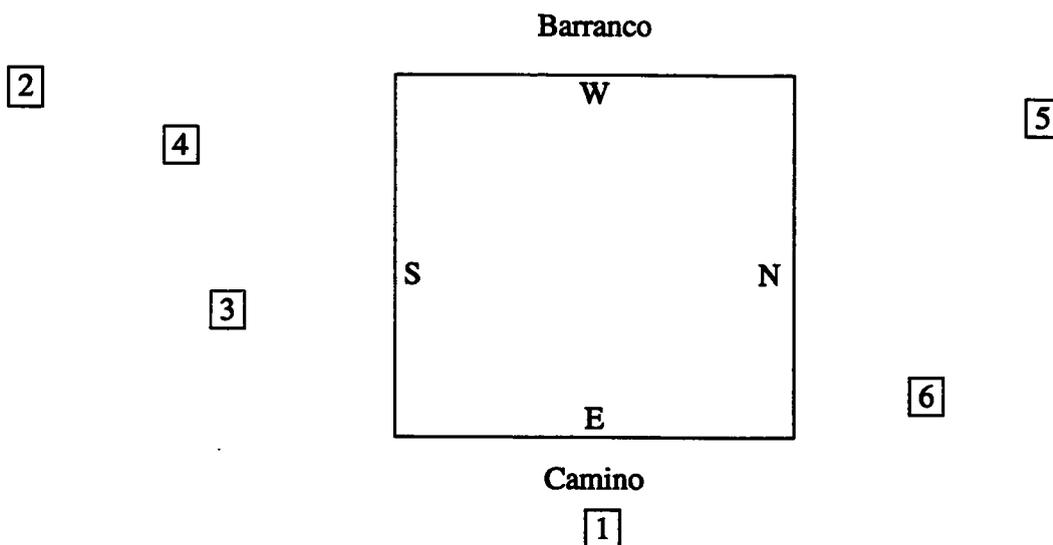


Figura 5.23

La densidad de hormigueros en la zona de estudio es de 6/400 m² lo que correspondería aproximadamente a 0,01 hormigueros/m². En comparación con otros estudios cuyos resultados corresponden a 0,03 hormigueros/m² (Acosta et al. 1992) nos indican que el impacto de la hormiga *Messor barbarus* en la zona es relativamente significativo.

5.2.4.- Discusión

Las semillas de *Ulex parviflorus*, son expulsadas de manera violenta de sus frutos (dehiscencia explosiva) que caen al suelo por acción de la gravedad. Si solamente existiera ésta dispersión, deberían de localizarse cerca de la planta parental todas las semillas, pero esto no ocurre planteándose la posibilidad de una dispersión secundaria (Beattie & Culver, 1981). Las hormigas se encargan de llevar estas semillas de la superficie del suelo y redistribuirlas (Sernander, 1906; Bresinsky, 1963; Beattie & Lyons, 1975; Handel, 1978; Handel et al., 1981; Westoby et al., 1982). Las semillas que presentan un apéndice externo, denominado arilo o eleosoma (Sernander, 1906) poseen una mejor dispersión por las hormigas, actuando como un agente adicional de dispersión (Bennett & Krebs, 1987; Beattie, 1985; Brew, O'Dowd & Rae, 1989; Ohkawara & Higashi, 1994; Beattie & Culver, 1982).

Se establece una doble dispersión que puede mantener la población, teniendo un doble banco de semillas. Unas semillas que han sido transportadas a los hormigueros y manipuladas por las hormigas germinan mejor, indicando un efecto del arilo, es decir, una mayor preferencia por las semillas con arilo. Esto puede sugerir que el arilo puede ser un vehículo para que las semillas alcancen un lugar conveniente para la geminación (Culver & Beattie, 1980) y otro grupo de semillas, que no es cogido por las hormigas se incorpora a un banco de semillas adyacente y que puede persistir en el suelo (Bülow-Olsen, 1984, Baeza, 2001), debido a que las semillas en el suelo pierden gradualmente interés para las hormigas debido al deterioro del arilo (Anderson, 1983). Estos bancos de semillas persistentes en el suelo, en estado de dormición o letargo (Moreno et al. 1992) crean un mecanismo de dispersión de semillas en el tiempo (Venable & Brown, 1988).

El estudio realizado sobre el período de fructificación de esta especie, refleja que el periodo de dispersión primaria, coincide con un aumento de temperatura y una bajada de humedad relativa y que se relaciona con la explosión de las legumbres. Esto plantea la relación existente entre la dispersión primaria de esta especie y la redispersión por la acción de las colonias de *Messor barbarus*. El rango de temperatura para la actividad de las colonias de *Messor barbarus* es de 33 °C (desde 3 a 36 °C) (López, Serrano & Acosta, 1992). La estrategia de búsqueda de alimento de esta especie, es claramente sensible a la densidad del recurso (López, Acosta & Serrano, 1993). Esto junto con la elevada tasa de renovación de semillas obtenida en los experimentos de predación (> 60 %) permite corroborar que la época de mayor disponibilidad de semillas de *Ulex*, debido a su dispersión natural, coincide con el periodo de mayor actividad recolectora de las hormigas

Los resultados muestran que las hormigas buscan las semillas, pero no siguen un patrón de distancias y orientación con respecto a la dispersión primaria de las semillas de *Ulex* en el suelo. Esto quiere decir que las semillas de *Ulex* no son un recurso

especialmente buscado por *Messor* en comparación con otros recursos y que por tanto su búsqueda sólo está condicionada por otras fuentes de alimentación, por la dirección del hormiguero, condiciones geográficas, etc. Los "trunk-trails" (sistema de redes) de las hormigas granívoras entre ellas, la *Messor barbarus* (L.), han sido considerados como dispositivos para evitar la competencia entre colonias vecinas, las cuales dan pie a una distribución irregular del territorio de búsqueda de alimento, alrededor del hormiguero. (Acosta, López & Serrano, 1995). Existe un principio de actuación óptimo que minimiza los costes de búsqueda de alimento en términos de riesgo de lucha o dificultades impuestas por la movilidad de las hormigas obreras. Los resultados coinciden con la ventaja de los cortos caminos de regreso al hormiguero (Acosta, López & Serrano, 1993). Por otro lado, la cubierta vegetal y su estructura afectan a la actividad de las hormigas (Rosengren & Pamilo, 1978; Whitford, 1978; Fernández & Rodríguez, 1982; Lorber, 1982).

Las hormigas recolectan una parte de las semillas presentes en el suelo y las trasladan a los hormigueros. El arilo lo utilizan de alimento y para poder agarrar las semillas y el germen lo abandonan sin sufrir alteraciones significativas. (Bennett & Krebs, 1987). Los arilos de las plantas boscosas pueden secarse bastante rápido cuando se abre el fruto. La semilla con el arilo seco, tiene menor atracción para las hormigas y a menudo ya no son dispersadas por estas. Así, el rápido cambio de las semillas por las hormigas, inmediatamente después de abrirse y/o estallar el fruto puede prevenir ambos procesos: el secado del arilo y la predación de la semilla. (Gorb & Gorb, 1999). Las semillas de *Ulex parviflorus* recolectadas por las hormigas se encuentran presentes en los hormigueros, tanto el almacén como en los basureros y nuestros resultados muestran que en el primer caso (almacén) están sin procesar, es decir, mantienen el arilo, y por tanto se podrán considerar como reservas. Mientras que las semillas presentes en el basurero muestran una dominancia muy importante y estadísticamente significativa a presentarse sin arilo. Las pruebas de germinación muestran que las semillas sin arilo germinan mejor. Por tanto, las hormigas *Messor* facilitan dicha germinación. En el caso de los almacenes solo cuando fueran procesadas y transferidas al basurero, o en su defecto por ser desenterradas accidentalmente, podrán quedar listas para su germinación. No conocemos si de estos basureros se producirá un reclutamiento de nuevos individuos de *Ulex*, pero los pocos trabajos que existen al respecto muestran que en general no se detecta la influencia de estos, en las comunidades vegetales estudiadas (Acosta, López & Serrano, 1992).

La importancia que tienen las hormigas para esta especie es que hacen que sus semillas después de una dispersión primaria sean sometidas a otro proceso de dispersión secundaria. Esta dispersión secundaria fue apuntada por Moreno et al, 1992 en su trabajo sobre la dispersión primaria de las semillas de *Cytisus multiflorus*, al comprobar la existencia de la dispersión por dehiscencia explosiva; en la cual solamente el 35% de las semillas caían bajo la planta, haciéndolo el resto en sus alrededores; alguna alcanzando distancias superiores a los 3 metros. También apunta que las semillas podían ser predadas como es el caso de esta especie, entre el 8,4 y el 25 %. La dispersión a corta distancia incrementa la probabilidad de supervivencia de las semillas (Howe & Smallwood, 1982). Algunos autores interpretan este tipo de dispersión de semillas como un escape de la predación al igual que el transporte de las semillas por las hormigas almacenándolas posteriormente en los hormigueros. Si bien la dispersión de las hormigas granívoras como es el caso de *Messor barbarus* corresponde solamente al 0,1 % del total. (Detrain & Tasse,

2000). Por tanto *Messor* facilita una dispersión secundaria a *Ulex*, al igual que una mejor germinación al comerse el arilo, pero no son un recurso especial para estas y su elección esta condicionada por la densidad del recurso respecto a otras fuentes de alimentación.

Las semillas de *Ulex* sufren dos procesos de dispersión una primaria y otra secundaria, por las hormigas. La posición de los hormigueros y su densidad podría condicionar la aparición de nuevas plantas de *Ulex*.

5.3.- BIBLIOGRAFÍA

Abad, N., Caturla, R.N., Baeza, J., et al. (1996). *Regeneración de los montes quemados. La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana*. Editado por Vallejo, V.R. CEAM, Generalitat Valenciana, p. 51-148

Acosta, F. J., López, F. & Serrano, J. M. (1992). *The dynamics of therophytic community in relation to self-regulation herbivores and environmental variation*. *Vegetatio*, 98: 59-71

Acosta, F. J., López, F. & Serrano, J. M. (1993). *Branching angles of ant trunk trails as an optimization cue*. *J. Theor. Biol.* 160: 297-310

Acosta, F. J., López, F. & Serrano, J. M. (1995). *Dispersed versus central-place foraging: intra and intercolonial competition in the strategy of trunk trail arrangement of a harvester ant*. *The American Naturalist*, 145 (3): 389-411

Andersen, A. N. (1988). *Dispersal distance as a benefit of myrmecochory*. *Oecologia*, 75: 507-511

Anderson, P. D. (1983). *The dynamics and longevity of Viola fimbriatula seeds in the soil*. Ph. D. Thesis. Harvard University, Cambridge. Mass. 171 p.

Andersson, S. (1988). *Size-Dependent pollination efficiency in Anchusa officinalis (Boraginaceae). Causes and consequences*. *Oecologia (Berl.)*, 76: 125-130

Baeza, M.J. (2001). *Aspectos ecológicos y técnicas de control del combustible (roza y quema controlada) en matorrales con alto riesgo de incendio dominados por Ulex parviflorus (Pourr.)*. Tesis doctoral. Universidad de Alicante.

Beattie, A. J. (1985). *The evolutionary ecology of ant-plant mutualism*. Cambridge University Press, New York. x + 182 pp

Beattie, A. J., Breedlove, D. E. & Ehrlich, P. R. (1973). *The ecology of the pollinators and predators of Frasera spinosa*. *Ecology*, 54: 81-91

Beattie, A. J. & Culver, D. C. (1981). *The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia, USA*. *Forest. Ecology*, 62:107-115

- Beattie, A. J. & Culver, D. C. (1982). *Inhumation: how ants and other invertebrates help seeds*. *Nature*, 297: 627
- Beattie, A. J. & Lyons, N. (1975). *Seed dispersal in Viola (Violaceae) Adaptations and strategies*. *Am. J. Bot.* 62: 714-722
- Bennett, A. & Krebs, J. (1987). *Seed dispersal by ants*. *Tree*, 2 (10): 291-292
- Berg, R. Y. (1975). *Mirmecochorus plants in Australia and their dispersal by ants*. *Australian journal of Botany*, 23 (3): 475-508
- Bernard, F. (1968). *Les Fourmis (Hymenoptera: Formicidae) d'Europe Occidentale et Septentrionale*. Paris. Masson
- Bresinsky, A. (1963). *Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen*. *Bibliotheca Bot.* 126: 1-54
- Brew, C. R., O'Dowd, D. J. & Rae, I. D. (1989). *Seed dispersal bay ants behaviour-releasing compounds in elaiosomes*. *Oecologia*, 80: 490-497
- Buckley, R. C. (1982). *Ant-plant interactions: a world review*. In: R. C. Buckley, ed., *Ant-interactions in Australia*, pp. 111-141. Dr. W. Junk. The Hague
- Bülow-Olsen, A. (1984). *Diplochory in Viola: A possible relation between seed dispersal and soil seed bank*. *The American Midland Naturalist*, 112(2): 251-260
- Castañeda-Vildozola, A., Equihua-Martínez, A., Valdez, J. Barrientos-Priego, A. F., Ish-Am, G. & Gazit, S. (1999). *Identification and efficiency of pollinator insects of avocado in the states of Mexico and Michoacan*. Colegio de Postgraduados. Instituto de fitosanidad de México.
- Culver, D.C. & Beattie, A. J. (1978). *Myrmecochory in Viola: dynamics of seed- ant interactions in some West Virginia species*. *Journal of Ecology*, 66(1): 53-72
- Culver, D.C. & Beattie, A. J. (1980). *The fate of Viola seeds dispersed by ants*. *Am. J. Bot.* 67: 710-714
- Dafni, A. (1992). *Pollination ecology. A practical approach*. Oxford University Press Inc. New York. 165-225
- Detrain, Cl. & Tasse, O. (2000). *Seed drops and caches by the harvester ant Messor barbarus: do they contribute to seed dispersal Mediterranean grassland*. *Naturwissenschaften*, 87: 373-376
- Fernández, J. & Rodríguez, A. (1982). *Les peuplements de fourmis dans la Sierra Morena centrale (Espagne) rapports avec l'exposition et la végétation*. *Ins. Soc.* 29 (2): 359-368

- Gentry, A. H. (1974). *Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae*. *Biotropica*, 6(1): 64-68
- Gorb, S. N. & Gorb, E. V. (1999). *Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (Formica polycтена Foerts.): Implications for distance dispersal*. *Acta Oecologica*, 20 (5): 509-518
- Handel, S. N. (1978). *New ant-dispersed species in the genera Carex, Luzula and Claytonia*. *Am. J. Bot.* 56: 2925-2927
- Handel, S. N. & Beattie, A. J. (1990). *Seed dispersal by ants*. *Sci. Am.* 8: 58-64
- Handel, S. N., Fish, S.B. & Schadz, G. E. (1981). *Ants disperse a majority of herbs in a mesic forest community in New York State*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 108: 430-487
- Heinrich, B. (1976). *The foraging specializations of individual bumblebees*. *Ecological Monographs*, 46: 105-128
- Herrera, J. (1985). *Biología reproductiva del matorral de Doñana*. Tesis doctoral. Universidad de Granada.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990). *The ants*, pp. 549-551. Springer-Verlag.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. (1982). *Ecology of seed dispersal*. *An. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228
- Jolly, G.M. (1965). *Explicit estimates from capture-recapture data with both dead and immigration-stochastic model*. *Biometrika*, 52: 225-247
- Levieux, J. (1969). *L'échantillonnage des peuplements de fourmis terricoles, en Problèmes d'écologie*. IX Ed. Masson et Cie. Paris. Pags: 283-300
- López, F., Acosta, F. J. & Serrano, J. M. (1993). *Responses of the trunk routes of a harvest ant to plant density*. *Oecologia*, 93: 109-113
- López, F., Serrano, J. M. & Acosta, F. J. (1992). *Temperature-vegetation structure interaction: the effect on the activity of the ant Messor barbarus (L.)*. *Vegetatio*, 99-100: 119-128
- Lorber, B. E. (1982). *Exemple de l'importance de l'humidité, la nature du sol et la végétation dans la distribution des fourmis du groupe Formica rufa (Hym. Formicidae)*. *Ins. Soc.* 29 (2): 195-208
- Moreno, G., Gómez, J.M. & Fernández, B. (1992). *Primary dispersal of Cytisus multiflorus seeds*. *Pirineos*, 140: 75-88

- O'Dowd, D. J. & Hay, M.E. (1980). Mutualism between harvest ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology*, 61 (3): 531-540
- Ohkawara, K. & Higashi, S. (1994). *Relative importance of ballistic and ant dispersal in two diplochorous Viola species (Violaceae)*. *Oecologia*, 100: 135-140
- Pleasants, J.M. (1980). *Competition for bumblebee pollinators in rocky mountain plant communities*. *Ecology*, 61(6): 1446-1459
- Reader, R.J. (1975). *Competitive relationships of bog ericads for major insect pollinators*. *Canadian Journal of Botany*, 53: 1300-1305
- Richards, K. W. (1986). *Pollination requirements of Cicer milkvetch, Astragalus cicer L. J. Ranger Manage*, 39 (5): 457-459
- Richards, K. W. (1987). *Diversity, density, efficiency, and effectiveness of pollinators of Cicer milkvetch, Astragalus cicer L.* *Can J. Zool.*, 65: 2168-2176
- Rosengren, R. & Pamilo, P. (1978). *Effect of winter timber felling on behaviour of foraging wood ants (Formica rufa group) in early spring*. *Memorabilia Zool.* 29: 143-155
- Salamanca, G.G. (1995). *Estudio de las características morfológicas y genéticas de Apis mellifera (L). Análisis físico-químico, bacteriológico y de mercado de mieles y subproductos de la colmena en los departamentos de Boyocá y Tolima*. Tesis doctoral. Dpto. de Química. Facultad de Ciencias Universidad de Tolima (Colombia).
- Sernander, R. (1906). *Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren*. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 41 (7): 1-410
- Sherman, P. W. & Alcock, J. (2001). *Exploring animal behavior: Reading from American Scientist*. Third Edition. Paul W. Sherman and John Alcock editors. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. pp 294-301
- Stiles, F. G. (1977) *Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest*. *Science*, 198: 1177-1178
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. & Schimper, A.F.W. (1990). *Tratado de Botánica*. pp. 812-821. Ediciones Omega
- Tinaut, A., Ruano, F., Hidalgo, J. & Ballesta, M. (1994). *Mirmecocenosis del sistema de dunas del paraje natural Punta Entinas-El Sabinar (Almería) (Hymenoptera, Formicidae). Aspectos taxonómicos, funcionales y biogeográficos*. *Graellsia*, 50: 71-84
- Venable, D. L. & Brow, J.S. (1988). *The selective interactions of dispersal dormancy and seed size as adaptation for reducing risk in variable environments*. *The Am. Naturalist*, 131 (3): 360-384

Westoby, M., Rice, B., Shelley, J.M., Haig, D. & Kohen, J.L. (1982). *Plants use of ants for dispersal at west head, new south Wales*. In. R. C. Buckley ed. *Ant-Plant interactions in Australia* pp.: 75-87. Dr. W. Junk. The Hague.

Whitford, W. G. (1978). *Structure and seasonal activity of Chihuahuan desert ant communities*. *Ins. Soc.* 25 (1): 79-88

Wratten, S.D. & Fry, G.L.A. (1982). *Prácticas de campo y laboratorio en Ecología*. pp 37-43. Editorial academia.

Zimmerman, M. (1979). *An analysis of the reproductive strategies of Polemonium in Colorado*. Dissertation. Washington University, St. Louis. Missouri. USA.

Zimmerman^a, M. (1980). *Reproduction in Polemoniun: competition for pollinators*. *Ecology*, 61(3): 497-501

Zimmerman^b, M. (1980). *Reproduction in Polemoniun: pre-dispersal seed predation*. *Ecology*, 61(3): 502-506

MODELIZACIÓN MATEMÁTICA

CAPÍTULO I: TEORÍA DEL ECOSISTEMA

1.1.- INTRODUCCIÓN

Una definición usual de ecosistema es la de *comunidad de organismos y su medio ambiente físico interactuando como una unidad ecológica*. Es normal y conveniente distinguir dos conceptos de ecosistema que reflejen los dos extremos conceptuales contenidos en la definición anterior:

- 1) Ecosistema como entidad física: sistema dinámico consistente en una entidad biológica, típicamente una biota o comunidad regional junto con su medio.
- 2) Ecosistema como un *paradigma para la ciencia*: unidad entidad-medio ambiente.

Comprender un ecosistema como una entidad física compleja o como un paradigma para la ciencia, requiere medios formales (metodológicos) que representen las relaciones existentes entre la entidad y su medio. El ecosistema como paradigma científico (modelo base) puede estructurarse mediante los modelos de red. El problema central es la especificación de la estructura del medio ambiente, una vez se tiene la noción clave de la unidad sistema-medio. La noción total de medio ambiente se convierte entonces en relativa: el mundo parece de forma diferente a los diferentes miembros que lo componen de acuerdo a su única posición dentro de la red interactiva de caminos (rutas, caminos y bucles) causales.

Se considera el medio ambiente como un derivado del concepto fisiológico de entorno, en el sentido de que el medio contiene los recursos que movilizan los organismos y las condiciones de vida bajo las cuales pueden ocurrir dichas movilizaciones. El recurso, actúa en un tiempo determinado y es un valor limitante (*ley del mínimo*), lo mismo que existe un factor, tal como la temperatura, en el extremo máximo (*ley de la tolerancia*). Por lo tanto, cualquier organismo es concebido como un ente que se desarrolla en un *espacio de vida* fisiológico limitado por los elementos conservativos (*recursos*) y no conservativos (*factores*) de su medio.

La naturaleza y la composición de este espacio de vida, varían de acuerdo con el carácter de un sistema más amplio del cual el organismo se toma como una parte. La visión poblacional del medio, viene acompañada de los aspectos intraespecíficos reproductivos, genéticos, demográficos y sociales de dicho organismo. Un aspecto comunitario se refiere a las asociaciones bióticas interespecíficas. Sin embargo, la visión ecológica tomará en consideración todos los aspectos de las interacciones bióticas y no bióticas. Por lo tanto, la idea ecológica estricta del medio está basada en la existencia de organismos individuales, extendida frecuentemente al concepto de grupos (*nuestro medio*), o bien algo que se sugiere absolutamente (*el medio*).

Para comprender la concepción actual y popular de medio ambiente, miramos lo que dicen dos diccionarios de dos lenguas diferentes:

El Diccionario de la Real Academia Española define medio ambiente y medio como:

“Conjunto de condiciones que influyen en el desarrollo y actividad de los organismos. Conjunto de circunstancias materiales o espirituales que rodean a alguien o en que se desenvuelve una acción”.

El Merriam-Webster Dictionary define medio ambiente (Environment) como:

“The surrounding conditions, influences or forces that influence or modify; the whole complex or climatic, edaphic and biotic factors that act upon an organism or an ecological community and ultimately determine its form and survival; the aggregate of social and cultural conditions that influence the life of an individual or community”.

Al comparar estas dos definiciones, observamos que los rasgos más significantes del medio ambiente en el concepto ordinario de su utilización, son que un ente definido (sujeto o grupo) está **inmerso en o rodeado por** algo, e influenciado por ese algo a través de relaciones causales. Es precisamente dicha causalidad la base que sirve para el desarrollo de una Teoría Matemática y Epistemológica del Medio Ambiente, en términos de la Teoría General de Sistemas, y constituye el principal objetivo de este trabajo.

El Medio Ambiente como concepto no ha sido tratado de una manera muy exhaustiva en la literatura científica y solamente en algunos pocos trabajos se han dado conceptos interesantes sobre él. Hagamos un pequeño repaso a las principales ideas que sobre este concepto se ha vertido a lo largo de varias décadas del siglo XX.

1) La concepción de Von Eexküll (1926)

El autor presenta una teoría del medio ambiente como un organismo envuelto, en término de los siguientes conceptos:

- a) **Mundo-como-sentido:** *“Every animal is a subject, which, in virtue of the structure peculiar to it, selects stimuli from the general influences of the outer world, and to these it responds in a certain way”.*
- b) **Mundo-de-acción:** *“These responses, in their turn, consist of certain effects on the outer world, and these again influence the stimuli”.*
- c) **Función-círculo:** *“In this way there arises a self-contained periodic cycle, which we may call the function-circle of the animal ... The function-circles... connect up ... in the most various ways, and together form the function-world of living organisms, within which plants are included. For each individual animal, however, its function-circles constitute a world by themselves, within which it leads its existence in complete isolation”.*
- d) **Mundo profundo:** *“The sum of the stimuli affecting an animal forms a world in itself. The stimuli, considered in connection with the function circle as a whole, form certain indications which enable the animal to guide its movements ... The animal itself, by the very fact of exercising such direction, creates a world for itself, which I shall call the inner world”.*

e) **Mundo envolvente:** "*World-of-action and world-as-sensed together make a comprehensive whole, which I call the surrounding world*".

2) La concepción de Weaver & Clements

Weaver & Clements (1929) definen el concepto de *hábitat* como cada parte del medio ambiente que ejerce específicamente influencias directas o indirectas sobre la existencia de cualquier organismo.

3) La concepción de Haskell

Haskell (1949) desarrolla una teoría del medioambiente la cual enfoca aquellos sucesos existentes en el universo los cuales pueden influir eventualmente en cualquier organismo durante el periodo de su vida. Dicha influencia viene limitada por la velocidad de propagación de la causalidad, la cual no puede superar, por supuesto, la velocidad de la luz. Por lo tanto, existirá un *cono de luz* correspondiente a cada instante de la vida del organismo, que limita la extensión espacio-temporal de las posibles causas. Como Haskell dice

"The cones represent ... a steadily shrinking region ... within which the fastest moving process -light, traveling at about 300,000 km a second- can start, at any point-instant ... during the organism's existence, and effect (sic) it before its end. ... This region is equal to a geometric hyperbody, defined below as "habitat", and, constitutes part of "environment".

4) La concepción de Mason & Langenheim

Mason & Langenheim (1957) definen los siguientes conceptos:

- a) El *fenómeno medioambiental*, definido como aquello que tiene o que debe tener una relación operacional con cualquier organismo.
- b) La *relación medioambiental* de un organismo es la suma de las relaciones empíricas entre los fenómenos medioambientales y un organismo individual.
- c) El *medio ambiente operacional* de un organismo consiste en aquellos fenómenos medioambientales instantáneos que en momento actual, entran en una relación con un organismo. Las formas espaciales y temporales del medio ambiente operacional vienen determinadas por el propio organismo. El tramo de vida del organismo corresponde al tiempo de existencia de su medio ambiente operacional.
- d) El *medio ambiente potencial* consiste en el conjunto de fenómenos medio ambientales que pueden entrar en una relación medioambiental en algún punto en la ontogenia de un organismo.

- e) El *no-medio ambiente* consiste en aquellos fenómenos (indirectos, históricos, etc.) que nunca entraron en una relación medioambiental directa con el organismo.

Como dicen los autores:

"The environment of any organism is the class... of those phenomena that enter a reaction system of the organism or otherwise directly impinge upon it to affect its mode of life at any time throughout its life cycle as ordered by the demands of the ontogeny of the organism or as ordered by any other condition, that alters its environmental condition..."

Solamente se tienen en cuenta factores directos como parte del medio ambiente.

"Indirect and historical factors both function to condition a phenomenon ... to which an organism then reacts. Important as this is to the ecosystem the only [organism] reaction... is to an already conditioned phenomenon. The state of the phenomenon prior to its conditioning its outside the scope of operational ... and ... potential environment ... this may seem to rest upon trivial distinctions, but we are convinced that this is the precise boundary between clarity and confusion in the problems of the environment"

Por lo tanto, se han excluido las cadenas y las redes de las causalidades históricas, las cuales condicionan los factores directos.

"... We must reject the implication that ... [causal] chains constitute a unitary event playing a significant role in the environmental relation even though the steps are very important to the ecosystem ... There is also a philosophical reason for removing indirect factors from the concept of environment. To introduce indirect factors into causal relations within the environment is to introduce an infinite regress into the system of explanation. Every cause has in turn itself a cause, which becomes an indirect cause of the most recent effect. ... The regress is toward the limbo of ultimate cause along an infinitely reticulating path; for this we have neither finite description nor finite explanation. ... To include such relations in environment is to confuse environment with its history"

Patten (1978) hace la siguiente crítica acertada a esta teoría:

"The whole thrust of a system understanding of nature is to reconstruct the main patterns of causation in models. Within the confines of a finite model forming a whole from interconnected parts, an expanded concept of environment of the parts is possible, which includes both direct and indirect factors. The intrasystem causal network is never unknown infinite regress, but is explicit to the model boundary which constitutes the limit of finite description and explanation which were lacking in Mason and Langenheim's time. While the conditioning of direct causes by indirect effects may be temporally antecedent, ecosystems and their models are persistent or recurrent organizations so that historical patterns of causation are relevant, with perhaps small corrections for evolution, to present and future patterns as well"

El concepto medioambiental de Haskell incluye además de las causas directas de Mason y Langenheim, las causas indirectas, cuyas influencias eventuales pueden ser propagadas al sujeto, durante su intervalo de existencia.

Vistas estas diferentes concepciones del Medio Ambiente, la autora de este proyecto, siguiendo la escuela de la Ecología Sistémica, cuyo fundador es el profesor B. C. Patten del Instituto de Ecología de la University of Georgia, puede afirmar que **los modelos de los sistemas estructurales complejos tales como los ecológicos, que representan complejas urdimbres intrasistémicas de causas directas e indirectas, hacen que sea posible implementarlos como un concepto extendido del Medio Ambiente.**

1.2.- DEFINICIÓN DE ECOSISTEMA

Usó-Domènech et al. (2002) han definido los procesos de estímulo respuesta, transiciones de estado y transiciones internas de estado como:

$$\rho : Z[t_0, t]XS[t_0, t] \rightarrow Y[t_0, t]$$

$$\phi : Z[t_0, t]XS[t_0, t] \rightarrow S[t_0, t]$$

$$\varphi : S[t_0, t]XS[t_0, t] \rightarrow S[t_0, t]$$

Dichas ecuaciones son suficientes para modelizar los holones que representan sistemas físicos, pero no lo son para la modelación de sistemas biológicos. Estos últimos tienen la capacidad de responder a las abstracciones en lugar de los estímulos medioambientales no modificados, dependiendo de la codificación de la información en alguno de los niveles que van del químico al lenguaje, formando por lo tanto, la base que distingue al ser vivo del que no lo es. El papel de la abstracción en la determinación de las relaciones estímulo-respuesta puede ser incorporado explícitamente al introducir una función de modelización que especifica los seres vivos (Patten & Auble, 1980).

El Holón (Patten, 1978) ha producido en efecto una función estímulo-respuesta al reinterpretar las señales procedentes de su medioambiente. Es decir, el Holón ha construido un modelo Z del estímulo efectivo permitido a partir del estímulo físico actual Z* basado en su estado en el tiempo t:

$$\omega : Z[t_0, t]XS[t_0, t] \rightarrow Z^*[t_0, t]$$

Como dice Patten (1980) esta función o *función de modelización* representa un atributo único y universal de los sistemas vivos concretamente, la capacidad de abstraer la realidad y responde a la abstracción mejor que a la realidad absoluta. En el ser humano dicha abstracción es conocida como *conocimiento*.

Basada en la presencia o ausencia de la capacidad de modelización, pueden reconocerse dos clases de sistemas:

- a) *Sistemas no vivos, abióticos* u *objetos* $H(\rho, \phi, \mu)$ siendo $Z = Z^*$. Los estímulos efectivos son aquellos que libera el sistema ontológico.

b) *Sistemas vivos, bióticos o sujetos* $H(\rho, \phi, \mu, \omega)$ o *taxones que pueden o no corresponder a las categorías biosistemáticas del mismo nombre.*

Sean $H_i(\rho_i, \phi_i, \mu_i), i = 1, \dots, p$, los componentes abióticos o bióticos muertos de un ecosistema y $H_i(\rho_i, \phi_i, \mu_i, \omega_i), i = 1, \dots, q$, los componentes bióticos. Entonces definiremos

Definición 1.1: *Definimos biotopo como el conjunto de subsistemas no vivos.*

$$(H_i(\rho_i, \phi_i, \mu_i), i = 1, \dots, p).$$

Definición 1.2: *Definimos comunidad como el conjunto de taxones*

$$\{H_i(\rho_i, \phi_i, \mu_i, \omega_i), i = 1, \dots, q\}$$

Definición 1.3: *Un ecosistema (definición restringida) es el conjunto de todos los componentes vivos y no vivos tal que:*

$$\{H_i(\rho_i, \phi_i, \mu_i), H_j(\rho_j, \phi_j, \mu_j, \omega_j) : i = 1, \dots, p; j = 1, \dots, q; i + j = n\}$$

1.3.- PROPIEDADES REMARCABLES DE LOS ECOSISTEMAS

Según Patten (1980), con este telón de fondo, el concepto de hiperespacio de Hutchinson (1957) para el nicho ecológico puede describirse en términos de un sistema abstracto. Para Patten (2001), un ecosistema es un sistema general el cual tiene las siguientes veinte propiedades remarcables:

1) **Los ecosistemas son redes de agentes que interactúan (objetos y sujetos).**

La realidad es un continuo espacio-temporal que va desde el pasado hacia el futuro. Cada ecosistema en realidad es una red de agentes materiales vivos y no vivos cuyas actividades vienen determinadas por las relaciones parte-parte, parte-totalidad y totalidad-totalidad. Estas interacciones complican en el mismo nivel la transferencia y la transformación de la materia, la energía y la información.

La energía se conserva en virtud del primer principio de la termodinámica. La materia se conserva por la ley de conservación de la masa. La información es no conservativa, pero siempre tiene una base física en materia o energía.

Cada agente es un ensamblaje de partículas elementales (quarks y leptones) y fuerzas de enlace. Las partículas han existido desde el momento del Bing-Bang y tendrán su fin en el momento del Bing Crunch. Las partículas y las fuerzas están continuamente siendo reconfiguradas en formas nuevas a medida de que el universo evoluciona.

Cada agente es asimismo una entidad *no aislada* (a la energía) o *abierto* (a la materia) arrastrada por el flujo del continuo universal y que cambia y evoluciona en el espacio-tiempo por medio una aplicación de los *estímulos* (aférentes o determinantes externos) y los *estados* (determinantes internos) sobre los estados subsiguientes y las

respuestas (comportamiento eferente). Existen dos clases de determinaciones permitidas, resultantes de las interacciones entre los agentes: una *determinación causal*, la cual tiene lugar en la realidad física y una *determinación inferencial*, que ocurre en la realidad fenomenológica. Las dos determinaciones se mezclan en la causalidad compleja. Las interacciones causales son también de dos clases: *transacciones*, que implican cambios directos de materia o energía entre los agentes, y *relaciones*, que son consecuencias indirectas de las transacciones. Las interacciones inferenciales son relacionales, pero tienen siempre una base transaccional. Las transacciones son interacciones conservativas, mientras que las relaciones son informacionales y por lo tanto no conservativas (Figura 1.1).

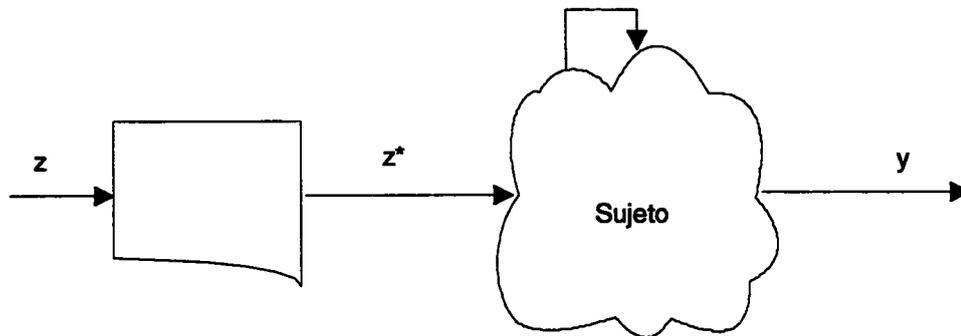


Figura 1.1

Las colecciones de agentes interactuantes comprenden *redes* (networks), las cuales pueden ser explícitas y físicas, pero más corrientemente son implícitas y afísicas (inmanentes, epistemológicas, etc.) surgiendo *de facto* a partir de las interacciones causales o inferenciales existentes entre los agentes. La delimitación de las redes en el espacio, en el tiempo o en ambos produce subredes o *sistemas*. Los límites o fronteras de los sistemas pueden ser bien reales, bien inmanentes. Las determinaciones causales o inferenciales entre los agentes o grupos de agentes en el interior de una red con límites pueden ser *directas* (local, próxima, etc.) o *indirectas* (global, holística, etc.), o bien una combinación de ambas. Cada agente es asimismo un sistema, una red limitada de otros agentes en escalas más bajas interactuando dentro de los confines de un sistema delimitado. Podemos decir que *los ecosistemas son redes de agentes que interactúan*.

2) Los ecosistemas están organizados jerárquicamente.

La realidad, que incluye los ecosistemas está jerárquicamente organizada. La organización jerárquica procede del entramado de energía existente entre las cuatro fuerzas fundamentales y de las dos tendencias opuestas de la materia a ser espontáneamente degradada y espontáneamente organizada (Muller, 1992).

Los agentes, debido a la segunda ley de la Termodinámica, son *sistemas disipativos* (productores de entropía) cuya degradación orienta la realidad hacia una singularidad, atractor final de desorden aleatorio. Este hecho es conocido como un estado de equilibrio total o de muerte térmica.

Los agentes son también *sistemas auto-organizativos* (productores de orden) cuya configuración no aleatoria representa una partida desde el equilibrio, que hacen crecer la concentración y los gradientes de fuerza entre los agentes y producen estados de desequilibrio termodinámico conocidos como exergéticos, neguentrópicos, antientrópicos, etc. Estos estados ordenados pueden mantenerse por medio de trabajo, lo que implica estímulos de energía y gasto y producción de entropía y respuestas. Estas dos tendencias, orden o autoorganización y desorden o disipación. Son diametralmente opuestas.

Las fuentes de desvío del equilibrio incluyen la expansión del universo, la atracción gravitatoria y otras fuerzas atractivas y repulsivas entre los agentes de origen físico, químico y biológico. Dichas fuerzas son las causantes que la materia y la energía se agreguen y se dispersen de tal manera, que la realidad se convierte en una secuencia gradual de estados ordenados lejanos al equilibrio.

Los agentes y sus interacciones tienden a agregarse y a encerrarse en regiones discretas o escalas del espacio-tiempo. Este hecho produce la *organización escalo-jerárquica* dentro de cuyas partes vienen incorporadas a la totalidad, como si fuesen bloques de construcción, y dichas interacciones se concentran dentro de dichos bloques mejor que entre ellos. Las escalas-jerarquías de la realidad son bidireccionales. Desde cada posición, se extienden de forma reductiva abajo y al interior, hacia los niveles más bajos de la organización y expansivamente arriba y afuera, hacia los niveles más altos de la organización. Cada agente es un *sistema jerárquico* en el sentido de que su salto abajo-afuera circunscribe un conjunto de subagentes interiores (partes componentes y en el último caso, las partículas elementales) y sus interacciones (en el último caso las cuatro fuerzas), mientras que su salto abajo-adentro excluye un conjunto correspondiente de superagentes y fuerzas, tales como el sistema solar, las galaxias, etc.

Las energías de enlace asociadas con las transacciones entre agentes son inversas a la escala. A más fuertes transacciones corresponden más cortas escalas de tiempo, más pequeñas escalas de tiempo, más espacios grandes y más grandes frecuencias de comportamiento (Simon, 1973). Por lo tanto, *los ecosistemas son sistemas jerárquicamente organizados*.

3) Los ecosistemas son colecciones de medios ambientes.

Cada agente en un sistema es el *locus* o *centroide* de *dos medios ambientes* producidos por sus interacciones externas con otros agentes. Un ecosistema es una colección de tales agentes y sus medios. Un *medio estímulo* del agente es una red convergente y aferente que viene desde el pasado o *historia*, y su medio respuesta una red divergente y eferente que va hacia el futuro. Estos dos medios son diferentes el uno del otro y únicamente se pueden comparar con aquellos de otros agentes y se contrapesan en el tiempo, ya que los medios respuesta anteceden a los medios respuesta, a los cuales hacen surgir. Cada par de medios estímulo-respuesta no solamente es definido sino que también define a sus agentes, dentro del contexto de la red de la realidad, o de los sistemas confinados dentro de esta red. Los agentes y sus dos medios devienen entonces inseparables; ellos están mutuamente definiéndose y deben ser tomados juntos como mutuamente causales o inferencialmente vinculados.

Como la causalidad no puede propagarse entre los agentes más rápidamente que la velocidad de la luz, como la restante existencia temporal de cualquier agente disminuye con

el paso del tiempo y como las propagaciones de los efectos se expanden hacia el futuro más allá de la existencia temporal de los agentes que los originan, el medio estímulo y respuesta están limitados en el espacio por medio de los *conos de luz*, convergentes y divergentes respectivamente. Los entornos estímulo y respuesta son restricciones estrechas de estos conos de luz dentro del propio sistema.

Los entornos transactivos estímulo de todos los agentes en un sistema, forman una partición orientada hacia el pasado de todas las transacciones dentro del sistema, mientras que los entornos transactivos respuesta forman una partición orientada hacia el futuro de estas mismas transacciones. Los conjuntos entorno estímulo y respuesta forman por lo tanto dos diferentes *particiones de sistema* (Patten, 1978). A partir de esta propiedad de partición, una porción única de la energía y la materia de la realidad conecta a cada agente existente, siendo la realidad física la suma de los medios transactivos estímulo y respuesta de todos los agentes.

Corolario: Una porción única de la totalidad de la red transactiva dentro de un sistema se asocia con cada parte componente como entornos estímulo y respuesta y todos los entornos estímulo se añaden al sistema lo mismo que todos los entornos respuesta. *Los ecosistemas son colecciones de medios ambientes.*

4) Los ecosistemas están interconectados por una red con gran número de caminos.

Los agentes, dentro de las redes, están interrelacionados por medio de caminos con un gran número de propiedades especiales. En la terminología de la teoría de grafos (dígrafos), un *camino* es una red es una *secuencia nodo-arco*. Los nodos o puntos, representan agentes y los arcos (flechas o enlaces) son las interacciones binarias directas. Las determinaciones directas se manifiestan entre los pares de agentes por medio de transacciones y relaciones implícitas asociadas con *caminos directos* (arcos individuales), y las determinaciones indirectas son secuencias transactivas y relaciones implícitas asociadas con los *caminos indirectos*.

El número de nodos en un camino desde un agente original especificado (por ejemplo en un ecosistema, un productor primario) hacia un agente terminal (por ejemplo un carnívoro) determina la *longitud del camino*. Los caminos directos o arcos, tienen longitud 1 y los caminos indirectos, longitud 2, 3, etc. El número de caminos entre dos agentes en una red contiene un enorme número de caminos de igual longitud interconectando sus componentes.

El tiempo de recorrida se incrementa como una función monótonica de la longitud del camino. *Corolario:* Los caminos largos corresponden a largos periodos de tiempo de viaje, desde el principio hasta el fin.

La solidez o fortaleza de un camino transactivo se mide por la cantidad de substancia que circula en él. Dicha fortaleza disminuye exponencialmente a medida de que el camino aumenta, debido a la segunda ley de la termodinámica, es decir, a la disipación que acompaña cada transferencia secuencial de materia-energía o transformación. *Corolario:* Los enlaces directos son más fuertes en cualquier secuencia de caminos que se inicia, y en consecuencia, un aumento de la longitud de los caminos comporta una debilidad de los enlaces.

Las transacciones y las relaciones asociadas entre los agentes en los ecosistemas están completamente determinadas por todos los caminos implicados.

5) Los caminos en los ecosistemas son complejos e intrincados.

La red de vida de la Naturaleza es una estructura reticular compleja que puede descomponerse en unidades definidas basadas en transacciones conservativas.

Un camino entre dos agentes arbitrariamente seleccionados en un camino, es *simple* o *acíclico* si no contiene nodos (agentes) repetidos a lo largo de su longitud. Un camino simple desde el nodo j al nodo i se denotará a_{ji} . El conjunto de caminos simples se representará como A_{ji} . Un *ciclo* es un camino compuesto, que se origina y termina en el mismo nodo. Un ciclo de longitud 1 es un *bucle* o *auto-bucle* y en las redes transactivas puede ser utilizado para denotar una *impedancia de flujo*, es decir, un retraso de almacenamiento. Un ciclo de modo k será etiquetado como w_{kk} . El conjunto de tales ciclos es Ω_{kk} .

En las subredes canónicas, cuando se conduce, dentro del sistema, desde el agente j al agente i , pueden ser reconocidas cuatro tipos de ciclos:

- a) *Ciclos originales* que empiezan en el nodo inicial j , pero nunca alcanza el nodo terminal o nodo de destino i . $\Omega_{ij|i}$, el conjunto de ciclos en j no toca i .
- b) *Ciclos medios* asociados con los nodos intermedios, k , en caminos que van de j a i pero que no tocan nunca o j o i . $\Omega_{kk}, k \neq i, j$.
- c) *Ciclos terminales* que empiezan y terminan en los nodos de destino o terminales i , pero que nunca tocan el nodo original j . Se denotan como $\Omega_{i|i}$ al conjunto de ciclos en i que no tocan j .
- d) *Ciclos anidados* que pueden ocurrir en los nodos dentro de estos tres tipos de nodos primarios (a, b y c) y dicho anidamiento puede ser totalmente complejo.

Existen nueve categorías primarias de caminos entre un par formado por el nodo original i y el terminal j , en la red. Estas categorías son (Figura 1.2):

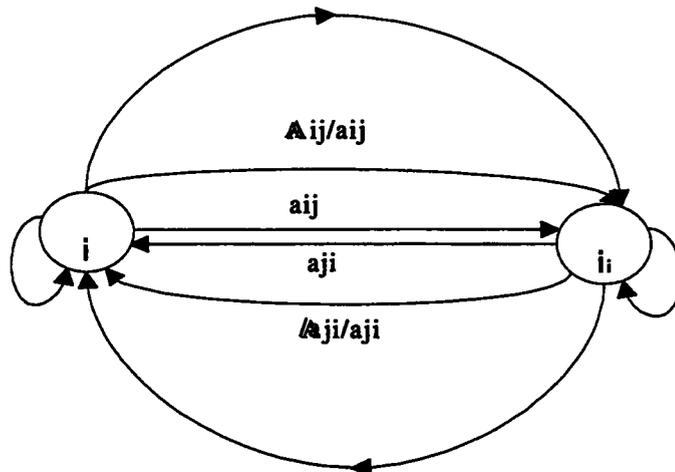


Figura 1.2

- a) *Enlaces directos* o arcos de j a i $j \rightarrow i$, denotado como a_{ij} .
- b) *Caminos simples delanteros*, incluyendo a_{ij} . En la figura 1.2. A_{ij} . “ f ” significa que a_{ij} está excluido cuando es explícitamente representado.
- c) *Caminos compuestos delanteros*, Ω_{ij} , conteniendo ciclos medios $\Omega_{kk}, k \neq i, j$.
- d) *Ciclos de nodos originales* $\Omega_{j|i}$.
- e) *Enlaces de retroalimentación* de i a j , a_{ji} .
- f) *Retroalimentación simple* desde el nodo terminal i al nodo original j , denotado como A_{ji} con inclusión de a_{ji} .
- g) *Retroalimentación compuesta* con camino de retorno, Ω_{ji} con ciclos medios.
- h) *Ciclos de nodo terminal sin retroalimentación* $\Omega_{i|j}$.
- i) *Caminos disipativos* $\Delta_{[•]j}$. dichos caminos conducen permanentemente desde el nodo terminal hacia otros destinos $[•]$ fuera del camino de nexo que interconecta j e i y nunca vuelve. También son caminos disipativos aquellos que van de j hacia i y nunca alcanzan i , pero este caso es irrelevante al considerar al interacción dirigida entre j hacia i .

En adición a lo dicho, pueden ser construidos tres conjuntos de caminos secundarios a partir de los conjuntos primarios de caminos, y que transportan flujos de materia o energía desde el original para terminar en algún nodo terminal de la red. Estos nodos secundarios son:

- a) *Caminos de primer paso* que conducen materia hacia el nodo terminal desde el principio. Son los conjuntos $\Phi = [b \bullet (c \vee d)]$, la concatenación \bullet de categoría b con la disyunción \vee de c y d .
- b) *Caminos de reciclaje* referidos al transporte subsiguiente de materia hacia el nodo terminal. Es el conjunto $P = [f \bullet (g \vee h) \bullet \Phi]$
- c) *Caminos disipativos* conduciendo sustancia permanentemente hacia cualquier lugar a partir del nodo terminal.

Las transacciones de materia y energía a lo largo de los caminos de primer paso conducen al *modo 1 de determinación* (causal e inferencial). Los caminos de reciclaje

conducen al *modo 2 de determinación* y los caminos disipativos conducen al *modo 3 de determinación*. En resumen, los ecosistemas son complejos e intrincados.

6) La partición de caminos en los ecosistemas constituye los entornos.

Cada entorno abarca una porción no solapada de la realidad física. Los tres modos de determinación de la red descritos anteriormente forman una partición de la contribución del nodo j a la energía y la materia en los entornos estímulo y respuesta de cada nodo i (Figura 1.3).

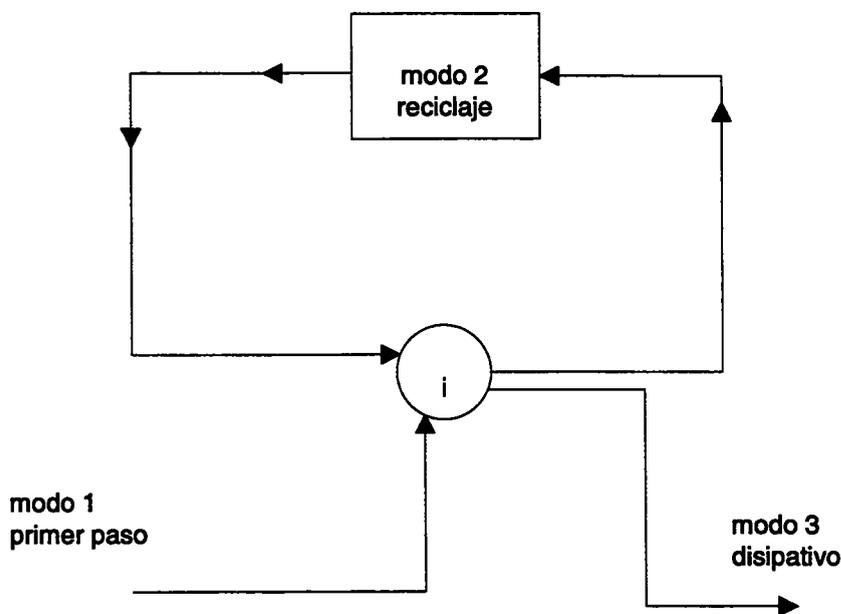


Figura 1.3

El entorno estímulo de cada nodo terminal contiene dos elementos de partición: *camino aferente de modo 1* a partir de todos los agentes cuyos caminos eferentes alcanzan el nodo en cuestión, y *camino aferente de modo 2*.

El entorno respuesta de cada nodo terminal consiste en dos elementos de partición: *camino eferente de modo 2* y *camino de modo 3*.

Estas consideraciones refuerzan las conclusiones anteriormente emitidas: los entornos estímulo transactivos de todos los agentes que forman un sistema comprenden un conjunto partición y las transacciones dentro de todos los entornos respuesta constituyen un segundo conjunto.

La completitud de las redes implicadas al tener en cuenta todos los caminos de todas las clases y longitudes que van desde los nodos considerados como originales a los nodos considerados como terminales dentro del sistema, es una propiedad matemática denominada *propiedad de clausura*. El comportamiento coherente de un sistema no podrá ser posible sin la existencia de esta propiedad.

7) Los agentes del ecosistema están mutuamente relacionados entre sí por medio de caminos directos e indirectos.

Todas las cosas en la naturaleza están interconectadas. Las interacciones directas o arcos en una red de un ecosistema pueden ser representadas por una *matriz de adyacencia* $A = (a_{ij})$. Solo una pequeña cantidad de entradas en dichas matrices no son cero; es decir, muchos agentes no interactúan directamente con otros. Las matrices de adyacencia pueden multiplicarse m veces, A^m , para indicar los caminos indirectos de longitud $m = 2, 3, 4, \dots$. Cuando esto sucede, todas las celdas en las matrices de potencia tienden a no ser cero. Este hecho significa que todos los agentes en los sistemas tienden a ser mutuamente determinantes sobre los caminos indirectos igual si no están unidos directamente.

Una condición necesaria de camino para que todos los agentes sean mutuamente implicativos, es decir, con interconexión universal, es la de *ciclo a tramos*. Es una clase de ciclos que incluyen todos los agentes como nodos alcanzables. Los ciclos a trechos existen naturalmente en los ecosistemas en los ciclos biogeoquímicos dentro de la ecoesfera cerrada del planeta Tierra. Por lo tanto, los agentes de los ecosistemas tienden a estar mutuamente relacionados por medio de caminos directos e indirectos.

8) Los ecosistemas tienden a igualar los flujos de materia y energía entre constituyentes.

A dicha propiedad se le conoce como *homogeneización de la red* (Patten et al., 1990). La homogeneización de la red representa un punto de partida mucho más representativo que la tradicional dinámica trófica (Lindeman, 1942), en donde las transacciones de energía ineficiente a lo largo de las cadenas alimenticias causa progresivos acortamientos energéticos en los niveles tróficos sucesivos. Los ecosistemas se entienden como transmisores hacia fuera de energía después de un pequeño número de etapas de transferencia bajo la fijación fotosintética. Los modelos tienden a hacerse de acuerdo con cadenas alimenticias fuertemente acíclicas (modo 1, caminos simples) y ciclos alimenticios débiles. Sin embargo, cuando se introduce el reciclaje de una manera real, los efectos indirectos se convierten en dominantes y los flujos de energía se distribuyen más equitativamente entre todos los agentes en todas las posiciones tróficas del ecosistema.

Supongamos el estado estacionario de un sistema, y sea s_i una variable de estado con el almacenamiento dimensional $[ML^{-2}]$ de materia y energía en el nodo i . Sea z_i un estímulo de i hacia fuera del sistema con dimensionalidad $[ML^{-2}T^{-1}]$. f_{ij} es el flujo directo transaccional desde cada nodo j hacia otro nodo i con dimensionalidad; $[ML^{-2}T^{-1}]$;

$$f_{ii} = -\sum_{i=0}^n \Phi_i \text{ en donde } 0 \text{ indica el medio ambiente y } \Phi_i \text{ es el flujo total en } i \text{ con}$$

dimensiones $[ML^{-2}T^{-1}]$. Con $i, j = 1, 2, \dots, n$ agentes, los anteriores escalares pueden escribirse como una matriz $n \times n$ y $n \times 1$ vectores: $(s_{n \times 1}, z_{n \times 1}, F_{n \times n}, \Phi_{n \times 1})$. Los tres primeros $(s_{n \times 1}, z_{n \times 1}, F_{n \times n})$ son elementos en una ecuación dinámica de transición de estado

$$\frac{ds}{dt} = FI + z, \text{ siendo } t \text{ el tiempo y } I_{n \times 1} \text{ es un vector. Esta ecuación es igual a cero en el}$$

estado estacionario. Los cocientes $p_{ij} = f_{ij} \frac{dt}{s_j}$ y $g_{ij} = f_{ij} \frac{dt}{\Phi_j}$ representan respectivamente, flujos adimensionales hacia los almacenamientos y flujos en i derivados desde los estímulos hacia j . Estos parámetros forman matrices $P_{n \times n}$ en donde $p_{ii} = 1 + f_{ii} \frac{dt}{s_j}$ y $G_{n \times n}$ en donde $g_{ii} = 0$.

Las sumas infinitas de estas matrices convergen hacia las matrices transitivas de clausura Q y N respectivamente tal que:

$$I + P + P^2 + P^3 + \dots + P^m + \dots = (I - P)^{-1} = Q$$

$$I + G + G^2 + G^3 + \dots + G^m + \dots = (I - G)^{-1} = N$$

en donde $Qdt = S$. Estas matrices sirven para hacer la aplicación entre el vector estímulo del estado estacionario z y los almacenamientos y flujos del estado estacionario, respectivamente:

$$s = Q(zdt) = Sz$$

y

$$\Phi = Nz.$$

Estos resultados demuestran la significación de la clausura transitiva, ya que en el estado estacionario, se requieren las secuencias de transacciones entre todos los caminos de todas las clases y longitudes en un sistema, para poder hacer la aplicación los estímulos procedentes del medio sobre los almacenamientos internos y los flujos.

La energía y la materia no han sido introducidas uniformemente en los ecosistemas como estímulos para todos sus agentes. En los sistemas autotróficos, los productores primarios solamente reciben la energía solar como estímulo, la cual es masiva al compararla con otras fuentes de energía. En los sistemas heterotróficos los estímulos materiales solamente son utilizados inicialmente por unas pocas comunidades tróficas. Entonces, la distribución de la bioenergía nuevamente introducida en las redes del ecosistema tiende a ser altamente heterogénea.

La energía y la materia se distribuyen como flujos a través del ecosistema por medio de transacciones tróficas y no tróficas. Los flujos directos entre los n agentes constituyentes pueden ser representados por medio de una *matriz de flujo* $n \times n$, $F = (f_{ij})$, $i, j = 1, 2, \dots, n$. Esta matriz es isomórfica con la matriz de adyacencia del sistema. Entonces, en las matrices de flujo, solamente una pequeña cantidad de las entradas no es cero. El resto es cero.

Las matrices de flujo son la base para la dinámica del espacio de estado, reflejadas en dos formas alternativas de funciones del estado de transición, $\frac{ds}{dt} = FI + z = -F^\Phi I - y$.

F^Φ es la transpuesta de F , s , z e y son respectivamente $n \times 1$ vectores que representan almacenamientos (variables de estado), estímulos y respuestas. I es un vector unitario y t es el tiempo. En la primera forma $(FI+z)$ los estímulos z conducen a los estados por delante en

el tiempo a través de los entornos respuesta, hacia las respuestas. La segunda de las formas $-F^{\Phi}I - y$, las respuestas y conducen los estados hacia atrás en el tiempo a través de los entornos estímulo hacia los estímulos.

Como he dicho arriba, los flujos tienen dimensión $[ML^{-2}T^{-1}]$. Sin embargo las matrices pueden no ser dimensionales debido a su utilización matemática. Las matrices de flujo pueden normalizarse en los almacenamientos de flujo $P = (p_{ij})$ o en los flujos $G = (g_{ij})$. Las diagonales en F son de flujos negativos $f_{ii} = -\Phi_i$, las de P son $p_{ii} = 1 + f_{ii} \frac{\Delta t}{s_j}$ en el caso discreto y las de G son conjuntos iguales a cero $g_{ii} = 0$.

Los términos no diagonales p_{ij}, g_{ij} son transferencias fraccionadas $p_{ij} = 1 + f_{ij} \frac{dt}{s_j}, g_{ij} = 1 + \frac{f_{ij}}{\Phi_j}$ y rango en valor $0 \leq p_{ij}, g_{ij} \leq 1$. Estas cantidades pueden ser interpretadas como *probabilidades de transferencia*.

Cuando las matrices no dimensionales P y G se automultiplican en el tiempo, las potencias P^m, G^m cuantifican los flujos indirectos del estado estacionario asociados con todos los caminos A^m de longitudes $m \geq 1$ del sistema. Ya que $0 \leq p_{ij}, g_{ij} \leq 1$ todos los términos en P^m, G^m tienden a cero a medida de que la potencia de la matriz se incrementa ($m \rightarrow \infty$). Esto es la condición necesaria para que converjan las series $\sum_{m=0}^{\infty} P^m, \sum_{m=0}^{\infty} G^m$. La

convergencia es hacia las *matrices transitivas de clausura*. Q y N respectivamente, cuando los términos de las matrices cuantifican las transferencias integrales de materia sobre todos los caminos existentes de todas las clases y longitudes, en todos los tiempos hasta la disipación, dentro de la red del ecosistema.

La necesidad de la clausura transitiva asegura una completa cuantificación de todas las transacciones implicadas en la generación del sistema dinámico y es verificada por el hecho de que Q y N son requeridas para tomar los estímulos z en los límites del sistema y convertirlos en almacenamientos del estado estacionario (s) y en flujos Φ en su propio interior. Las matrices convergentes proveen estas aplicaciones $s = Sz$ y $\Phi = Nz$, en donde $S = Qdt$ (caso continuo) o $S = Q\Delta t$ (caso discreto). Un análisis aplicado en el caso del entorno estímulo $\frac{ds}{dt} = -F^{\Phi}I - y$ es $x = S'y$ y $\Phi = N'z$ en donde $S' = Q'dt$ (continuo) o $Q'\Delta t$ (discreto), siendo Q' y N' las matrices convergentes para las series $\sum_{m=0}^{\infty} P'^m, \sum_{m=0}^{\infty} G'^m$, respectivamente. Aquí $p'_{ij} = f_{ij} \frac{dt}{s_j}, g'_{ij} = \frac{f_{ij}}{\Phi_j}$.

Debido a que son matrices adyacentes, todas las celdas en las matrices transitivas de clausura tienden a cero. Ello significa una completa interconexión entre todos los constituyentes tanto directos como indirectos.

Las matrices transitivas de clausura tienden a tener más o menos iguales valores en sus filas. Ello denota una equivalencia en sus flujos estímulo a partir de todos los agentes en el sistema que se toman como fuentes de ellos. También tienen tendencia a igualarse en sus valores en las columnas, lo que nos indica la equivalencia de los flujos respuesta a partir de cada fuente hacia los otros agentes del sistema. Estas propiedades reflejan la tendencia de los flujos transactivos en las redes ecológicas en devenir con igual distribución para todos los componentes en el estado estacionario. Por lo tanto, los ecosistemas tienden, debido a su estructura de caminos indirectos, a distribuirse inicialmente de forma heterogénea introduciendo la energía y la materia más o menos uniformemente dentro de la red del ecosistema. En resumen, esto es la *homogeneización de la red*.

Como corolario dire que la organización homogénea en redes niega específicamente, al menos para el caso del idealizado estado estacionario (que es el caso de Lindeman), las ideas clásicas en ecología de la dinámica trófica. Esto quiere decir que el ecosistema transmite fuera de sí a la energía solamente después de cuatro o cinco etapas de transferencia debida a las bajas eficiencias de transferencia a lo largo de las cadenas alimenticias. Las cadenas de alimentación discretas y cortas y las pequeñas redes acíclicas de alimentación en las cuales se puede aplicar la teoría clásica, son en realidad subcamino y subredes incluidas en estructuras reticulares mucho más complejas, y que combinan gran número de caminos de transferencia. La conclusión extraída a partir de la homogeneización de la red es que la mayoría de los grupos de organismos existentes en el ecosistema tienden en última instancia a tener igual acceso a la energía inicial que es desigual, supliendo después su fijación como materia orgánica en la bioquímica y en la fotosíntesis. Los ecosistemas tienden a igualar los flujos de materia y energía entre sus constituyentes.

9) **Los ecosistemas tienden a amplificar el valor introducido por sus estímulos.**

Esta propiedad es llamada *amplificación de la red* (Patten et al., 1990).

La amplificación de red se refiere al hecho de que la serie $\sum_{m=0}^{\infty} G^m = N$ converge a lo largo del tiempo, y cada unidad de estímulos de materia z_j de un agente j es "amplificado" para producir, en el estado estacionario, más de una unidad de flujos derivados a partir de j (Φ_{ij}) hacia el agente i (Φ_{ij}) $> z_j$. El estímulo inicial de energía o materia viene dado por el primer término de la serie $\sum_{m=0}^{\infty} G^m$, en la cual $G^0 = I = (\delta_{ij})$ siendo δ_{ij} el delta de Kronecker, igual a uno si $i = j$ e igual a cero en los demás casos. La dimensión inicial es $Iz = (\delta_{ij})z$. La matriz de flujo F en su forma no dimensional g , distribuye este estímulo a todos los agentes, primero directamente (Gz) y después indirectamente $\sum_{m=2}^{\infty} G^m z$. Si no existe ningún ciclo en el agente i , entonces $n_{ii} = \delta_{ii} = 1$. Sin embargo, si es cíclico, es decir, el caso en que Φ_i viene dado por $n_{ii} - 1$, entonces $n_{ii} > \delta_{ii}$ y para todo i y j es verdadero que $n_{ij} > \delta_{ij}$ ya que $\delta_{ij} = \delta_{ji} = 1$ cuando $i = j$, y $\delta_{ij} = 0$ cuando $i \neq j$. También es posible que $n_{ij} > \delta_{ij}$, lo que significa que en el estado estacionario habría mas flujos de materia internos en i que se

derivan de j , $\Phi_{ij} = n_{ij}z_j$, entonces está siendo continuamente introducido dentro del sistema en j , $\delta_{ij}z_j = z_j$. Es decir, $n_{ij}z_j > \delta_{jj}z_j$, o $\Phi_{ij} > z_j$; esto es la *amplificación de la red*. En última instancia, ocurre en la matriz N , en donde los flujos internos de alta energía obtenidos a partir de una fuente, vienen mantenidos por los estímulos de más baja energía que los propios de la fuente.

La amplificación de la red tiene su origen en el modo 2 de reciclaje. En el término de los caminos de modo 1, la pérdida de energía siempre es retenida en el camino de origen debido a la disipación de primer paso. El *coeficiente de distribución de primer paso* es $\frac{n_{ij}}{n_{ii}}$ (Patten & Higashi, 1995). Es siempre verdadero que $n_{ij} < n_{ii}$. Nosotros sabemos que ello es cierto, pero a nivel empírico, a través de los modelos, pero sin embargo no existe todavía una prueba analítica. Por lo tanto $\frac{n_{ij}}{n_{ii}} < 1$, y cuando $\delta_{jj} = 1$ está claro que $\frac{n_{ij}}{n_{ii}} < \delta_{jj}$. En consecuencia, el flujo de primer paso de i a j deberá siempre ser menor que el flujo introducido en j : $\frac{n_{ij}}{n_{ii}}z_j < \delta_{jj}z_j$. El *modo de primer paso* es entonces estrictamente no amplificador y aunque esté en sistemas complejos este modo incluirá típicamente reciclaje en los modos originales y medios. Esta es una de las muchas paradojas de la organización en red.

En el *modo 2* la energía libre asociada con los enlaces químicos o el reciclaje de materia orgánica circula como energía interna dentro de la propia materia, y disipada progresivamente debido a es procesada y reprocesada a través del ecosistema hasta la disipación última, es decir, el *modo 3*. El *coeficiente de distribución del reciclaje* es $\frac{n_{ij}(n_{ii} - 1)}{n_{ii}}$, siendo para el *modo 2* $\left[\frac{n_{ij}(n_{ii} - 1)}{n_{ii}} \right] z_j$ con flujo de j a i . Para obtener la contribución total del agente j a través de los flujos interiores sobre i , Φ_{ij} , los flujos de *modo 1* y *modo 2* se añadirán conjuntamente $\frac{n_{ij}}{n_{ii}} + \frac{n_{ij}(n_{ii} - 1)}{n_{ii}} = n_{ij}$. El flujo interno integral último es entonces $\Phi_{ij} = n_{ij}z_j$ y que como ha sido obtenido anteriormente, $n_{ij} > \delta_{jj}$ es posible y $\frac{n_{ij}}{n_{ii}} < \delta_{jj}$ es siempre verdadero. Esto es obvio debido a la *amplificación de la red*, $n_{ij}z_j > \delta_{jj}z_j$ o $\Phi_{ij} > z_j$ es estrictamente un fenómeno de reciclaje.

- 10) **Los ecosistemas tienden a incrementar la distancia de su substrato termodinámico.**
 Se dice que los sistemas adaptativos complejos están en equilibrio en su dinámica, debido al balance entre el orden al caos (Kauffman, 1993, 1995), en un estado crítico auto-organizado (Bak, 1996). Los ecosistemas son miembros de esta clase de sistemas, y como ellos se auto-organiza, es decir, evoluciona hacia el orden como balance de una dialéctica termodinámica la cual es inherente y únicamente se expresa a través de su organización de red (Figura 1.4).

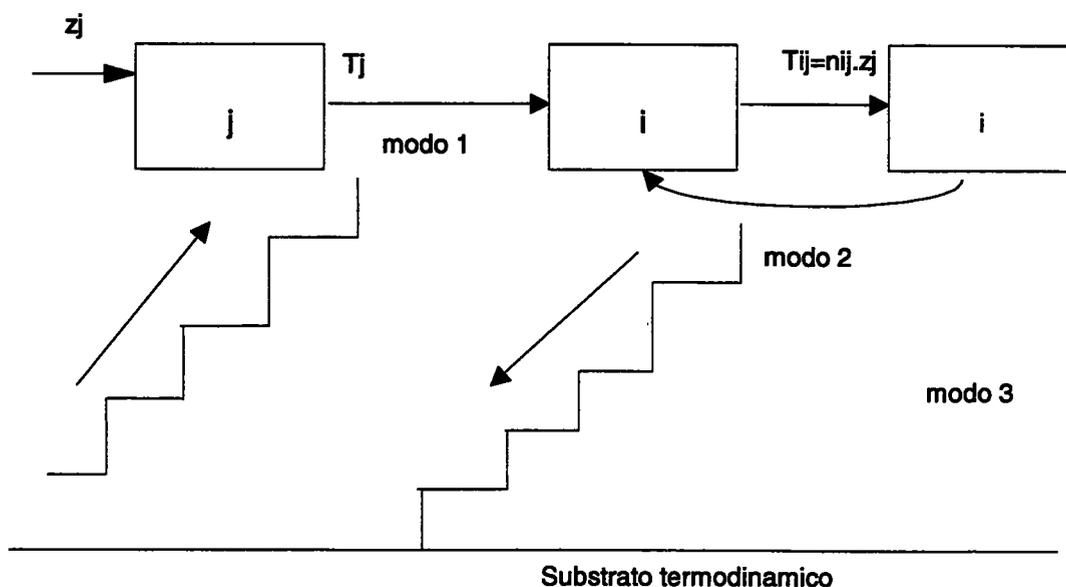


Figura 1.4

En la dinámica de redes, el orden y la organización son producidos en primer instancia por medio de las transacciones de primer paso de la energía y la materia. Esto se debe a que la materia y la energía pasa a través de las cadenas tróficas y no tróficas lo que implica información relacional y que desarrolla más grados de libertad entre los agentes que interactúan. Las transacciones desarrollan las interconexiones entre los agentes, pero muchas de ellas no son directas, y dichas interconexiones aumentan geoméricamente al tener en cuenta los efectos indirectos. Empleando diferentes metáforas utilizadas en la teoría ecológica, este desarrollo de la *conectancia relacional* es más rápida que la *conectancia transaccional* y representa una *ascensión antientrópica* para el orden de la red. Este hecho supone la dirección que toma el desarrollo del ecosistema, cuando se incrementa la distancia del substrato termodinámico. La *energía* proviene de la termodinámica, la *neguentropía* proviene de la termodinámica y la teoría de la información, y la *ascendencia* y la *emergencia* lo hace del análisis de la red. La base común de las propiedades de la red tales como la exergía, la emergencia y la ascendencia como propiedades extremas o *funciones de objetivo*, ha sido sugerido por Patten (1995). Un grado cuantificable de orden se alcanza por medio del modo de primer paso. Esto implica un movimiento de orden que va en contra del gradiente de disipación que viene determinado por el segundo principio de la termodinámica. Podemos referirnos a la transacciones de primer paso como la *fase de establecimiento del gradiente* de la organización de la red. Exergía, emergencia, ascendencia y neguentropía se adquieren conjuntamente en esta fase.

La adquisición del orden inicial en el modo 1 tiene un requerimiento de conservación frente la degradación exigida por la segunda ley de la termodinámica. Este requerimiento se completa en el reciclaje de modo 2, en el cual el orden y la organización ganados por el modo 1 se mantienen por medio de las transacciones de reciclaje. Este mantenimiento de estados lejos del equilibrio termodinámico representa lo que se define como *gradiente de fase de mantenimiento* de la organización de la red.

Finalmente, el orden y la organización alcanzadas y mantenidas en los modos 1 y 2 se destruyen en los flujos disipativos del modo 3. Esto conduce a un *gradiente entrópico* o *gradiente de fase de destrucción* de la organización de la red. Cuantitativamente, “modo 1 = modo 3 – lo que sube debe convertirse en lo que baja” (ver escaleras de la figura 4), de acuerdo con la segunda ley de la termodinámica.

Los ecosistemas tienden a desarrollar las organizaciones internas que maximizan las transacciones de los modos 1 y 2. Esta es la dirección de su desarrollo normal. Moviéndose desde el equilibrio establecido por el modo 1, y manteniéndose en el modo 2, incrementan su distancia del substrato termodinámico.

11) Los agentes en los ecosistemas están cuantitativamente dominados por las interacciones indirectas.

Utilizaremos el término de *direccionalidad indirecta cuantitativa de la red* para referirnos al dominio cuantitativo de los efectos indirectos, opuestos a los directos, que son los dos tipos de interacciones entre los agentes acoplados en las redes ecológicas.

La direccionalidad indirecta es un rasgo característico de la organización del ecosistema. En el momento que este hecho se comprende y se integra dentro de la teoría ecológica, se cambia profundamente la visión ecológica y se convierte en un pensamiento más holístico, más de la totalidad.

El conjunto de las transacciones binarias directas de las redes ecológicas, juega un papel menor en la determinación actual. Estas son dominadas por las interacciones indirectas (Higashi & Patten, 1989).

Como previamente he nombrado, los flujos interiores en el estado estacionario y los almacenamientos en una red transactiva de agentes acoplados vienen dados respectivamente por $\Phi = \left(\sum_{m=0}^{\infty} G^m \right) z$ y $s = \left(\sum_{m=0}^{\infty} P^m \right) z dz$ para tiempo continuo. Los estímulos iniciales de la energía y la materia dentro de un sistema vienen dados sin dimensiones debido a los primeros términos de estas series, es decir, $G^0 = P^0 = I$, y el estímulo inicial dimensional es $Iz = z$. Los enlaces directos entre agentes componentes, es decir, los flujos, aparecen en segundo término en las series G y P . Los flujos asociados dimensionales son Gz y $(P)zdt$. Estos representan transacciones directas entre cada agente original j y cada agente terminal i , dentro del sistema. Todos términos restantes de orden más alto, $G^m, P^m, m = 2, 3, \dots$ denotan las transacciones indirectas propias de dichos órdenes. Los flujos dimensionales correspondientes de orden m son $G^m z, P^m z dz$.

Es empíricamente verdadero el considerar que en los modelos de red ecológica, la suma de las transacciones indirectas tiende a ser cuantitativamente más grande que las de

las transacciones directas $\sum_{m=2}^{\infty} G^m > G$ y $\sum_{m=2}^{\infty} P^m > P$. Esto es verdadero debido a que el número de caminos se incrementa combinatorialmente a medida de que incrementan las longitudes de los caminos (m) y los tiempos de tránsito (mdt). Es decir, g_{ij}, p_{ij} son más grandes que cualquier término subsiguiente a lo largo de cualquier camino individual que inicia dichos coeficientes, creciendo en el número de caminos que van de j a i a medida de

que se produce el incremento de m , particularmente en los primeros términos, en donde el material no disipado es todavía insignificante, y los flujos acumulativos asociados con todos los caminos de longitud m son tales que $g_{ij}^{(m)} > g_{ij}$ y $p_{ij}^{(m)} > p_{ij}$. Los supraíndices dentro de los paréntesis indican las potencias obtenidas por la multiplicación de matrices. $g_{ij}^{(m)}$ y $p_{ij}^{(m)}$ indican la multiplicación escalar. Si los términos indirectos individuales no producen dichas desigualdades, igualmente su suma será siempre suficiente para hacerlo. En

general, las desigualdades $\sum_{m=2}^{\infty} G^m > G$ y $\sum_{m=2}^{\infty} P^m > P$ significan que las transacciones

indirectas siempre dominan sus contrapartidas directas para los pares de agentes i y j .

Esto mismo tiende a ser verdadero para las interacciones relacionales, debido a que a medida de que m se incrementa, se genera de manera más rápida y en más grande variedad las correspondientes transacciones que subyacen bajo ellas.

Podemos concluir diciendo que los agentes en los ecosistemas están dominados por las interacciones indirectas más que por las directas, y que existe en la red y como fundamental, la propiedad de *direccionalidad indirecta cuantitativa*.

12) Los ecosistemas transforman cualitativamente a los agentes de sus interacciones.

Esta propiedad es denominada *direccionalidad indirecta cualitativa*. Significa que las interacciones directas, locales o próximas a menudo difieren cualitativamente de sus contrapartidas indirectas, últimas, integrales o globales, que hemos descrito anteriormente como cuantitativamente dominantes. Esto se demuestra empleando un valor relativo de medida, denominado *utilidad* que se puede derivar a partir de la versión coste-beneficio del análisis input-output (Patten, 1991, 1992).

La *utilidad directa* de los agentes de una red ecológica de estímulos y respuestas de materia y energía puede calcularse como la diferencia $D = (d_{ij}) = G' - G^\Phi$ siendo G^Φ la matriz transpuesta de G correspondiente a flujos de salida directos y G' a los flujos de entrada directos. Ambos son dimensionales. Las utilidades toman valores entre +1 o beneficio directo máximo y -1 o coste directo máximo. Los estímulos iniciales Iz , se convierten en la fuente de las utilidades dimensionales directas distribuidas entre los agentes constituyentes por medio de la operación Dz en el vector estímulo z . Las utilidades de orden alto (indirectas) se distribuyen de acuerdo con $D^m z$ y las últimas utilidades propagadas por la clausura transitiva sobre la red transactiva entera vienen expresadas por

Uz , siendo $U = (u_{ij}) = \sum_{m=0}^{\infty} D^m$. Esta serie converge si los valores absolutos del valor propio

más grande de D es menor que 1.

Los signos de los pares ordenados de los términos de la diagonal cruzada de D definen nueve *tipos de interacción aproximada directa* los cuales pueden ser dirigidos desde cada elemento de la fila i , a cada elemento de la columna j , dentro de la red, es decir: (0, 0), (0, +), (0, -), (+, 0), (-, 0), (+, -), (-, +), (+, +) y (-, -). De la misma manera, los pares ordenados de signos de los términos de la diagonal cruzada de U , pueden formarse para definir los correspondientes *tipos de interacción última directa más indirecta* a partir del

mismo conjunto de tipos dirigidos sobre todos los caminos de todos los órdenes (m) en la red ecológica que conducen de i a j.

Los tipos de interacción última pueden, pero a veces no lo hacen, corresponder a los tipos de interacción directa que establece en primera estancia la red. Decir que no lo hace, es decir que las redes transforman las interacciones de sus agentes en el cambio que se produce desde las escalas locales o causales a las escalas globales u holísticas.

Por esta razón, podemos concluir que los ecosistemas están cualitativamente dominados por las interacciones transactivas indirectas, opuestas a las directas, a través de *direccionalidad indirecta cualitativa de la red*.

13) La determinación del ecosistema es predominantemente holística.

La determinación holística *Totalidad* \rightarrow *parte* la podemos considerar como un corolario directo de las dos propiedades anteriormente descritas.

Varias de las características de la red tienden a incrementar el dominio de las transacciones directas *versus* indirectas. Patten & Higashi (1995) describen varios de estas características en término de tasas $\frac{\text{indirecto}(I)}{\text{directo}(D)}$, a saber:

- a) *Tamaño del sistema*: número de agentes.
- b) *Conectividad*: densidad de las transacciones directas.
- c) *Almacenamiento*: impedancia de flujo.
- d) *Reciclaje con retroalimentación y sin retroalimentación*.
- e) *Fuerzas de las interacciones directas*.

Esta última propiedad es paradójica. Higashi nos demuestra que la fuerza de las transacciones indirectas incrementa tanto como lo hace la función parabólica de las transacciones directas. A esto se le llama *la regla parabólica de Higashi* (Patten, 1991).

Esta lista de propiedades contribuye a que la tendencia para que $\frac{I}{D} > 1$ sea posiblemente no exhaustiva.

La no direccionalidad de la red y sus causas estructurales disminuyen la importancia del determinismo causal directo en la naturaleza. Las transacciones directas binarias son significativas en tanto que establecen el tejido conectivo de la realidad. Pero una vez que dicho plano de caminos interactivos está definido y es operativo, hay una pérdida de control desde los sucesos locales y hacia la relación totalidad-parte. La totalidad domina a las partes en un grado extraordinario y por lo tanto la determinación holística puede ser considerada como el modo dominante del hacer y el devenir de la realidad. Este hecho es posiblemente verdadero en todas las escalas, desde las células hasta la ecoesfera. En las escalas ecológicas, los ecosistemas aparecerían como las unidades operacionales más plausibles para la determinación de las partes por las totalidades. Esto es el verdadero significado en el esquema ordenado de la naturaleza: la determinación de los ecosistemas es predominantemente holística.

14) Los ecosistemas conducen a sus constituyentes vivos hacia una utilidad positiva.

En su holismo esencial, los ecosistemas son buenos lugares para la vida. Esta organización de red conduce hacia beneficios positivos para sus componentes vivos. Esta propiedad es llamada *sinergismo de red*.

Los agentes vivos de las redes ecológicas reciben dos clases de ventajas de utilidad a partir de sus recursos de transacción, por las cuales una adquisición es positiva y una pérdida es negativa (Patten, 1991, 1992):

- a) Las tasas $\frac{\text{Beneficio}(B)}{\text{Coste}(C)}$ de utilidades positiva y negatividad entre los agentes siempre se incrementan en comparación con las transacciones locales frente a las globales. En las transacciones directas tales tasas oscilan entre 1.0 en valor absoluto a (0/0) o indeterminado para las solas tres clases de posibles interacciones próximas cuando son definidas por las transferencias de los recursos conservativos $-(0, 0)$, $(+, -)$ y $(-, +)$. Esto es debido a que la cantidad de sustancia ganada por un agente viene exactamente dada por otro agente como fuente. Pero para las últimas transacciones, la tasa B/C es siempre mayor que 1.0 en valor absoluto; la utilidad ha sido ganada a partir de las transacciones indirectas propagadas a través de la estructura de red.
- b) Los tipos de interacción tienden a desviarse a partir de las transacciones próximas positiva-negativa (predación $(+, -)$) hacia las transacciones últimas doblemente positiva (especialmente el mutualismo $(+, +)$). Fath & Patten (1997) han desarrollado las bases algebraicas de dichas tendencias y han demostrado que no son fortuitas. La primera de estas tendencias siempre sucede, mientras que la segunda tiene como única excepción la del modelo de red ampliamente depauperada.

Bajo la condición de determinación holística, formada por la dominación cualitativa y cuantitativa de las transacciones directa e indirecta en las redes ecológicas, los organismos se benefician de su vida en los ecosistemas, va en contra de la idea de organismos viviendo en otras partes, es decir más o menos autónoma o independientemente, y desconectados del resto del mundo como la ciencia reduccionista ha defendido corrientemente. A través de la direccionalidad no directa inherente en la organización de red ecológica, los ecosistemas conducen a sus componentes vivos hacia una utilidad positiva.

15) Los ecosistemas son constructores de modelos de los sistemas adaptativos complejos.

Los ecosistemas son lugares de intersección de la litosfera, la atmósfera, la hidrosfera, la biosfera y la noosfera, a través de toda la naturaleza, en donde hay siempre un lugar para cada cosa (*propiedad de acomodación*) y en donde cada cosa está en su lugar (*propiedad de consistencia*).

Los ecosistemas llevan a cabo la acomodación y la consistencia con las corrientes de flujo medioambientales a través de una adaptación auto-organizativa bajo un determinismo espacio-temporal. La capacidad de adaptación o *adaptabilidad*, implica la

revisión, la reorganización y la reordenación de los constituyentes y de sus interrelaciones de acuerdo con la experiencia pasada. La reorganización representa no solo los ajustes a las circunstancias presentes, sino también, y en esencia, los “modelos predictivos”, en los cuales el futuro de la realidad se dará en las escalas alta y baja. De acuerdo con Ashby (1952) y su *ley del requisito de la variedad* y con Conrad (1983) y la *teoría de la adaptabilidad* de las organizaciones biológicas, estos “modelos” tienen que abarcar la suficiente variedad (*información*) para reunir la variedad medioambiental que llegará en un futuro desconocido. Los modelos son, en efecto, hipótesis sobre como las cosas actúan y actuarán, *codificadas* en un tiempo dado en las agentes existentes en el ecosistema y en la configuración de red de las interacciones entre dichos agentes.

Los sujetos, hacen modelos de la realidad y responden a los estímulos fenomenológicos resultantes con intencionalidad y a menudo con actividades para permitir el vivir, extraer beneficios a partir de sus recursos físicos básicos y propagar su idoneidad a las futuras generaciones. La selección actúa sobre los componentes vivos y no vivos del ecosistema y los conduce a una mutua acomodación y consistencia. Esto corrige a los agentes vivos dentro de la red ecológica de acuerdo con los cambios no controlados en los agentes no vivos, retroadecuando la vida a la no-vida en el proceso continuo de autodiseño evolutivo. El proceso que arrastra a la totalidad del ecosistema no es pasivo. Podemos decir que los ecosistemas son constructores de modelos de los sistemas adaptativos complejos.

16) Los ecosistemas crean y hacen proliferar los nichos, que son nuevas condiciones para la vida.

Los nichos son las próximas restricciones de los entornos estímulo y respuesta. Forman la “punta de lanza” en el continuo espacio-temporal de los propios entornos. El nicho y la creación de entornos son progresivos en el desarrollo y la evolución, y su proliferación conduce a la construcción de la complejidad de los ecosistemas.

Los agentes vivos y no vivos, al interaccionar conjuntamente, crean nuevas posibilidades para los nuevos agentes y las nuevas configuraciones de la red ecológica. Aproximadamente, dichas nuevas posibilidades son *a priori*, los “nichos” en el sentido dado por Hutchinson (1957) cuando define el *nicho fundamental*. Cuando dichos nichos fundamentales se rellenan con agentes, cada uno de dichos objetos o sujetos está atrapado en la red de la corriente de los flujos de la realidad y automáticamente adquiere los entornos estímulo y respuesta, que son los medios limitados por la propia definición del ecosistema. Dichos entornos son los *nichos extendidos* en el sentido que abarcan los determinantes aferentes directos (nicho) e indirectos (extendidos), junto con las consecuencias (eferentes) del comportamiento. Las posiciones aproximadas de los entornos son por lo tanto, nichos *a posteriori*.

En ecología, el concepto de nicho viene limitado por los agentes vivos. Por ejemplo, las afinidades del hidrógeno y del oxígeno para formar agua, viene limitada por ciertas condiciones de temperatura, presión, concentración, otros enlaces químicos, etc., pero dichas condiciones no han sido referidas al nicho multidimensional fundamental de un solo elemento (dicho oxígeno) que puede ser rellenos por el otro agente (el hidrógeno).

Patten & Auble (1981) han estudiado las relaciones de los nichos dentro del ecosistema. La porción de los entornos estímulo que suministran los estímulos directos a los organismos, corresponden al *lugar* o *nicho hábitat* de Grinnell (1917). La porción de los

entornos respuesta que reciben las respuestas directas a partir de los organismos, cumple el papel o función nicho de Elton (1927). El impacto de los organismos causan cambios en los nichos, mediante un proceso llamado *construcción del nicho* (Odling-Smee, 1988, 1996). Y como los agentes y sus entornos cambian y evolucionan, la configuración de los nichos en el ecosistema también realiza dicho cambio y evolución. El cambio de los "hábitos" de la estructura y la función, del diseño y los procesos, los cuales confinan y canalizan el comportamiento dinámico (espacio de estado), corresponde al concepto de *nicho progresivo* de Vandemeer (1972).

El realizar el hábitat de los nichos constituye una restricción de los entornos estímulo. El realizar el papel de los nichos es asimismo una restricción para los entornos respuesta, y los nichos progresivos creados por la dinámica de estos nichos estímulo-respuesta, vienen remodelados por la dinámica correspondiente de la totalidad de los entornos extendidos.

Los nichos conducen a que los organismos tengan utilidad directa, debido a que los entornos ultiman la utilidad. Introducidas estas hipótesis, los conceptos clásicos, intuitivos que la ecología tiene de los nichos, parecen que son congruentes con el formalismo establecido en la teoría sistémica del espacio de estado medioambiental. Los ecosistemas crean y hacen proliferar nuevos nichos como nuevas condiciones de vida.

17) Los ecosistemas son sistemas hereditarios.

Desde un punto de vista reduccionista, los organismos heredan de sus antepasados, no solamente sus genes sino su medio ambiente. El código genético desde el interior, de acuerdo con la biología clásica, los medios ambientes, como correspondiente código venido del exterior. Esto no es convencional. Ambos códigos, el medioambiental y el genético convergen desde las escalas más altas y las más bajas en la expresión fenotípica, y se heredan.

En referencia al actual descubrimiento del genoma humano, el profesor Patten, se manifestaba así:

"As a systems ecologist I think I knew this in advance. The world is mechanistic, yes, but complexly so and it is going to take theorists and mathematicians such as yourself to work it out. How many times have I said the genetic code will not crack easily. The same network principles are involved that we are studying, including "nonlocality" and "dominance of indirect effects." Do you think all that extra DNA is just "Junk DNA", or do you have an idea that it is there for a reason, like providing an environment for whatever is the operative DNA of the moment. To crack this riddle will require strong combinatorics, cryptanalysis and, yes, semiotics of the cellular interior. Unfortunately I know too little about molecular genetics to get active in this area, but I have thought about it as recently as yesterday when the news came. The failure of gene/l protein is only verifying the kind of complexity we intuit in our thinking. There will be much to do in a very long future before it is over, and some strong theory will be needed in the end ... mark it so."

Para los sujetos vivos, la realidad es semiótica. Sus agentes y sus interacciones comprenden una red universal de signos codificados y señales que penetran todos los niveles de la organización biológica. Estos signos y señales son guardados como reliquias en las epistemologías específicas de cada especie, las cuales son inherentes dentro de la noción de que todos los seres vivos son constructores de modelos (H-semiótico sistemas), y

dentro de sus restricciones físicas (nichos), responden a una mezcla de los estímulos fenomenológicos (modelados) y físicos, logrando algún grado de libertad dentro de los procesos, a partir del estímulo físico. Hacia delante y hacia atrás, el código de la realidad tiene su origen en estructuras que están asociadas con las partículas elementales y las fuerzas fundamentales. Se continúa con la tabla periódica de los elementos y con las leyes que determinan el ensamblaje atómico y molecular comprendidos en la química y la física de la materia. Este hecho alcanza su expresión más amplia en la biología, en las formas macromoleculares y celulares y en los caminos, en el desarrollo ontogenético, y en los rasgos de los organismos en los cuales el código genético basado en el ADN va tomando importancia progresivamente.

Hacia arriba y hacia abajo, la codificación de la realidad se hace menos evidente, y aun se hace menor debido a los prejuicios impuestos por el reduccionismo. No obstante, es expresado como realidad en las regularidades y en reglas estructurales de los niveles macroscópicos de la organización, es decir, la órbita de la Tierra alrededor del Sol y en su rotación axial; en el ritmo de la exposición a la radiación solar consecuencia de dichos fenómenos; en las transacciones energéticas y bioquímicas de la ecoesfera; y en los hábitat y nichos ordenados, formas habituales y procesos, y en los disturbios aleatorios no periódicos, inculcados sobre la estructura y la función ya establecida, y que selecciona y organiza cada día la vida en los ecosistemas.

Ecosistemas acuáticos y terrestres de todas las clases, son codificados por sus respectivas clases de organismos. Sin embargo, nosotros no interpretamos la realidad de esta manera. Esta codificación es para nosotros la selección natural, pero en esencia, hay poca diferencia con las relaciones entre el ADN y el conjunto de proteínas que han sido seleccionadas (o codificadas) por dicha molécula particular. Una forma particular de las reglas estructurales en los humanos y en otros organismos sociales es aquello que conocemos por cultura, que podemos definir como respuestas de comportamiento esperadas o condicionadas de un estímulo semiótico o fenomenológico. Dicha cualidad de la cultura como sistema hereditario, ha sido tratada ampliamente en la literatura científica propia de la biología del comportamiento.

En la reproducción, crecimiento y desarrollo de los organismos vivos, la *herencia dual* impone una regla dialéctica, rigurosa y determinista sobre el espacio de estado ecológico. El producto cartesiano estímulo (Z) X estado (S) que proviene de la teoría de sistemas (capítulo I) tiene su contrapartida biológica en el producto cartesiano nutrición (Z) X naturaleza (S), y esta última expresión de un principio más profundo de codificación exógena (medioambiental o estímulo Z) X codificación endógena (genético o estado S), contribuye a la síntesis de los nuevos organismos. El par genotipo-fenotipo de la genética clásica es, por lo tanto, una especificación incompleta de la reproducción determinada; es necesario un *envirotipo* para completar el mecanismo (Patten, 2001).

Genotipo y envirotipo son potencialmente inmortales, pero el fenotipo, formado en el lugar de la intersección de ambos, codificado por ambos, desde dentro y desde fuera, sin embargo es mortal. Los estímulos y las respuestas discontinuas de los fenotipos discretos, a través del nacimiento y la muerte, la inmigración y la emigración, son los mecanismos por los cuales la biota y la abiota de los ecosistemas se ajustan adaptativamente. Esta articulación es más cercana al concepto original de Darwin de "ajuste" dentro del "banco embrollado", que al término generalmente utilizado por la escuela neo-Darwinista. Patten utiliza el término de "necesidad de ajuste" para este mismo concepto.

Los envirotipos codificadores de los fenotipos aro sus enviroes. Los inmediatos nichos de enviroes tienen su contrapartida interna en los genomas del mecanismo genético. En su función codificadora, los envirotipos actúan como *fuerzas selectivas* y que en la genética convencional son los que comprenden los instrumentos de la selección natural.

La construcción de los fenotipos por medio de los nichos, alteran y dan forma materialmente sus enviroes respuesta. Esta extensión de la propiedad de clausura causal, es decir, la respuesta contribuyendo al estímulo, hace que los organismos puedan dirigir su propia evolución por medio de una gestión del sistema de selección. La barrera de Weissmann (Bus, 1987) puede impedir la herencia de las características adquiridas vía células, pero el imperativo Lamarckiano se puede encontrar todavía a través de la ruta medioambiental del nicho cuando construye el envirotipo, es decir, el código medioambiental. Sin embargo, este debe ser realizado por los mecanismos de control indirecto. En términos generales, se puede concluir que los ecosistemas son verdaderos sistemas hereditarios.

18) Los ecosistemas son sistemas cibernéticos con control distribuido.

La regulación en los ecosistemas, y en general el fenómeno del “balance de la naturaleza”, se realizan por medio de un control descentralizado por parte de la red, de manera mucho más eficaz que por medio de controladores discretos.

En la teoría del control, el comportamiento de los sistemas está regulado por un proceso con dos etapas: *la generación del error y la corrección del error*. Al sistema regulado se le llama *la planta* y el sistema regulador es *el controlador*. Fenómenos de control en biosistemas incluyen fenómenos como la homeostasis en las células, organismos y ecosistemas. En la selección natural, se producen variaciones (generación de errores) y entonces se escoge por medio de ajuste.

La esencia del control es la *retroalimentación negativa*, en la cual se reducen las desviaciones del estado o de la respuesta a partir de las trayectorias de su comportamiento. La respuesta de planta es medida por el controlador a partir de la referencia establecida por el *conjunto de puntos*, generando una medida de desviación; cuando esta excede los límites del conjunto de errores, el aparato activa un mecanismo corrector en la planta, el cual reduce la desviación. El término negativo aplicado a la retroalimentación viene del hecho de que las desviaciones se reducen. Sin embargo, si dichas desviaciones se amplifican, entonces nos encontramos en el caso de la *retroalimentación positiva*, que es generalmente la que se produce en el caso de los procesos de crecimiento.

Muchos de los aspectos del comportamiento de los ecosistemas, tales como la estabilidad y otras características dinámicas, parecen que están reguladas dentro de límites estrechos, y no existe ningún controlador discreto conocido tal como sucede en los organismos y en las máquinas. La llamada “*piedra clave de las especies*”, posibles ejemplos de dichos controladores, puede cuestionarse, debido a la enorme plasticidad de los ecosistemas a readaptarse organizativamente cuando tales especies son sustituidas. Generalmente, las funciones de control en los ecosistemas están formadas por una especie de *inteligencia de hormiguero* (Varela & Bourguine, 1992; Hoffmeyer, 1995), la cual opera de forma implícita en la organización de la red ecológica. De una manera aproximada, esto también es verdad para los organismos, con las interacciones existentes entre las redes neurales e inmunológicas. Mucho mejor que el basarse en la retroalimentación positiva, el

control en los ecosistemas se manifiesta implícitamente a través de la *retroalimentación indirecta* inherente en la complejidad de la red. Las funciones de control se desarrollan en forma difusa sobre la completa red de interconexiones, a través de un dominio de determinaciones indirectas. De la misma manera que si existieran las piedras claves de las especies, el mecanismo de control implica grandes redes que las conectarían con el resto del ecosistema. El control sin controladores puede denominarse por medio de una gran variedad de términos: *indirecto, difuso, distribuido, descentralizado, implícito* o con *control remoto*. Es rasgo central viene basado en la red ecológica, con o sin (generalmente sin) controladores explícitos.

El control en los ecosistemas viene usualmente expresado en términos de *factores limitantes* de una manera más adecuada que el término de retroalimentación negativa. Estos dos conceptos, generalmente están relacionados entre sí dentro de la fenomenología de la dinámica de recursos.

Sea $\Phi_{ij} = g_{ij}z_j$ el componente de flujo interno en estado estacionario en i , $\Phi_i = \sum_{j(\neq i)=0}^n \Phi_{ij}$ que se ha introducido en el sistema como estímulo, z_j hacia el agente

j . $j = 0$ denota el nivel del medio del sistema, más allá de sus agentes componentes. Un incremento en los flujos directos o indirectos hacia i desde j , Φ_{ij} se reflejará en un

incremento en el almacenamiento en i en el estado estacionario, $s_i = \sum_{j(\neq i)=0}^n s_{ij}$, en donde

s_{ij} representa el componente de este almacenamiento derivado a partir de j . Por lo tanto se incrementará (\uparrow) el flujo interior en i derivado desde j , $\Phi_{ij} \uparrow$, como condición necesaria para incrementar el almacenamiento en i derivado desde j , $s_{ij} \uparrow$. Esta condición puede expresarse en *forma de factor limitante* como $s_{ij} \uparrow \Rightarrow \Phi_{ij} \uparrow$, siendo \Rightarrow la implicación lógica. Su contrapartida es $-\Phi_{ij} \uparrow \Rightarrow -s_{ij} \uparrow$, es decir, ningún incremento en los flujos internos implica ningún incremento en el almacenaje y donde \neg significa la negación lógica. Esta es la *forma de la retroalimentación negativa* y que tiene el mismo valor veritativo que la forma de factor limitante, siendo ambas lógicamente equivalentes. Establecidas estas consideraciones, los conceptos de retroalimentación negativa y de factor limitante pueden ser tratados de manera semejante en el análisis de las relaciones de control basadas en las transacciones de recursos.

Las bases para el control distribuido en la red deben apoyarse en los componentes con retroalimentación del modo 2 de reciclaje. Esto se asocia con los flujos de recursos sobre los conjuntos de caminos directos A_{ji}, Ω_{ji} en contra de los flujos sobre los caminos inversos de alimentación A_{ij}, Ω_{ij} . Los coeficientes de transacción para estos caminos directos e inversos son, respectivamente $[g(A_{ij}) + g(\Omega_{ij})]$ y $[g(A_{ji}) + g(\Omega_{ji})]$. Está claro que si $[g(A_{ij}) + g(\Omega_{ij})] > [g(A_{ji}) + g(\Omega_{ji})]$, entonces j ejerce un control más transactivo sobre i que lo hace i sobre j . De otra manera, si $[g(A_{ij}) + g(\Omega_{ij})] < [g(A_{ji}) + g(\Omega_{ji})]$, entonces, el

inverso es verdadero. En otras palabras, si i es más importante en el entorno de respuesta transactiva que j entonces será su entorno estímulo y j controla i . Alternativamente, si j es más importante en su entorno de respuesta transactiva que i , entonces será su entorno de respuesta e y controla j . En ambos casos el control está mediatizado de manera compleja por medio de una combinación de enlaces directos y una gran cantidad de caminos indirectos, dentro del conjunto total de caminos. El control está distribuido, o es indirecto, en el tiempo y en espacio de la red ecológica debido a la existencia de muchos caminos de diferentes clases y longitudes involucrados cuando se alcanza la condición de la clausura transitiva en el estado estacionario. Podemos concluir que los ecosistemas son sistemas cibernéticos con control distribuido.

19) Los ecosistemas son unidades de coevolución.

Los organismos y sus entornos mutuamente implicados deben coevolucionar o las especies en cuestión deben ir a la extinción (Patten, 1982).

Deberemos recordar las siguientes propiedades:

- a) El determinismo espacio-temporal modela cada objeto o sujeto como capaz o no de responder a ciertos estímulos medioambientales. Es decir, cada agente en una red ecológica tiene un repertorio estímulo (Z), y para sus posibles respuestas generales un repertorio de respuesta (Y).
- b) Existe en los ecosistemas un amplio despliegue de conexiones debidas a sus caminos indirectos. Por lo tanto, muchos de los nodos en las redes ecológicas aparecen en los entornos de muchos o de todos los otros nodos, y muchos, entre todos los agentes dentro del ecosistema, influyen o son influenciados por muchos de los otros agentes. Los agentes dentro del ecosistema tienden a ser mutuamente determinantes.
- c) Todos los entornos dentro del ecosistema tienden a formar una partición de sus flujos y almacenamientos.
- d) Los entornos son envirotipos hereditarios, codificando exogénicamente por medio de la herencia evolucionista lo mismo que lo hace endogénicamente el código de los genotipos.

Si en el tiempo de evolución, el medio ambiente Z^0 cambia, $Z^0 \longrightarrow Z^1$, la siguiente secuencia de sucesos probablemente ocurrirá. Los conjuntos de estímulos sobre los agentes disminuyen inicialmente $Z^1 < Z^0$, debido a que los organismos que están adaptados a Z^0 son menos sensibles a Z^1 . Si la evolución expande sus repertorios de estímulos, entonces $Z^0 \longrightarrow Z^*$ hasta llegar a $Z^* = Z^0$, y entonces podemos decir que coevolucionan los organismos y sus entornos estímulo. Si tal evolución no ocurre, entonces, los dominios restringidos Z^1 en relación al viejo medioambiente $Z^1 < Z^0$ produce conjuntos de respuestas restringidos $Y^1 < Y^0$. Estas respuestas limitadas generan a la vez entornos de respuesta limitados, y como ellos devendrán en futuros entornos estímulo, los futuros conjuntos de estímulos Z^2 también serán limitados $Z^2 < Z^1$. Esto produce todavía

más futuros conjuntos de respuestas limitadas $Y^2 < Y^1$ y así sucesivamente en una espiral de estímulos y respuestas progresivamente disminuidos, en donde $(Z^{k+1}, Y^{k+1}) < (Z^k, Y^k)$. Este hecho se refleja en la evolución de un organismo hacia la estenopía, el endemismo restringido, la rareza, el riesgo, y como último, la extinción. Esto puede ocurrir por mediación de procesos continuos tales como la deriva y el aprendizaje genético, y también por medio de las mutaciones discontinuas.

Por lo tanto, el estrechamiento inicial de los repertorios de estímulos debidos al cambio medioambiental tiende a producir una espiral descendente de incremento de especialización. Cuando esto sucede la restauración de los conjuntos de estímulo es necesario para prevenir la extinción. Los ajustes adaptativos de la biota y de los entornos reflejan la coevolución organismo-medioambiente, sin la cual la biota tenderá a la extinción. Como todos los complejos organismo-entorno puede evolucionar o extinguirse de acuerdo a una racionalidad de comportamiento natural, los ecosistemas tomados en su totalidad, son unidades de coevolución. Este imperativo coevolucionista está aplicado a los casos de especies de amplia anchura extendido sobre muchos ecosistemas. Entonces, las características operativas en el medio ambiente en cuestión deberán ser igualadas por medio de la evolución, en todos los dichos medio ambientes. Este es el concepto de *coevolución parcial*. La igualación de diferentes subconjuntos de características, viene asociada a menudo con diferentes etapas de los ciclos de vida, con la disyunción de diferentes entornos que representan porciones de la experiencia total medioambiental de las especies en diferentes tiempos y lugares. Como todos los entornos dentro de un ecosistema particular forman una partición del sistema, ellos y sus agentes contenidos y definidos.

20) Los ecosistemas expanden el más profundo espacio de la realidad.

Los ecosistemas, como temas adaptativos complejos, buscan el permanecer en el estado estacionario (por ejemplo las comunidades en su situación de clímax), pero en general, nunca lo alcanzan o nunca permanecen en él. Cambian se hacen más complejos de una manera perpetua, y en dicho proceso generan una perpetua novedad y una expansión del "profundo espacio" en el universo. A partir de los conceptos establecidos por la física, sabemos que el Universo, considerado como una estructura jerárquica está expandiéndose. La expansión hacia arriba y hacia fuera del espacio ha estado ocurriendo desde el momento del Big Bang a una velocidad dada por la todavía incierta constante de Hubble. También existe una expansión del universo hacia abajo y hacia adentro, en el otro límite de la jerarquía, pero que ha recibido poca atención hasta el momento. Esto último es evidente a partir de la experiencia de la vida en la Tierra y se ha desarrollado en tres fases.

- 1) *Ontológica, prebiótica*: Antes de que la vida existiera, la Ecosfera de la superficie planetaria consistía en una cadena de sistemas abiertos implicando las fases de la materia desplegada bajo las formas de *litosfera, hidrosfera, atmósfera*. La evolución del planeta durante el tiempo geológico como un *sistema adaptativo complejo* creó muchas nuevas configuraciones de la materia y de la energía, como procesos abióticos los cuales son bien conocidos por producirse a lo largo y a lo ancho del cosmos. Novedad y diversidad físico-química fueron incrementándose a medida de que pasaba el tiempo. Las nuevas configuraciones implicaban relaciones consistentes entre los agentes,

interacciones, nichos y entornos, impuestos y codificados por las leyes de la Física y de la Química. Un riguroso determinismo estímulo-estado-respuesta de las transacciones agente-entorno y de relaciones se estableció bajo dichas leyes, y la “codificación” por medio de la consistencia que implicaba la determinación implicó la construcción de entornos hereditarios o entorotipos. Se formaron *ecosistemas abióticos* que comportaban múltiples interacciones agente-entorotipo, y antes del advenimiento de la vida, y por consiguiente de la existencia del propio medioambiente, fueron creados la próxima colección de interacciones (el próximo ecosistema) que siguió. La superficie de la Tierra evolucionó hacia la anisotropía, creciendo más estructuras antientrópicas, heterogeneidades y gradiente, todo ello a escala de organización. El gradiente de destrucción, de acuerdo con la segunda ley de la termodinámica condujo al ensamblaje y al mantenimiento de la nueva estructura fisicoquímica, y a los nuevos entornos asociados con los nuevos objetos evolucionados. En la evolución que existió desde los componentes inorgánicos simples a la “sopa prebiótica” compuesta de sustancias orgánicas complejas, el espacio-tiempo físico devino más y más lleno de una incrementada cadena de objetos y de sus concomitantes: estructuras, formas y superficies; espacios, intersticios y micronichos; fuerzas y gradientes, y actividad y cambio. *El espacio profundo se fue ensanchando.*

- 2) *Ontológico, biótico.* Con la llegada de la vida, este proceso explotó. La vida mineralógica se pudo haber formado primeramente, de acuerdo con la teoría de Cairns-Smith (1982). Entonces, los proteínoides basados en el carbono. Los coacervados y otras macromoléculas orgánicas pudieron haber seguido (Fox & Dose, 1977; Casti, 1989). Se establecieron los conjuntos de compuestos químicos autocatalíticos y autosostenibles, se formaron las membranas y se establecieron sus delimitaciones como sistemas. Con la semipermeabilidad, se realizó la inclusión y la exclusión; fue desarrollado el hábitat de la célula, se estabilizaron los entornos interiores y se evolucionó ya en grandes etapas, lo que antes lo fue en pequeñas. Orgánulos diferenciados fueron creciendo para dar lugar a las funciones especializadas de la célula; el hábitat eucariótico emergió a partir del procariótico. La diversificación bioquímica temprana y la radiación adaptativa dio lugar a un “permiso para entrar” de las nuevas formas reflejadas en la producción químico-fotosintética, en el metabolismo autotrófico frente al heterotrófico, y en la codificación genética de la experiencia tal y como nosotros conocemos en las actuales formas de vida. Las células formaron alianzas simbióticas; en la evolución de la individualidad (Bus, 1987) emergieron los organismos multicelulares y, basado en el requerimiento de satisfacer las condiciones físicas de no aislamiento y de apertura, las poblaciones crecieron en los nichos de la superficie planetaria, y se diversificaron hasta alcanzar el nivel más alto de las alianzas formando comunidades y ecosistemas. La selección natural, o su equivalente, la codificación medioambiental, de los individuos se convirtió en la manera de la herencia evolucionista. Se formó la *biosfera* y se fue haciendo más y más compleja a través de la vida basada en el carbono consigo misma y con las rocas, el aire y el agua del planeta abiótico. La “construcción de nichos” biogénica en ambos costados de las membranas

semipermeables que circunscribían los bloques de construcción de la vida, produjeron la diversificación de los nichos en todas las escalas, tanto las microscópicas e internas como las macroscópicas y externas. *El espacio profundo del universo devino cada vez más expandido.*

- 3) *Epistemológico.* El origen de la vida como hacedor de objetos constructores de modelos es a la vez el origen de sus *epistemologías* implícitas. Fue rudimentario al principio, representaciones primitivas que liberaban la vida del puro determinismo físico y que introducían la subjetividad en la dinámica de la existencia. Estos modelos primigenios, al igual de los de hoy, fueron objetivos y materiales en su base física. Pero de manera operacional, fueron informacionales y contextuales en su expresión y en su intersección con la realidad ontológica. *Todo modelo tiene en común que codifica la experiencia, y siempre implica la existencia de signos, señales, sintaxis, semántica y una capacidad para decodificar y derivar el significado a partir de aquello que está codificado.* Las epistemologías más tempranas debieron ser semioquímicas, es decir, basadas en la química. Ellas existen todavía y están muy extendidas a lo largo de los filums, y han sido ampliamente refinadas por medio de la herencia evolucionista. Los ácidos nucleicos, las enzimas, las hormonas, etc. Son ejemplos de esta categoría. La irritabilidad celular, los tropismos, las redes neuronales y la función cerebral en el acoplamiento motor-sensorial, la cognición, la cautela y por último, los estados mentales de la conciencia y la racionalidad, tienen una base química, y en muchos casos, electroquímica expresada en su forma más refinada. Esta forma más avanzada de expresión de los fenómenos epistemológicos aparece en nuestra propia especie, bajo las formas diferentes de la cultura: mitología, religión, ciencia, música, arte, literatura, estados mentales alterados por la drogodependencia, y últimamente en la realidad virtual. Por supuesto, no podemos estar seguros de ello, inmerso como está dentro del propio sistema de nuestra cognición. Cada especie debe tener y debe sentir su propio desarrollo epistemológico y su visión del mundo derivada, como la más refinada por medio de criterios experimentales, y que por supuesto, escapa completamente al resto de las especies. Parece que no hay ninguna manera para ninguna especie el saber este hecho y el ser capaz de resolver este problema. Lo que parece claro es que todas las epistemologías que existen sobre la Tierra, procedentes de todas las especies que viven en un tiempo determinado, comprenden otro compartimiento de la superficie planetaria llamada por Teilhard de Chardin, *noosfera*. En su expresión, lejos de su base física y sus límites, y en su capacidad de interactuar con y ejercer una gran influencia sobre la realidad ontológica, esta noosfera introduce la subjetividad dentro de la realidad ontológica y por ello adquiere un status ontológico legítimo. *Representa una profunda, única, y al mismo tiempo muy cualitativamente diferente, expansión del más profundo espacio del universo, expansión que solamente se produce de manera biológica.*

1.4.- CONCLUSIONES DE ESTE CAPÍTULO

Muchas de estas propiedades remarcables, producto del conocimiento y la investigación de Patten (2001) pueden dar un sentimiento de incredulidad e incluso de rechazo en científicos e incluso en personas que no son, a la luz del desarrollo actual de la ciencia ecológica. Existen las propiedades de las redes, las propiedades de los sistemas y las propiedades del holismo que el *Homo sapiens* y ciertamente su epistemológica extensión conocida como Ciencia de la Ecología, que no entiende muy bien como todo ello funciona. Estas propiedades, afortunadamente, se comprenderán más en un futuro, o posiblemente ellas puedan servir para ser una guía en la evolución de la Ecología hacia una mezcla más equilibrada de empiricismo y de teoría, de reduccionismo y de holismo. Es la razón por la cual han sido explicitadas en este capítulo.

1.5.- BIBLIOGRAFÍA

Ashby, W.R. (1952). *An Introduction to Cybernetics*. Wiley, New York.

Bak, P. (1996). *How Nature works, The Science of Self-Organized Criticality*. Copernicus/Springer-Verlag, New York.

Bus, L.W. (1987). *The evolution of Individuality*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Cairns-Smith, A.G. (1982). *Genetic Takeover and the Mineral Origins of the Life*. Cambridge University Press, Cambridge, England.

Casti, J.L. (1989). *Paradigms Lost, Images of Man in the Mirror of Science*. William Morrow, New York.

Conrad, M. (1983). *Adaptability, The significance of Variability from Molecule to Ecosystem*. Plenum, New York.

Elton, C.S. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson. London.

Fox, S.W. & Dose, K. (1977). *Molecular Evolution and the Origen of the Life*. Marcel Dekker, New York and Basel.

Grinnell, J. (1917). *The niche-relationships of the California thrasher*. Auk. 34: 427-433.

Haskell, E. F. (1949). *Mathematical Systematization of Environment, Organism and Habitat*. Ecology, 21: 1-10.

Higashi, M. & Patten, B.C. (1989). *Dominance of indirect causality in ecosystems*. Amer. Nat. 133: 288-302.

Hoffmeyer, J. (1995). *The swarming cyberspace of the body*. Cybernetics and Human Knowledge, 3: 16-25.

- Hutchinson, G.E. (1957). *Concluding remarks*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 415-427.
- Kauffman, S.A. (1993). *The Origins of Order. Self-Organization and Selection in Evolution*. Oxford University Press, New York.
- Kauffman, S.A. (1995). *At Home in the Universe. The Search for Laws of Self-Organization and Complexity*. Oxford University Press, New York.
- Lindeman, R.L. (1942). *The trophic-dynamic aspect of ecology*. Ecology, 28: 399-418.
- Mason, H. & Langenheim, J.H. (1957). *Language and the concept of environment*. Ecology, 38: 325-340.
- Muller, F. (1992). *Hierarchical approaches to ecosystem theory*. Ecological Modelling, 63: 215-242.
- Odling-Smee, F.J. (1988). *Niche-constructing phenotypes*. In: *The Role of Behavior in Evolution* (Plotkin, H.C., ed.). M.I.T Press, Cambridge, Massachusetts, 73-132.
- Odling-Smee, F.J. (1996). *Niche construction*. Amer. Nat. 147: 641-648.
- Patten, B.C. (1978). *Systems Approach to the concept of Environment*. Ohio J. Science, 78(4): 206-222.
- Patten, B.C. (1980). *Systems Approach to the concept of Niche*. Synthese, 43: 155-181.
- Patten, B.C. (1982). *Environs: relativistic elementary particles for ecology*. Amer. Nat. 119: 179-219.
- Patten, B.C. (1991). *Network ecology: indirect determination of the life-environment relationship in ecosystems*. In: *Theoretical Ecosystem Ecology: The Network Perspective* (Higashi, M. and Burns, T. P., eds.). Cambridge University Press, London. 288-351.
- Patten, B.C. (1992). *Energy, emergy, and indirect effects*. Ecological Modelling, 62: 29-69.
- Patten, B.C. (1995). *Network integration of ecological extremal principles: exergy, emergy, power, ascendancy, and indirect effects*. Ecological Modelling, 79: 75-84.
- Patten, B.C. (2001). *Holoecology*. Manuscript.
- Patten, B.C. & Auble, G.T. (1980). *Systems Approach to the Concept of Niche*. Synthesis, 43: 155-181.
- Patten, B.C. & Auble, G.T. (1981). *System theory of the ecological niche*. Amer. Nat. 117: 893-992.

Patten, B.C., Higashi, M. & Burns, T.P. (1990). *Trophic dynamics in ecosystem networks: significance of cycles and storage*. *Ecological Modelling*, 51: 1-28.

Patten, B.C. & Higashi, M. (1995). *First passage flows in ecological networks: measurement by input-output flow analysis*. *Ecological Modelling*, 79: 67-74.

Simon, H. A. (1973). *The organization of complex systems*. In: *Hierarchy Theory, The Challenge of Complex Systems* (Patten, H. H., ed.). Braziller, New York. 1-27.

Usó-Domènech, J.L., Mateu, J. & Patten, B.C. (2002). *Mathematical Approach to the concept of Environment: Open systems and Processes*. *International Journal of General Systems*. (In press).

Vandemeer, J.H. (1972). *Niche theory*. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 107-132.

Varela, F.J. & Bourgine, P. (1992). *Toward a Practice of Autonomous Systems*. MIT Press, Paris.

Von Uexkull. (1926). *Theoretical Biology*. Kegan, Paul, Trench and Co. London.

Weaver, J.E. & Clements, F.E. (1929). *Plant Ecology*. McGraw-Hill, New York.

CAPÍTULO II: EL MODELO ECOLÓGICO

2.1.- INTRODUCCIÓN

La Realidad o Sistema Ontológico es lo que es. Es compleja e incomprensible por parte del observador. Por lo tanto, para estudiar la realidad con fines prácticos es absolutamente necesario simplificarla. Tal principio de simplificación o reduccionismo se basa fundamentalmente en dos principios básicos:

- 1) Determinar para que, o con que objeto, se quiere conocer y estudiar dicha realidad.
- 2) La simplificación será una consecuencia de un conjunto de factores subjetivos y objetivos del observador, tales como su formación, sus conocimientos sobre la realidad, su ideología, etc. Todo ello forma las condiciones epistemológicas.

Como consecuencia de la determinación de los fines del estudio y de las características (aptitudes y actitudes) del observador, sobre la realidad, se define un sistema. En él existen tres ingredientes básicos:

- 1) Existe un fin.
- 2) Existe un conjunto de objetos o normas.
- 3) Tal conjunto está ordenado.

Diferentes observadores sobre la misma realidad establecerán diferentes sistemas. Y ello por dos razones fundamentales:

- 1) La finalidad, que puede ser diferente de un observador a otro.
- 2) El “entrenamiento” (la epistemología) del observador que, usualmente, será distinto.

Podemos decir lo siguiente:

Sobre un mismo sistema ontológico pueden establecerse o definirse diferentes y numerosos sistemas semióticos o modelos.

Se dice que el sistema es *dinámico* (diacrónico). Si por el contrario, todos los elementos del sistema y las relaciones entre ellos son inmutables, el sistema es *estático* (diacrónico).

Modelo es una de esas palabras que tiene multitud de usos y abusos, y por ello se ha convertido en un término excesivamente ambiguo. En la acepción que empleo en esta tesis,

un modelo no es otra cosa que la representación formal de un sistema. Formal como referido a forma. Hay que tener claro dos ideas: que hay muy diversas clases de modelos, y que los modelos se construyen para algo, tienen una justificación. De acuerdo con la definición, un modelo es una descripción lingüística de un sistema, es decir, es una clase particular del sistema semiótico, y que utiliza el lenguaje formal de la matemática. El criterio radical para establecer dos tipos de modelo descansa en el hecho en que unos modelos son útiles para los fines en que fueron construidos y otros son inservibles. Lo que realmente distingue unos modelos de otros no es su aspecto externo (matemático, plástico, mecánico, literario, etc.), sino su utilidad. Por ello podemos establecer:

Un sistema ontológico puede ser representado por una gran variedad de modelos.

En el principio de aprehensión científica al que sometemos la realidad, a lo largo de la secuencia *realidad-sistema semiótico-modelo*, el grado de realismo disminuye, con la esperanza de que aumente el nivel de utilidad.

El grado de formalismo o *nivel de precisión* de los modelos es muy variable. De manera aproximada se puede aceptar que aumenta desde los modelos lingüísticos hasta los modelos matemáticos. Esto podemos decir *a grosso modo*, pues es obvio que se pueden encontrar excepciones. También es cierto que dentro de cada grupo de modelos, el nivel de precisión puede ser muy diferente.

Precisión y exactitud no siempre son sincrónicas

Por otra parte, un modelo muy preciso no siempre es más útil que otro menos preciso. Elegida una clase de modelos, ¿hasta qué punto debería ser detallado?. Está claro que el fin, el objetivo condiciona el instrumento, y que el criterio de la utilidad es el básico de la elección. Podemos decir que si los elementos que se han retenido y las interrelaciones que se han establecido son “buenas”, o son las más relevantes, el modelo es útil. Si se ha errado en la identificación de elementos o si éstos han sido mal definidos, o si se han olvidado algunas de las relaciones cruciales, el modelo que se construya resultará inútil.

La clave para construir un modelo útil radica, esencialmente, en identificar de manera adecuada los elementos cruciales, definirlos de manera precisa y operativa y establecer las principales relaciones entre ellos. El mejor modelo es el más útil.

De las numerosas clases de sistemas semióticos deberemos examinar los modelos matemáticos. Estos constituyen una amplia familia que puede ser subdividida en varias subfamilias:

- a) Modelos en sistemas de ecuaciones analíticas.
- b) Modelos con ecuaciones estocásticas.
- c) Modelos en sistemas de ecuaciones diferenciales.
- d) Modelos en sistemas de ecuaciones de diferencia finita.

- e) Modelos de programación lineal o cuadrática (paramétrica, estocástica, con restricciones lineales o no lineales, etc.)
- f) Modelos de dinámica de sistemas.
- g) Modelos en relaciones matriciales.
- h) Otros.

Dicha enumeración es arbitraria. No puede interpretarse en el sentido de que un modelo no puede ser incluido simultáneamente en dos o más categorías. Existen al menos, tres grandes criterios para clasificar los modelos matemáticos. A saber:

- 1) En función de los procedimientos seguidos para medir los parámetros o características estructurales del modelo. En este caso, existen modelos en los que las características se establecen con técnicas estadísticas rigurosas,
- 2) Clasificar el modelo de acuerdo con la mayor o menor posibilidad de simular con el modelo.
- 3) Hay modelos que son aplicables a pocas o muchas clases de sistemas. Es decir, que requieren o no, un formato de tipo poco riguroso del sistema para poderlo aplicar. Un modelo de programación lineal paramétrica exige una representación visualizada del problema. En cambio, un modelo de dinámica de sistemas admite un planteamiento mucho más abierto.

El objetivo inmediato de un modelo es representar esquemáticamente, pero de manera precisa y útil, la historia y el estado actual de un sistema. Sin embargo, el fin último del modelado es proyectar hacia el futuro cuáles pueden ser los diferentes estados del sistema, ante diferentes hipótesis o escenarios. *Simulación* es la generación de posibles escenarios del sistema o “imágenes” por medio del modelo que lo representa.

La simulación se ha convertido en un procedimiento frecuente en la *prospectiva* de sistemas por alguna de estas razones:

- 1) Ensayar sobre sistemas reales o prototipos puede ser muy costoso.
- 2) Ensayar sobre sistemas reales puede llevar a la destrucción de los mismos.
- 3) En los ensayos de determinados sistemas puede ser interesante alterar las escalas de tiempo.

Conviene distinguir tres conceptos diferentes: *proyección*, *previsión* y *simulación*. Entenderemos por *proyección* la extrapolación histórica de una variable. Si existiesen otras variables, las proyecciones respectivas se obtienen independientemente unas de otras. Diremos que los términos *proyección* y *tendencia* son sinónimos. *Previsión* es un caso particular de la simulación. En aquellos casos en que el modelo matemático que representa el sistema ontológico está constituido exclusivamente por ecuaciones de comportamiento

determinísticas y se puede tener un control efectivo de las variables exógenas y paramétricas, las trayectorias futuras de las variables pueden ser pronosticadas con certeza. Por tanto, puede preverse con un grado de exactitud controlada, los valores de las variables en cada instante del tiempo. Finalmente, cuando las ecuaciones de comportamiento son borrosas y/o no se tiene un control efectivo sobre todas las variables exógenas y parámetros, es preferible generar diversos posibles estados futuros del sistema: esto es lo que denominamos *simulación*.

Las palabras “escenario” e “imagen” que hemos utilizado anteriormente en relación con la noción de simulación, tienen un significado preciso que deberá ser establecido. Entenderemos por “escenario” el conjunto de hipótesis coherentes sobre las condiciones en que van a desenvolverse el sistema. Asimismo, el concepto “imagen” hace referencia a la situación en que se encontrará el sistema si se dan las circunstancias expresadas por un determinado “escenario”. Por lo tanto se puede decir que a cada “escenario” corresponde una “imagen”.

2.2.- CARACTERÍSTICAS DE LOS MODELOS MATEMÁTICOS

Podemos distinguir entre dos tipos de características en los modelos matemáticos: las características estructurales y las funcionales:

2.2.1.- Características estructurales de los modelos matemáticos

Los modelos matemáticos están constituidos por las siguientes características estructurales:

- a) *Elementos*. Son los componentes fundamentales del sistema-modelo. Un elemento es la representación simplificada de alguna característica o atributo de la realidad objeto de estudio. En el modelo, por supuesto habrá menos elementos que en la realidad en estudio: y que, además, usualmente un elemento es una representación conceptualizada y deformada de una parte del mundo real.
- b) *Relaciones entre elementos o redes de comunicación*. La segunda característica esencial de los modelos matemáticos es que los elementos están interrelacionados. En un sistema no se retienen todas las interacciones entre todos los elementos, sino que los más significativos para los fines concretos con que se esté elaborando el sistema. *Las redes de comunicación* pueden ser redes o conexiones mentales o abstractas.
- c) *Límites o fronteras*. El modelo tiene unos límites precisos, de tal manera que sin ambigüedad se sabe si un determinado elemento o red pertenece o no al sistema. En buena medida, trazar el límite de un sistema es arbitrario y subjetivo. Pero esto no quiere decir que no se pueda hacer con precisión. El establecer el límite de un sistema supone que previamente se ha acotado el trozo de realidad que se quiere acotar.
- d) Una vez establecido el límite, se denominarán elementos *endógenos* a aquellos que queden dentro y cuyo comportamiento está influido por otros elementos. Se

denominarán *exógenos* aquellos, que estando fuera, deben ser considerados, porque actúan sobre algún elemento endógeno. Naturalmente, existen muchos elementos que no son tenidos en cuenta porque, o no actúan sobre el sistema o lo hacen de manera poco apreciable.

2.2.2.- Características funcionales de los modelos matemáticos

Las características funcionales de los modelos matemáticos se pueden agrupar en:

- a) *Flujos de materiales, de información o de energía* que circulan entre las variables de estado. Esta comunicación se hace a través de las redes de comunicación. Sucede que con frecuencia, la relación funcional entre dos variables no opera instantáneamente, sino que experimenta demoras o retardos. También se puede decir que hay efectos inerciales entre variables. A veces se habla de efectos hereditarios, para referirse a esta cuestión. Tal hecho debe ser tenido en cuenta cuando se establece la función entre esas variables; para lo cual es preciso datarlas o fecharlas, por medio de un índice. Hablar de instantáneamente es decir algo que tiene sentido relativo. Se refiere a que la acción se produce en un periodo de tiempo no superior, al que habrá se haya elegido como periodo convencional de análisis. Es necesario, por lo tanto, saber que unidades de tiempo se han de utilizar. Y una vez elegida, se dirá que hay un retardo o lag en la transmisión de información entre variables cuando se produce en un periodo de tiempo superior a la unidad elegida. Por lo tanto, instantáneamente debe entenderse en el sentido relativo a la unidad de tiempo convencional.
- b) *Válvulas o grifos*, que controlan los diversos flujos.
- c) *Retardos*, resultantes de las discrepancias entre unidades de tiempo y velocidades de circulación de los flujos.
- d) *Bucles de retroalimentación o feedback* o cadenas de causalidad o influencia circulares entre elementos. Es decir, una secuencia de relaciones funcionales, en la que un elemento influye en el comportamiento de otro "situado por delante", o que dos elementos se influyen mutuamente. Podemos distinguir entre:
 - 1) *Bucles de retroalimentación positivos*. Aumento de las divergencias. La cadena de causalidades lleva a que si crece la variable principal crece la variable flujo sobre la que influye, y de la que depende. Pero, también es cierto el razonamiento inverso: si el valor de la variable principal se hace negativo, el proceso tenderá a deprimirse.
 - 2) *Bucles de retroalimentación negativos*. Existirá convergencia. Al aumentar una variable otra disminuye (o viceversa). Un bucle de esta naturaleza llevará al sistema a un punto de convergencia o de estabilidad temporal.

- 3) Cuando se producen simultáneamente bucles positivos y negativos suele ser imposible predecir cuál será el resultado final. Además, el hecho de que operen combinadamente efectos retardados y bucles de retroalimentación hace que a veces se encuentren comportamientos no esperados o *contraintuitivos*. Por ello, una acción tomada sobre una variable con el fin de modificar otra dependencia de aquella, puede acabar teniendo una repercusión esperada en una tercera, o es ella misma, al cabo de un cierto intervalo de tiempo. También es frecuente que la acción de los retardos y bucles de retroalimentación lleven a un comportamiento *oscilatorio* de algunas de las variables del modelo.
 - a) Los elementos de un modelo son las variables y parámetros. Una variable no es otra cosa que la definición precisa y operativa de un elemento cuya magnitud varía a lo largo del tiempo, si bien excepcionalmente puede ser constante. Un parámetro es una magnitud constante. Dicha afirmación de constancia debe entenderse referida al periodo de estudio del sistema; y por lo tanto, es convencional.
 - b) Las redes de comunicación, o relaciones entre elementos, se convierten los modelos matemáticos, en relaciones funcionales, o simplemente funciones, entre variables y parámetros. En general, en los modelos matemáticos las relaciones funcionales se escriben como *ecuaciones de comportamiento* o ecuaciones en sentido estricto y *de definición* o identidades. Los parámetros y la forma funcional (lineal, cuadrática, exponencial, etc.) constituyen la característica de la función. Los elementos endógenos son denominados *variables dependientes*, en tanto que los exógenos se llaman *variables independientes*.

2.3.- EVOLUCIÓN TEMPORAL DE LAS VARIABLES. TRAYECTORIAS

Un sistema dinámico, cualquiera que sea su clase, contiene una serie de elementos clave. De estos elementos, unos son fijos, al menos en periodos de tiempo limitado y otros son variables. Estos elementos clave que varían a lo largo del tiempo son denominados *variables de estado del sistema*. El problema fundamental que se trata de responder con el modelado de un sistema es explicar el porqué y cómo varían a lo largo del tiempo las variables de estado. La finalidad esencial de disponer de una explicación del porqué y el cómo es que si se verifican ciertas condiciones de *estabilidad* de los parámetros tendremos un procedimiento para conocer o simular cómo se comportará el sistema ante diversas hipótesis o escenarios alternativos.

Se denominará *trayectoria* al conjunto de valores que toma una variable a lo largo del tiempo. Es decir, evolución temporal y trayectoria son conceptos sinónimos. La representación de una trayectoria se puede hacer de varias formas. Las más interesantes son las siguientes:

- 1) Representación por medio de una función.
- 2) Representación por medio de una tabla o cuadro.

3) Representación por medio de un gráfico.

Una manera de representar matemáticamente un sistema dinámico es la siguiente:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dY_1}{dt} &= f_1(X, Y, \theta) \\ \frac{dY_2}{dt} &= f_2(X, Y, \theta) \\ \dots\dots\dots \\ \frac{dY_n}{dt} &= f_n(X, Y, \theta) \end{aligned} \right\}$$

en donde, $\frac{dY_i}{dt}, i = 1, 2, \dots, n$ representa cuánto varía Y_i al variar el tiempo t . Con X representamos el conjunto de variables independientes. Con Y el conjunto de variables dependientes y con θ el conjunto de parámetros.

El objetivo final es encontrar como varían las variables Y_i en función de las X , θ y el tiempo. Es decir, se trata de hallar

$$\left. \begin{aligned} Y_1 &= f_1(X, \theta, t, Y_0) \\ Y_2 &= f_2(X, \theta, t, Y_0) \\ \dots\dots\dots \\ Y_n &= f_n(X, \theta, t, Y_0) \end{aligned} \right\}$$

siendo Y_0 el conjunto de valores de Y en el instante inicial.

Realmente las trayectorias pueden tener infinitas formas. Debe tenerse en cuenta que usualmente los datos observados no se ajustan exactamente a las trayectorias teóricas. El interés fundamental de esta tipificación es poseer un lenguaje con que denominar cualitativamente los diferentes tipos de evoluciones temporales de las variables. Los principales tipos de trayectorias son: *constante, creciente, decreciente, sigmoidal, oscilante periódico, oscilante amortiguado, oscilante expansivo*. Las trayectorias *exponenciales* suelen ser presentes en una gran cantidad de fenómenos. Estas trayectorias conducirían a la destrucción del sistema si no estuviesen atenuadas o frenadas por algunas causas. Es útil pensar en el crecimiento exponencial en términos de *periodo de duplicación*.

Normalmente se piensa que una determinada estructura (un modelo) produce una serie de *trayectorias biunívocamente asociadas a diferentes hipótesis*. Sin embargo, desde los trabajos de Prigogine y otras tal afirmación debe ser puesta en duda. En efecto, la idea de una sola trayectoria posible asociada a una hipótesis (condiciones iniciales y conjunto de parámetros) es negada por algunas experiencias. Además, es fácil encontrar modelos que generan trayectorias cualitativamente diferentes ante cambios infinitesimales de un parámetro o de una condición inicial (valor inicial de una variable dependiente).

Prigogine cuenta el siguiente experimento biológico para entender el concepto de bifurcación:

“Un ejemplo sencillo, en el que puede seguirse admirablemente la formación de bifurcaciones, es el problema de la formación de las rutas que abren las hormigas. El experimento básico, realizado recientemente por Pasreels, junto con mi colega Deneuburg y otros, es el siguiente: las hormigas fueron colocadas a la izquierda y la fuente de alimentación a la derecha. Con dos agujeros dispuestos simétricamente, se posibilita la formación de dos rutas distintas. Cada hormiga que avanza por una ruta va dejando una señal química, una feromona de vida limitada. Si tenemos en cuenta la posibilidad de que se utilice una ruta u otra, en función del número de la población de hormigas, vemos que, curiosamente, se llega a un diagrama de bifurcación. Para poblaciones pequeñas, la probabilidad de que se empleen una u otra ruta es equivalente; es la rama termodinámica. Si nos aproximamos al valor crítico, se producen amplias fluctuaciones y utilizan prevalentemente una ruta sobre la otra. Más allá del valor crítico, eligen una sola, y el 90% de las hormigas, por ejemplo, utilizan esta ruta preferente. Tenemos en ello un excelente ejemplo biológico sobre la formación de una bifurcación mediante interacciones mediadas por una sustancia química específica”.

La *trayectoria catastrófica o catástrofe*, es un caso particular de la *teoría de las bifurcaciones*. Esta teoría se debe a R. Thom. En esta teoría, existe un punto, del que por diferencias infinitesimales se pueden generar nuevas trayectorias.

2.4.- EL DIAGRAMA CAUSAL

Un diagrama causal es en sí un modelo, en la medida en que supone hacer una representación gráfica de un sistema. Un diagrama causal es un modelo más formalizado que una descripción lingüística en lenguaje natural, pero mucho menos preciso una descripción en lenguaje formal matemático. En un diagrama causal aparecen formalizados los elementos del sistema y se establecen las relaciones entre ellos, haciendo constar cual es el signo de variación esperado entre cada par de elementos. Por ejemplo, en la relación:

$$a \rightarrow^+ b$$

$$\text{presa} \rightarrow^+ \text{predador}$$

se quiere significar que las variables a y b se mueven temporalmente en el mismo sentido: si una crece, la otra crece, la otra también; y viceversa. También puede activarse tal relación entre un parámetro y una variable. Con ello se representa que si el parámetro variase, lo haría en el mismo sentido la variable sobre la que actúa.

Obviamente, una relación del tipo

$$a \rightarrow^- b$$

$$\text{predador} \rightarrow^- \text{presa}$$

significa todo lo contrario; es decir, que las variables a y b se mueven a lo largo del tiempo en sentido contrario, cuando una crece la otra decrece, y viceversa.

Análogas consideraciones pueden hacerse si a representa un parámetro.

2.4.1.- Bucles de retroalimentación

Se dice que hay un bucle de retroalimentación cuando en el diagrama causal existe una flecha que partiendo de una variable vuelve a ella después de un camino más o menos largo (Figura 2.1)

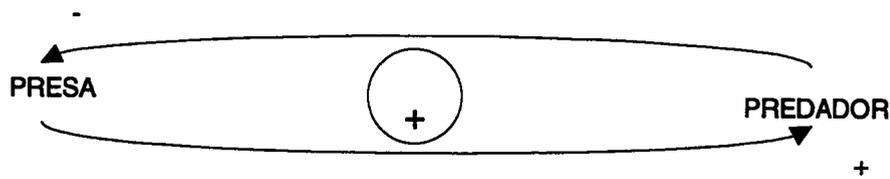


Figura 2.1

Puede observarse como el número de individuos la especie presa actúa positivamente sobre el número de individuos de la especie depredadora. Lo cual significa que el tamaño de esta especie varía en el mismo sentido que aquélla. Simultáneamente, el número de individuos depredadores actúa negativamente sobre el número de individuos depredados. O, dicho de otra manera, que si crece (decrece) el tamaño de la especie depredadora, decrecerá (crecerá) el tamaño de la especie depredada. El comportamiento dinámico de tal sistema será *depresivo*, y ello se representa por medio de un signo negativo encerrado en un círculo. En el caso contrario el bucle es *explosivo* o se auto-refuerza. Y se representa por medio de un signo positivo encerrado en un círculo.

En la figura 2.2 tenemos la representación de un sistema ecológico.

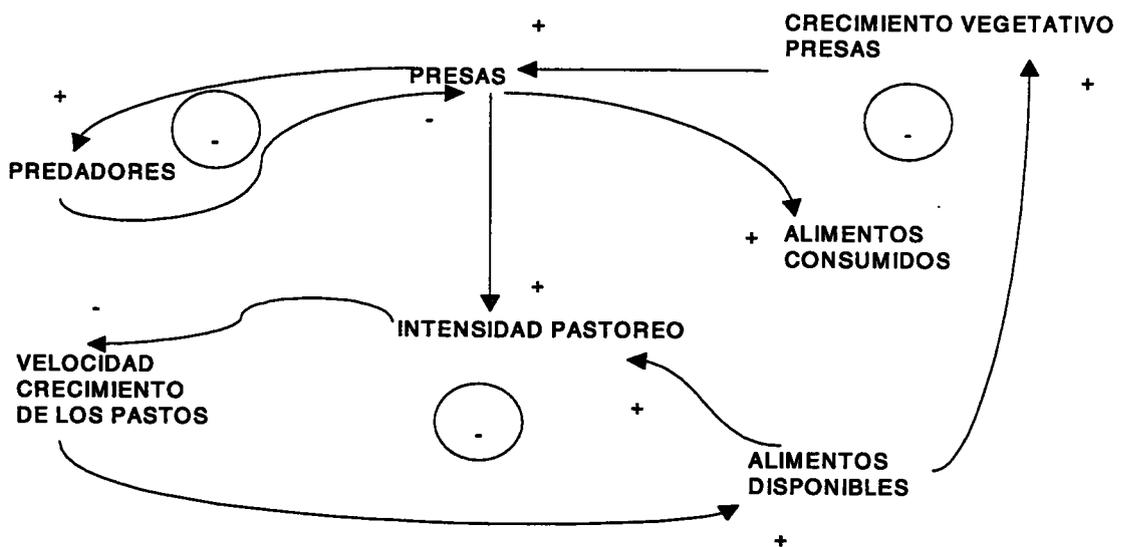


Figura 2.2

Hay tres bucles de retroalimentación:
El primero está formado por las secuencias:

$presas \rightarrow^+ predadores \rightarrow presas$, y es depresivo.

El segundo lo constituye la cadena:

$presas \rightarrow^+ alimentos\ consumidos \rightarrow^- alimento\ disponible \rightarrow^+ crecimiento\ vegetativo$

$\rightarrow^+ presas$,

y también es depresivo. El tercer bucle es:

$intensidad\ pastoreo \rightarrow^- tasa\ crecimiento\ alimentos \rightarrow^+ alimentos\ disponibles$

$\rightarrow^+ intensidad\ pastoreo$,

que sigue siendo depresivo. En estas circunstancias, el comportamiento será estable.

Un ejemplo de sistema explosivo o divergente lo suministra la llamada espiral inflacionista como el representado en la figura 2.3.

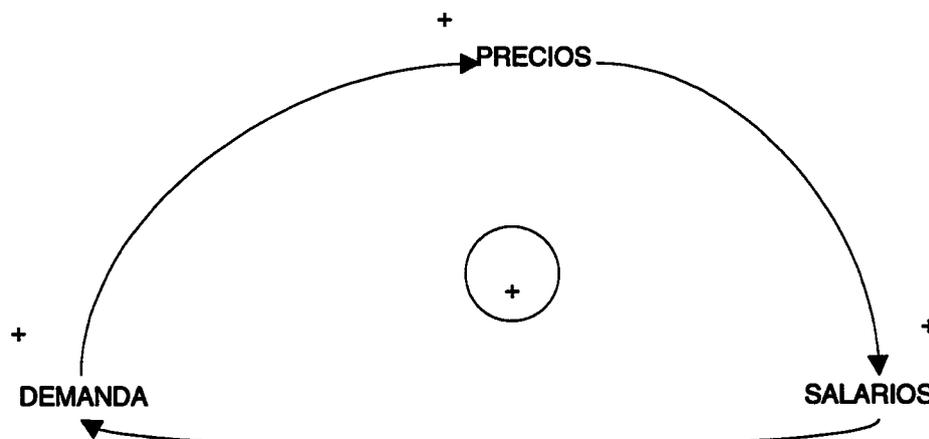


Figura 2.3

El único bucle del sistema sólo contiene relaciones de influencia positivas y, por lo tanto, el resultado final es explosivo.

Podemos extraer las siguientes reglas:

- 1) Cuando en una secuencia de retroalimentación solo hay signos positivos, el bucle es explosivo, o positivo.

- 2) Cuando sólo hay signos negativos, el bucle es explosivo, si el número total de signos es par; y depresivo en caso contrario.
- 3) Cuando hay signos positivos y negativos, el sentido del bucle es explosivo si la suma de signos negativos es par, cualquiera que sea el número de signos positivos. En caso contrario, el bucle es depresivo.

2.4.2.- Unidades de tiempo y retardos.

Para estudiar los sistemas dinámicos es necesario establecer una unidad de tiempo. La unidad de la elección de tiempo es convencional y se hace atendiendo a dos criterios: *la finalidad del estudio* y *los datos disponibles*. El primer criterio debía ser el decisivo; sin embargo, razones prácticas hacen que deba atenderse al segundo. Elegir adecuadamente la unidad de tiempo es muy importante para obtener conclusiones útiles de la simulación.

En una relación de influencia hay un retardo cuando el efecto se manifiesta en un intervalo superior a la unidad de tiempo utilizada. A veces también se habla de efectos retardados para referirse a este fenómeno. Es obvio que la existencia o no de retardos está condicionada por la unidad de tiempo. Puede suceder que por incrementar o disminuir la unidad de tiempo aparezca o desaparezcan retardos.

Se denomina *estructura del retardo* a la forma matemática en que se relacionan dos variables cuando una de ellas está retardada respecto a la otra. La relación, por ejemplo, $y = f[X, X(a), X(aaa)]$, dice que la variable y está influida por los valores de la variable x en el periodo actual, un periodo antes y tres periodos antes.

2.5.- LA DINÁMICA DE SISTEMAS COMO METODOLOGÍA DE LOS MODELOS ECOLÓGICOS.

Los modelos de Dinámica de Sistemas (DS) constituyen un grupo particular de los modelos matemáticos. Por tanto, gozan de todas las características generales de estos. Sin embargo, tienen unas peculiaridades propias que los identifican. Tales peculiaridades son formales. Las características propias de los modelos DS han sido enunciadas por primera vez por J. W. Forrester (1961), al que debe considerarse como creador de este tipo de modelado. Forrester introduce un símil hidrodinámico para ilustrar el comportamiento de un sistema, y a partir de ahí, elige unos símbolos determinados para representar las distintas características estructurales y funcionales de los sistemas. El símil hidrodinámico puede representarse en la figura 2.4.

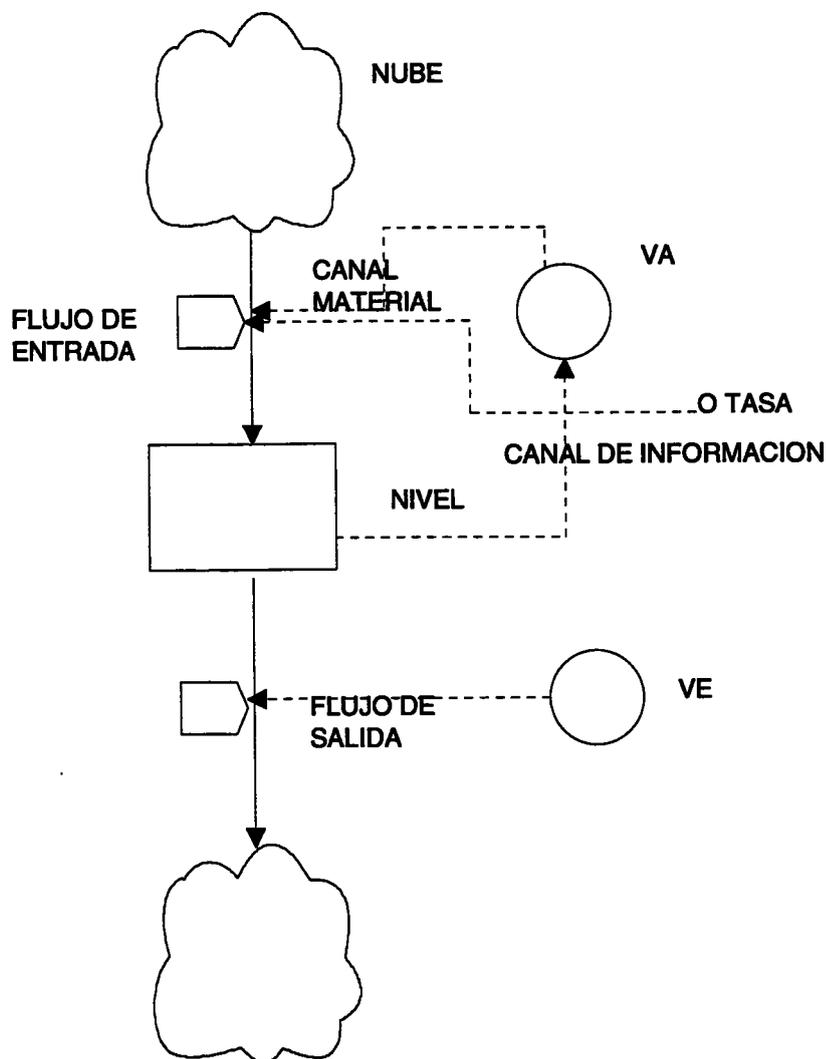


Figura 2.4

Se verá que hay varios depósitos que contienen determinado líquido. Los depósitos están interconectados por redes con válvulas. El nivel de los depósitos fluctúa a lo largo del tiempo, como consecuencia de las entradas y salidas de líquido. Estas entradas y salidas serán denominadas flujos de entrada y de salida, respectivamente. La apertura o cierre de válvulas se puede hacer automáticamente o por decisiones ligadas a la altura del líquido en los diferentes depósitos o por decisiones independientes (externas). Es decir, el valor de cada variable flujo depende de las características constantes de la red (p.e. el diámetro), de los valores de algunos niveles y de decisiones externas. A su vez, el valor de los niveles es consecuencia de los flujos de entrada y salida. Es obvio que el valor de un nivel en un instante, t , es el resultado de sumar al valor del nivel en el instante anterior, $t-1$, los flujos de entrada y restar los flujos de salida. Es decir:

$$\text{Nivel}(t) = \text{nivel}(t-1) + \text{flujos de entrada} - \text{flujos de salida}$$

de tiempo o un periodo de tiempo. En el instante de tiempo es la forma como sucede en los niveles y en el periodo de tiempo es la forma como sucede en los flujos. Se representan como un círculo (figura 2.7).

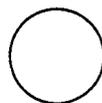


Figura 2.7

- 4) *Variables exógenas.* Tanto los niveles, los flujos y las variables auxiliares son variables exógenas, o dependientes. Su comportamiento está explicado por otras magnitudes. Existen variables externas al sistema, que actúan sobre el comportamiento de éste; pero que no se ven afectados por ella. A tales magnitudes se les dan el nombre de variables exógenas o variables independientes. Desde el punto de vista de la dimensión temporal tales variables pueden estar referidas a instantes o a periodos de tiempo, indistintamente. Su representación es equivalente a la de las variables auxiliares.
- 5) *Tasas o parámetros.* Las magnitudes constantes de un sistema son llamadas tasas o parámetros en la metodología DS. La característica esencial es que las tasas son magnitudes que se suponen constantes a lo largo del periodo o intervalo de estudio del sistema. Puede suceder que las tasas representen constantes universales o constantes eventuales. Desde el punto de vista de las dimensiones las tasas pueden ser adimensionales, o estar referidas a periodos de tiempo, o a instantes de tiempo o tener cualesquiera dimensiones.
- 6) *Canal de material.* Para representar la acción de un flujo sobre un nivel se emplea el símbolo (Figura 2.8). La denominación canal material se debe a que conceptualmente representa una red de comunicación por la que circulan materiales o elementos inventariables.



Figura 2.8

- 7) *Canal de información.* Para representar las interrelaciones entre variables y entre variables y tasas se emplea el siguiente símbolo (Figura 2.9):



Figura 2.9

- 8) *Fuentes y sumideros.* Cuando la procedencia o el destino de los materiales o elementos inventariables no es de interés en el estudio del modelo se hace el convenio de suponer que proceden o van de fuentes inagotables o sumideros que nunca se llenan. Como símbolo en la metodología DS se emplea una nube (Figura 2.10):

El problema radica en explicar cómo fluctúan o varían los flujos de entrada y salida. En correspondencia con las características estructurales y funcionales de los modelos matemáticos, se pueden establecer éstas otras para los modelos DS.

En primer lugar, los modelos tienen magnitudes y la representación formal de éstas en un modelo matemático se hace por medio de variables y parámetros. En los modelos DS las variables se clasifican en cuatro grupos, a saber:

- 1) *Variables de estado o niveles*, que son todas aquellas que siendo cruciales para estudiar el comportamiento del sistema, son almacenables, o están referidas a un instante del tiempo. La denominación nivel se toma evidentemente, del símil hidrodinámico. Dicho de otra manera, estas variables son stocks o variables fondo. Dichas variables se representan por un rectángulo (Figura 2.5). En puridad nivel es el concepto de variable, y el valor del nivel la medida concreta que tiene la variable en cada instante del tiempo. Habitualmente la palabra nivel designa una cosa y otra.



Figura 2.5

- 2) *Variables de flujo o flujos*, son las variables que afectan al comportamiento de las variables de estado o niveles. Por su propia esencia, estas variables están referidas a un periodo de tiempo; y más concretamente al tiempo transcurrido entre dos instantes. Las variables de flujo afectan a los niveles haciendo que éstos crezcan o disminuyan. El único procedimiento de alterar el valor de un nivel es a través de las acciones de las variables de flujo. Siguiendo el símil hidrodinámico, éstas variables son representadas por un dibujo que recuerda una válvula o grifo (Figura 2.6). La válvula o grifo es la conceptualización o soporte de la variable, y el flujo el valor que toma ésta en un periodo de tiempo. Es frecuente el denominar flujo a una cosa y a otra.

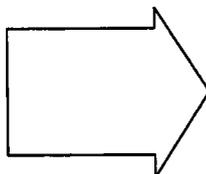


Figura 2.6

- 3) *Variables auxiliares*. El valor de los flujos, a veces se explica a partir de los mismos niveles. Sin embargo, frecuentemente hacen falta auxiliares de *variables auxiliares* y de otras clases. Las variables auxiliares son magnitudes que ayudan a explicar los valores de los flujos. Desde el punto de vista de su dimensión temporal las variables auxiliares pueden estar referidas a un instante

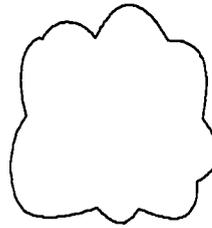


Figura 2.10

- 9) *Retardos*. Cuando la transmisión de información no es inmediata sino que se lleva acabo en periodo de tiempo mayor al elegido como unidad temporal de análisis, hay que señalar tal eventualidad. Para ello se emplea el siguiente símbolo (Figura 2.11):

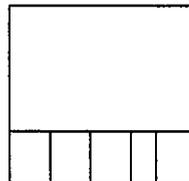


Figura 2.11

- 10) *Variables predeterminadas*. Se denominan así aquellas variables que están datadas en periodos o instantes de tiempo anteriores al horizonte cero. Tales variables pueden ser niveles, flujos o variables auxiliares. Por ejemplo, supongamos la ecuación $y(t) = f[x(t), y(t-n), x(t-k)]$. Las variables y e x son predeterminadas: una en n y otra en k , respectivamente.

Cuando hay una estructura de retardos entre dos variables, la de origen tiene automáticamente el carácter de predeterminada. Para que funcione el modelo debe ser conocido su valor entre tantos periodos o instantes anteriores como indique la estructura de retardos. En la ecuación anterior, el valor de y debe ser conocido, uno a uno, en los n periodos anteriores, y x en cada uno de los k periodos anteriores.

Con el símil hidráulico se tiene una forma intuitiva, apropiada para una mentalidad que busque imágenes físicas, de representar un sistema de ecuaciones en diferencias finitas de primer orden. Supongamos el siguiente modelo teórico (Figura 2.12):

Estas funciones F pueden ser lineales o no lineales. La determinación del valor tomado por una variable de flujo puede ser conveniente hacerlo en distintas etapas, requiriéndose para ello el establecimiento de unas variables auxiliares. Por ejemplo, la función f_i puede descomponerse en tres etapas, empleando dos variables auxiliares VA_1, VA_2 , teniéndose:

$$\begin{aligned} VA_1 &= b_1(N_1, N_2) \\ VA_2 &= b_2(VA_1, N_3) \\ F_1 &= b_3(VA_2) \end{aligned}$$

y entonces

$$F_1 = b_3(b_2(VA_1, N_3)) = b_3(b_2 b_1(N_1, N_2, N_3)) = f_1(N_1, N_2, N_3)$$

Es decir, las variables auxiliares representan etapas intermedias en la determinación de los flujos a partir de los niveles y, en último extremo, pueden ser eliminadas.

El símil hidrodinámico se debe completar con la inclusión de variables exógenas. Estas suministran información adicional y exterior, que debe considerarse para decidir el valor que toman las variables de flujo F . Si llamamos E a una variable exógena, la expresión anterior se convertirá en

$$F_i = f_i(N_1, N_2, N_3, E)$$

A veces conviene hacer explícitas las tasas o parámetros. Si representamos por P el conjunto de tasas o parámetros, la expresión anterior se convertirá en:

$$F_i = f_i(N_1, N_2, N_3, E, P)$$

El interés del símil hidrodinámico reside en mostrar que constituye una analogía de un sistema de ecuaciones en diferencias finitas de primer orden y que, alternativamente, todo sistema de ecuaciones en diferencias finitas de primer orden puede representarse con ayuda de un símil de esta naturaleza. A su vez, un sistema de ecuaciones en diferencias finitas de primer orden es una aproximación de un sistema de ecuaciones diferenciales de primer grado. Lo que la metodología DS es encontrar una solución aproximada del sistema de ecuaciones. Dicha solución se encuentra por métodos numéricos, a través de la computadora. Pero, al contrario de lo que sucede cuando se quiere encontrar una solución analítica, dicha solución siempre se obtiene, por complicado que sea el sistema de ecuaciones. Los métodos analíticos solo garantizan una solución, cuando el sistema correspondiente de ecuaciones en diferencias finitas de primer grado y lineal. En los demás casos no está asegurada la posibilidad de encontrar una solución general. Obviamente, el método o técnica DS sólo encuentra una solución particular, pero siempre la encuentra.

Un *diagrama de Forrester* no es otra cosa que un diagrama causal, una vez que se han clasificado magnitudes de acuerdo con el convenio de DS. El paso de un diagrama causal a un diagrama de Forrester supone una formalización mayor; ya que, por un lado, es

preciso catalogar o clasificar las magnitudes en niveles, flujos, auxiliares, exógenas y parámetros; y por otro, establecer una estructura de retardos entre ellas. Esto supone que implícitamente se establece que variables *endógenas* tendrán el carácter de predeterminados.

Las reglas de construcción de un diagrama de Forrester serán las siguientes:

- 1) Un canal de material debe ir o venir necesariamente de una nube a un nivel o entre niveles.
- 2) Los canales de información van en el sentido de la variable causa a la variable efecto. Por tanto, nunca pueden ir de variables endógenas a magnitudes exógenas o parámetros.
- 3) Es incorrecto establecer un canal de información que vaya de cualquier clase de magnitud (variable o parámetro) a un nivel. Dicho de otra forma, la única posibilidad de afectar el valor de un nivel es por medio de las variables de flujo.
- 4) Es posible establecer relaciones fundamentales alternativas entre variables. De tal manera que la función que opera dependa de que se verificasen una o varias condiciones preestablecidas. Por ejemplo, puede modelizarse la siguiente ecuación:

$$y = f(x), \text{ si } x \geq \bar{x}$$

$$y = f(z), \text{ si } x < \bar{x}$$

o también $y = f(x), \text{ si } y \geq y$

- 5) También pueden modelarse relaciones del tipo denominado por CLIP. Es decir:

$$y_1 = f(x)$$

$$y_2 = f(z)$$

$$y = \text{mayor valor } (Y_1, Y_2)$$

- 6) Cuando se quiera representar que una variable influye sobre ella misma, se empleará el símbolo de las estructuras de retardos. Quiere decir que $VA(t) = f[VA(t - N)]$. Así, la relación de crecimiento con tasa acumulativa constante puede representarse alternativamente como se ha hecho antes $VA(t) = VA(t - 1) \cdot Tasa$ o bien de esta otra manera

$$VA(t) = VA(0) \cdot [(1 + tasa) \exp(\text{tiempo})]$$

Para mostrar cómo se puede pasar de un diagrama causal a un diagrama Forrester deberemos primeramente clasificar las variables de acuerdo con las categorías de la dinámica de sistemas.

Vamos a ver como podemos con un ejemplo ver cómo se puede pasar de un diagrama causal a un diagrama Forrester. Supongamos el diagrama causal presa-predador (Figura 2.13):

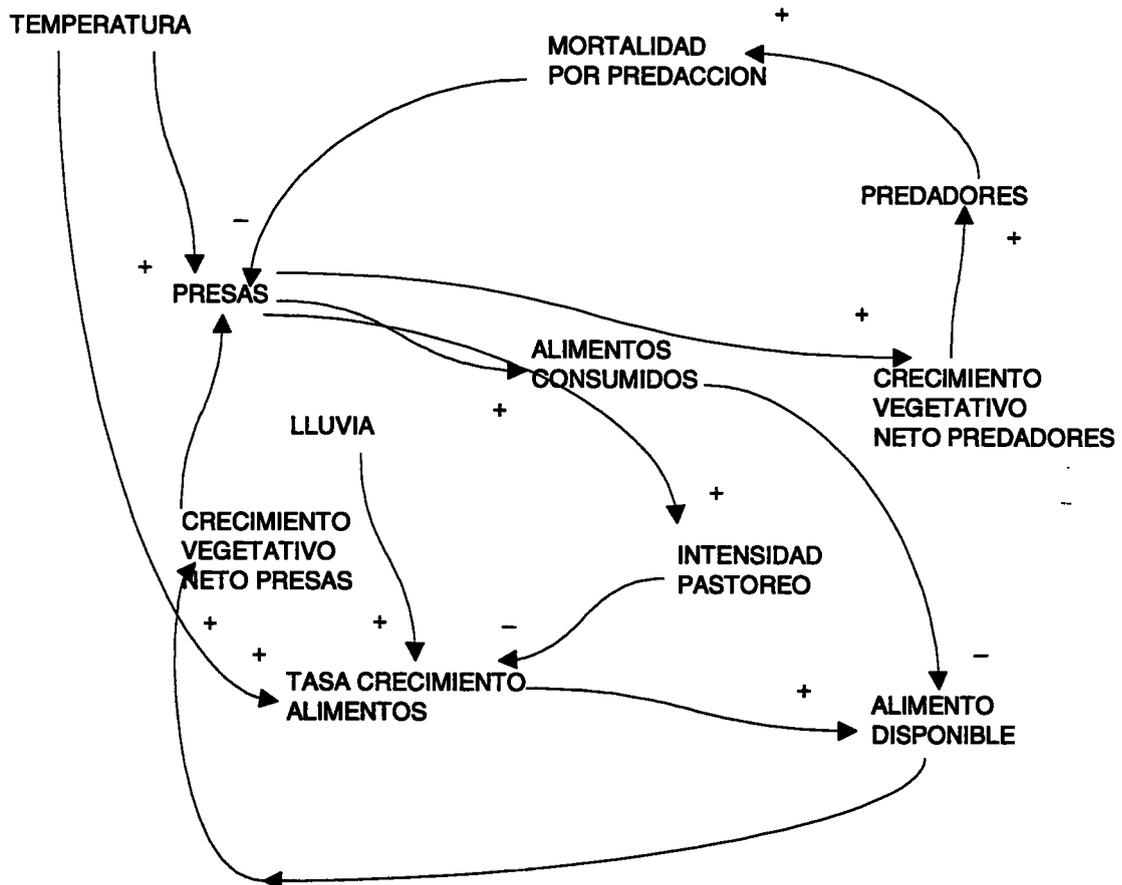


Figura 2.13

- Presas y predadores son las variables cruciales del sistema, son variables referidas a instantes del tiempo. Luego, deben ser clasificadas como variables.
- Los niveles, sólo pueden fluctuar como consecuencia de flujos de entrada y de salida. Hace falta crear tres variables nuevas que representen, respectivamente, el crecimiento vegetativo neto presas, mortalidad por predación y crecimiento vegetativo neto predadores.
- El resto de variables dependientes o endógenas pueden ser clasificadas como variables auxiliares.
- Si se admite que el consumo per capita de alimentos es constante, puede ser clasificado como tasa o parámetros
- Las variables temperatura y lluvia serán variables exógenas.

De ello resultará, obviamente el siguiente diagrama de Forrester (Figura 2.14):

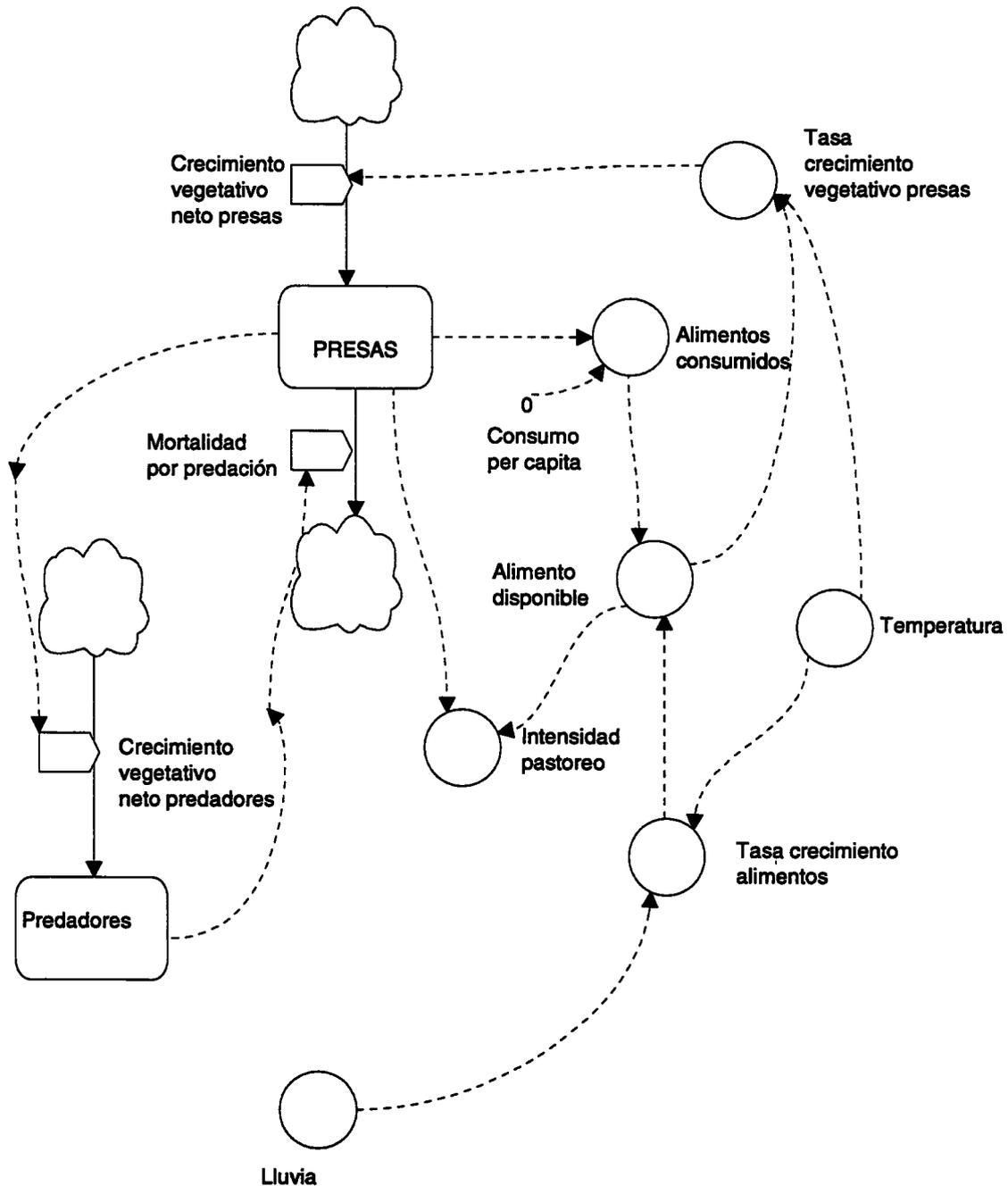


Figura 2.14

Aunque los diagramas de Forrester introducen un grado de precisión apreciable sobre los diagramas causales, en gran número de ocasiones tal precisión resulta insuficiente. Esto es, existen no-linealidades entre variables.

2.6.- CONSTRUCCIÓN DE MODELOS DS

No existen recetas para hacer modelos. Pretendo, solamente trazar un esquema general de las operaciones que se han de recorrer para llegar a disponer de un modelo DS. Muchas de las etapas que se describen no son exclusivas del modelo DS; sino que, por lo contrario, forman parte del método de elaboración de otras clases de modelos, matemáticos y no matemáticos. Aunque se quieran dar normas prácticas y concretas para construir modelos DS, no deben ocultarse la existencia de ciertas limitaciones. No se puede dar un manual de operaciones al estilo de cualquier aparato de uso corriente. Hay que partir del principio de que los modelos se aprenden haciéndolos. El secreto de ser un buen modelizador es hacer modelos.

Previamente a la descripción de las etapas de construcción de un modelo, es interesante el plantearse la pregunta: ¿cuánto debe detallarse un modelo?. Es decir, ¿cuál debe ser la desagregación de un modelo?. La respuesta clásica es, rotundamente, lo menos posible con tal de que sea útil para los fines que se hayan propuesto a las horas de estudiar la realidad. No siempre resulta que el mejor modelo sea el más detallado. Puede seguirse una regla que diga:

El modelo debe tener la menor complejidad compatible con los fines operacionales del modelo

Las etapas para la elaboración de un modelo DS son las siguientes:

- 1) Descripción del sistema, identificación de elementos y relaciones fundamentales.
- 2) Diagrama causal.
- 3) Definición precisa de cada magnitud. Código de variables.
- 4) Diagrama de Forrester.
- 5) Sistema de ecuaciones.
- 6) Calibrado.
- 7) Análisis de sensibilidad.
- 8) Evaluación del modelo: contratado o validación.
- 9) Utilización del modelo: escenarios e imágenes simuladas.

La etapa 1ª es común a cualquier clase de modelo; la 2ª, 3ª, 5ª, 6ª y 8ª son propias de cualquier clase de modelo matemático. La 9ª no es propiamente una etapa de construcción, sino la justificación de la construcción: el modelo debe ser utilizable. Como mínimo con el

fin de justificar el pasado; y como deseables con el fin de simular el futuro. Vamos a explicar brevemente las etapas de construcción de un modelo:

2.6.1.- Descripción del sistema, selección de elementos y relaciones fundamentales

Cuando se va a modelar un sistema hay que comenzar por establecer la finalidad del trabajo. Además, al elegir el modelado DS se ha seleccionado un determinado tipo de modelo matemático. Se comienza por conceptuar, en una primera aproximación, un modelo mental de cómo está constituido y como funciona el sistema. En esta etapa se trata de precisar, siquiera sea someramente, el esqueleto básico del modelo. Para ello, se empleará la palabra o el texto escrito. De acuerdo con los fines y los límites, es preciso señalar y seleccionar aquellos elementos de la realidad que parezcan, a priori, más interesantes. Esta etapa es sumamente delicada; ya que del acierto mayor o menor al hacerla, depende en buena medida el éxito final. El proceso de identificación no se cierra definitivamente una vez cubierta por primera vez la etapa; sino que hay que estar continuamente volviendo a elegir nuevos elementos, desagregando algunos de los seleccionados y rechazando otros.

De manera instintiva e inevitable, al seleccionar los elementos se establecen relaciones entre ellos. Al menos se detectan aquellas interacciones, que de acuerdo con los esquemas teóricos o la experiencia empírica, parecen más evidente.

2.6.2.- Diagrama causal

Es una formalización de la etapa anterior. Constituye uno de los hitos importantes en el proceso de modelización, ya que para llegar al diagrama causal cada elemento debe tener un nombre propio; hay que tener detectadas las interrelaciones entre elementos y debe conocerse su signo. Con el establecimiento del diagrama causal, los elementos pasan a denominarse magnitudes (variables y parámetros); lo cual constituye un grado de formalización mayor al existente hasta entonces.

2.6.3.- Definición precisa de cada magnitud: código de variables

Con esta etapa se prepara todo lo necesario para poder construir la siguiente. A la sistematización de las magnitudes definidas en un cuadro suele denominarse código de variables. A la sistematización de las magnitudes definidas en un cuadro suele denominarse código de variables.

2.6.4.- Diagrama de Forrester

Una vez construido el diagrama causal y elaborado el código de variables, establecer el diagrama de Forrester no debe plantear otros problemas que no sean los meramente formales de lograr una buena disposición o colocación de los símbolos en el papel. No hay inconveniente en repetir algunas variables, cuando dificultades de situación el diagrama se hace confuso. En este caso puede seguirse la norma de dibujar el símbolo incompleto.

2.6.5.- Sistema de ecuaciones

El diagrama de Forrester suministra casi toda la información necesaria para especificar el sistema de ecuaciones asociado. Sólo quedan por concretar cómo serán las relaciones no lineales entre variables; lo cual, a veces, es tarea ardua. Existen unas cuantas reglas generales obtenidas como corolarios de las conceptualizaciones y definición establecida. Estas son:

- 1) Todas las ecuaciones de nivel son definicionales y tienen la forma general:

$$N(t) = N(t - 1) + \Delta t (FE(t) - FS(T))$$

o bien

$$N = N + \Delta t (FE - FS)$$

siendo

$N(t)$ el valor del nivel en el instante t .

$N(t-1)$ el valor del nivel en el instante $t-1$, o instante anterior.

Δt el intervalo de tiempo elegido convencionalmente.

$FE(t)$ los flujos de entrada en el periodo t .

$FS(t)$ los flujos de salida en el periodo t .

El primer paso que calcula el modelo es para $t = 1$. Por tanto, si se supone $\Delta t = 1$ se comenzará con $N(1) = N(0) + 1 \cdot (FE(1) - FS(1))$, en donde

$N(0)$ es el valor inicial del nivel que debe ser conocido.

Una buena regla para la construcción de este tipo de modelos es comenzar estableciendo todas las ecuaciones de nivel.

- 2) La ecuación se establece de las ecuaciones que determinan los flujos. Dichas ecuaciones pueden ser definicionales o de comportamiento, y a su vez, éstas pueden ser determinísticas o estocásticas.

Se dice que una ecuación es de comportamiento cuando establece una relación de causa a efecto entre dos o más variables. Una ecuación del tipo $v = \sqrt{2gh}$, en donde h es la altura, g la constante gravitatoria terrestre y v la velocidad de caída de un cuerpo es de comportamiento, ya que se ha establecido una relación causa efecto deducida de ciertos axiomas newtonianos. Dicha ecuación es determinística, ya que las únicas magnitudes que explican el valor de v son g y h . Sin embargo, a veces sucede que se conocen algunas de las causas que determinan un comportamiento, pero no todas las causas. Entonces se escribe que $y = f(x_1, x_2, x_3, \eta)$ en donde x_1, x_2, x_3 son variables conocidas, en tanto que η representa una o más variables desconocidas. Una relación de este tipo será estocástica. Algo similar ocurre cuando se trata con variables cuyo comportamiento no puede ser previsto sin un margen de error. Por ejemplo, en un modelo ecológico resulta imposible el

predecir cual va a ser la precipitación en un determinado mes del año. El estudio histórico del clima hace que se pueda conocer cuál será el valor más probable de dicha variación. Escribiremos entonces, que

Lluvia = distribución normal (media, varianza)

- 3) Después se puede seguir con las ecuaciones de las variables auxiliares, que pueden ser definicionales o de comportamiento.
- 4) En aquellos casos que inicialmente no se conozca la forma funcional entre variables, se indicará cuanta información se tenga.
- 5) Una técnica muy particular en los modelos DS es la llamada de los multiplicadores. De manera genérica puede decirse que éste es un procedimiento de alterar el comportamiento llamado convencionalmente normal entre variables. Supongamos, por ejemplo que la relación normal entre variables x , y es del tipo $y = a + bx$, siendo a y b parámetros. Cabe la posibilidad de una tercera variable z que altere el comportamiento normal, y esto se incorpora por medio de un multiplicador que minorra o aumenta el valor normal. Escribiremos entonces $y = (a + bx)MULT(z)$. Introducir un multiplicador supone establecer una relación entre x normal y z , lo cual suele hacerse por un procedimiento como el siguiente (Figura 2.15):

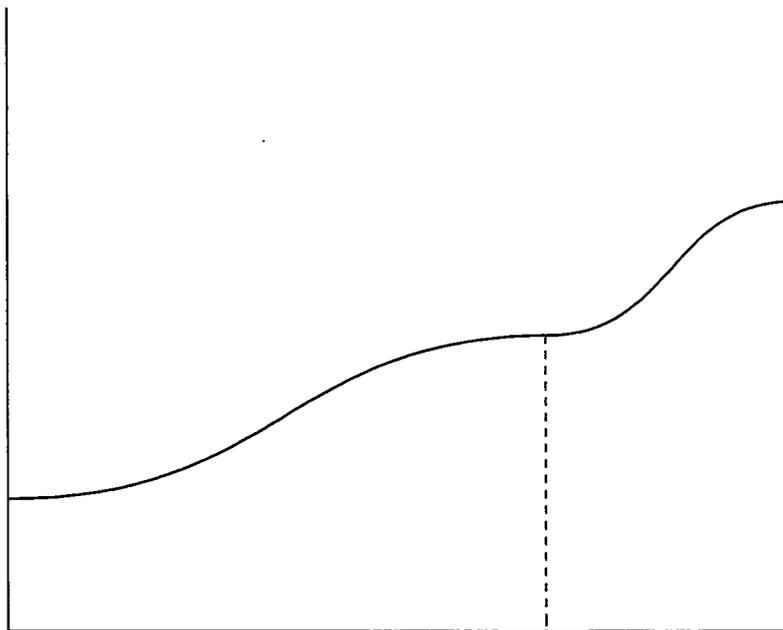


Figura 2.15

Se admite que para el valor normal de $z = z$, el multiplicador vale 1, con lo cual se conserva la relación $y = a + bx$. En cambio, para valores de $z < z$, sucede que el multiplicador vale menos que 1 y por lo tanto el valor normal de y se verá disminuido de

acuerdo con la función multiplicador. Lo contrario sucede cuando $z > \bar{z}$. Decidir la forma funcional de los multiplicadores suele ser una tarea dificultosa. Se recurre con frecuencia a lo que se denomina método de prueba y repetición. Usó-Domènech et al. (1997) han desarrollado una metodología para construir ecuaciones de flujo que evita la presencia de multiplicadores.

2.6.6.- Calibrado

Una vez cumplida la etapa anterior, el modelo ha quedado precisado al máximo, ya que se habrán establecido las formas funcionales y los valores de los parámetros. La etapa de calibrado sobrepasa a la propia construcción del modelo en sentido estricto. Es una etapa en que el modelizador tiene poca maniobrabilidad. Los especialistas sectoriales y la bibliografía científica son los que opinan y dicen como se miden los parámetros, o cuales son sus valores. En muchas ocasiones, el determinar el valor de un parámetro supone diseñar un experimento que puede ser más costoso y complicado que todo el proceso de la modelización. Son problemas extra-modelización y pueden ser de resolución dificultosa.

No hay posibilidad de describir como se determina el valor de una tasa en cualquier circunstancia. Las disponibilidades de información y métodos especiales de calibrado decidirán que camino se sigue en cada caso. Los métodos pueden ir desde los más rigurosos de la inferencia estadística, hasta los llamados de prueba y error.

El calibrado es, sin duda, la etapa de construcción de modelos DS en que resulta más difícil ofrecer normas concretas y de cierta validez general. Aquí se hace especialmente cierta la afirmación de que se aprende haciendo. En DS suele recurrirse a simular el modelo para calibrar a simular el modelo para calibrar determinados parámetros. Esto es, se utiliza un método de prueba y repetición. Básicamente, este procedimiento consiste en dar valores arbitrarios a los parámetros y obtener los valores calculados de la variable dependiente, que se confrontarán con los valores arbitrarios, y aconsejarán en que sentido y cuanto deben modificarse los valores iniciales del conjunto de parámetros.

2.6.7.- Análisis de sensibilidad

Con el análisis de sensibilidad se estudia como varían las variables endógenas ante variaciones pequeñas de los parámetros. Cuando las trayectorias son muy semejantes se dirá que el modelo es poco sensible al parámetro θ . En caso contrario, se dice que es muy sensible. La sensibilidad puede cambiar a lo largo del tiempo. Debe observarse la siguiente regla:

Cuando se encuentre que una variable es muy sensible a un parámetro, habrá de ponerse especial cuidado en el calibrado de éste.

En los modelos DS el análisis de sensibilidad es la misma prueba de la bondad del modelo, ya que ante la carencia de tests de fiabilidad globales y particulares para todos y cada uno de los parámetros, queda la necesidad de conocer las repercusiones que puede tener en el comportamiento del modelo los errores de medición de aquellos. Con expresión matemática, a través del análisis de sensibilidad se quieren conocer las siguientes funciones:

$$y = f(t, \theta)$$

en donde y es la variable dependiente, t el tiempo y θ un cierto parámetro. La función de sensibilidad es la primera derivada de y respecto de θ .

$$\eta = \left(\frac{\partial y}{\partial \theta} \right)_t$$

La función muestra como la sensibilidad depende de los valores de θ y t . Para evitar problemas de unidades de medida es recomendable calcular la elasticidad de y respecto de θ , es decir, la derivada logarítmica:

$$\eta = \left(\frac{\partial(\ln y)}{\partial(\ln \theta)} \right)_t$$

Cuando θ varía de manera discreta se puede utilizar como medida de sensibilidad la siguiente definición de elasticidad:

$$\eta = \frac{\ln y_2 - \ln y_1}{\ln x_2 - \ln x_1}$$

Si permanentemente $\frac{\partial y}{\partial \theta} \approx 0$ o bien $\frac{\Delta y}{\Delta \theta} \approx 0$ se dice que y es poco sensible a θ . Si

$\frac{\partial y}{\partial \theta} \approx 0$ para valores de t próximos al tiempo inicial, puede decirse que la variable y es poco sensible a corto plazo. Análogamente, si $\frac{\partial y}{\partial \theta} \approx 0$ para valores altos de t , la variable es poco sensible a largo plazo.

Para actuar rigurosamente, el análisis de sensibilidad debería hacerse para todas las variables endógenas respecto a todos los parámetros. Con lo cual, si n es el número de variables endógenas y m el número de parámetros, tendríamos una matriz $n \times m$ de funciones de sensibilidad. Habitualmente puede ser suficiente disponer de tales funciones para las principales endógenas, es decir, los niveles y algunas variables de flujo y auxiliares.

2.6.8.- Evaluación del modelo. Validación

El fin último de la construcción de un modelo es que sea capaz de dar respuestas últimas a cuestiones concretas. Una primera prueba de validez del modelo la suministra lo que se llama vulgarmente el contraste o validación de las respuestas del modelo con los hechos observados. Se puede decir que para que un modelo sea "bueno", es condición necesaria aunque no suficiente que sus resultados se ajusten razonablemente a los hechos

observados. Es decir, que los resultados se ajustan a los hechos si cumplen una norma de convergencia preestablecida. Analíticamente podemos expresarlo así:

$$\frac{Y^{cal} - Y^{ob}}{Y^{ob}} \cdot 100 \leq \varepsilon$$

siendo Y^{ob} el valor observado de la variable, Y^{cal} el valor previsto o calculado y ε un valor absoluto arbitrario predeterminado. Si se verifica la regla, el modelo cumple la norma.

Normalmente, un modelo genera pronósticos para muchas variables a la vez. Para proceder al contrastado del mismo, hay que examinar los ajustes relativos de todas las variables calculadas y observadas. Si embargo, no hay por qué establecer la misma norma de convergencia para todas. Se puede ser o más o menos exigentes con una variable en función de diversas circunstancias particulares. De esta manera, cuando los instrumentos de medición tienen márgenes de error muy altos, resultará absurdo establecer normas de convergencia más rigurosas que los propios márgenes de error. Pero, además, puede haber causas subjetivas, para acordar ser más estricto con unas que con otras variables.

Una manera sencilla, pero poco rigurosa de comparar cual es la bondad de los modelos, puede ser un análisis comparativo de las gráficas de las series de valores observados y calculados.

2.6.9.- Escenarios y simulaciones

Esta etapa, la última, no puede considerarse propiamente como de construcción, sino de justificación del modelo. Los modelos se deben elaborar con fines que van más allá de los meramente estéticos. Los modelos se construyen para ser utilizados.

La primera utilización de un modelo DS, es una apropiación al conocimiento del sistema que representa.

Se llamará simulación a la generación de valores de las variables endógenas a partir del modelo, con diversas hipótesis alternativas de conjuntos coherentes de valores de variables exógenas y parámetros.

Para hacer simulación con un modelo DS hace falta conocer:

- 1) La forma estructural del modelo (etapas 1 a 6).
- 2) Las condiciones iniciales.
- 3) Los escenarios de simulación.

Conocer las condiciones iniciales supone saber:

- 1) Los valores para tiempo inicial de todos los niveles.
- 2) Los valores de las variables predeterminadas, sean flujos o auxiliares, con tanto retardos como contenga la ecuación.
- 3) Los valores de los parámetros absolutamente invariables.

Establecer un escenario de simulación supone determinar valores coherentes desde tiempo = tiempo inicial hasta tiempo = tiempo final de las siguientes magnitudes:

- 1) Todas las variables exógenas ligadas al tiempo, periodo a periodo.
- 2) Valores fijos de aquellos parámetros que se consideren constantes simulables.

A veces se denomina escenario *lato sensu* al conjunto de condiciones iniciales y valores de lo que se denomina escenario *stricto sensu*. La razón de proponer que se distingan condiciones iniciales y escenario de simulación radica en que aquéllas son invariantes y se deberían conocer objetivamente, en tanto que éstos son múltiples y se establecen subjetivamente.

En la terminología prospectiva se denomina imagen del sistema al conjunto de valores de las variables endógenas en el horizonte final asociado a cada conjunto de condiciones iniciales (fijas) y escenarios de simulación.

2.7.- CONSIDERACIONES SOBRE LOS MODELOS DS

La técnica DS tiene una serie de peculiaridades que se traducen en ventajas e inconvenientes relativos a otros métodos. Las ventajas de los modelos DS son las siguientes:

- 1) *Sencillez*: Si a primera vista puede parecer engorrosa la simbología propia de la DS, en realidad, la forma de modelizar consiste en aplicar con una cierta sistemática el sentido común y los conocimientos. Esto es cierto hasta llegar a formular el diagrama de Forrester. La transcripción de este diagrama en ecuaciones es en parte trivial (ecuaciones de nivel) y otra que no lo es (ecuaciones de flujo). Pero la complejidad de estos casos subsiste en otros procedimientos alternativos de modelización.
- 2) *Versatilidad*: Así se califica la propiedad de este tipo de modelo de poder ser reconvertidos fácilmente sin tener que comenzar el modelado desde el principio.
- 3) *Conversacionalidad*: El modelo proporciona respuestas rápidas a preguntas que se le hacen. La gran ventaja radica en que la conversacionalidad se puede y se debe utilizar para construir el modelo.
- 4) *Interdisciplinaridad*: Se expresa la gran capacidad de esta metodología para facilitar el trabajo de científicos y expertos de muy diversas disciplinas y campos de especialización. En el modelado de sistemas complejos tales como los ecológicos, es necesaria la colaboración de científicos y expertos de campos muy diversos y numerosos. La práctica demuestra que la modelización DS facilita la comunicación entre especialistas de diversas áreas.
- 5) *Transdisciplinaridad*: Es una peculiaridad de la metodología DS. El modelizador se convierte en especialista de la generalidad, es decir, en un

especialista holístico, o generalista de lo especial, o integrador de los conocimientos especiales de diversos expertos que intervienen en el proceso de modelado. En este sentido, el papel del modelizador, es sintetizar y sistematizar los conocimientos de los expertos.

La utilización de un modelo DS debe hacerse con muy diferentes precauciones en cada caso. Como normas generales pueden tenerse en cuenta las siguientes:

- 1) En la medida en que un modelo es una representación formal de un sistema, puede aceptarse que el proceso de modelización no añade conocimientos sustanciales acerca de las leyes de funcionamiento de aquél. Si dichas leyes se conocen, y si los instrumentos de medición proporcionan medidas con márgenes de error conocidos y no muy altos, el modelo proporcionará una buena representación del sistema. Por lo tanto, los resultados obtenidos con la simulación tendrán márgenes de error pequeños y conocidos. En caso contrario, las imágenes serán borrosas.
- 2) Como consecuencia de lo anterior, en la mayoría de los casos los sistemas pueden ser modelizados mucho mejor cuando se dispone de leyes de funcionamiento e instrumentos de medida precisos y fiables. De esta manera, las cuestiones de Ecología pueden ser modelizadas con menos márgenes de error que los relativos a Sociología, Microeconomía, Historia, etc.
- 3) Cuando no se conocen adecuadamente las leyes de funcionamiento del sistema, y cuando los datos son malos, bien porque no se conocen los márgenes de error, bien porque no se conocen las probabilidades de esos márgenes, o por ambas cosas a la vez, los modelos de cualquier clase aplicables a los sistemas serán borrosos e imprecisos. Esta cuestión es independiente de la técnica de modelado elegida. Utilizar uno u otro procedimiento será justificado básicamente por dos motivos: uno, el entrenamiento subjetivo del modelizador; y dos, los fines o usos inmediatos para los que se hace el modelado. Los modelos dan prestaciones diferentes; y por tanto, elegida la prestación puede pasarse a seleccionar la clase de modelo.
- 4) En ocasiones sucede que después de un riguroso proceso de formalización de un sistema por medio de un modelo matemático, los resultados de simular dicho modelo no se utilizan para concluir conductas cuantitativas sino cualitativas.

2.8.- LA METODOLOGÍA SDWTF: DINÁMICA DE SISTEMAS CON FUNCIONES TRANSFORMADAS

Sea Ω un espacio abierto conexo en el espacio complejo: llamaremos H_Ω al conjunto de todas las funciones analíticas sobre Ω que tiene una estructura de anillo con las operaciones de adición y multiplicación. Para $F \subset H_\Omega$, $A(F)$ denotará el subanillo generado por F y $A^*(F)$ será el conjunto de funciones analíticas las cuales dependen algebraicamente en algún subconjunto de F .

Definición 2.1. Dado $F \subset H\Omega$ llamaremos función transformada de orden n a una función tal que: $z_1 \circ z_2 \circ \dots \circ z_n$ con $z_i \in F, \forall i=1,2,\dots,n$.

El conjunto $\{z_i\}_{i=1,2,\dots,n}$ con $z_i \in F$, será el conjunto de transformadas de orden 0. La composición o recursión entre dos transformadas de orden 0 será llamada transformada de orden 1: $z_i \circ z_j = z_i(z_j); \forall i,j = 1,2,\dots,n$. Se denotará como $z_i \circ z_j$ by z_{ij} . Por razones de conveniencia, expresaremos el conjunto de transformadas de orden 1 por, T^1 . Se representará por $T^1(z_i, z_j) = z_i \circ z_j$. Las transformadas de orden 2 se representará por T^2 y así sucesivamente. En general, una transformada de orden k que es una composición de k elementos de $F: z_{ij} \in F, j=1,2,\dots,k$ se representará como: $T^k(z_{i1}, z_{i2}, \dots, z_{ik}) = z_{i1} \circ z_{i2} \circ \dots \circ z_{ik}$

Asumimos que la dinámica de un sistema puede ser modelizada por medio de un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias (Usó-Domènech et al., 1997):

$$\begin{aligned} \frac{dy_j}{dt} &= F(x), \bar{x} = x(t), t \geq 0; \bar{x}(0) = x_0, \forall j \\ x : [0, +\infty[&\rightarrow R^n; y(t) = F(x(t)); F : R^n \rightarrow R \end{aligned} \tag{2.1}$$

siendo x e y funciones de $[t_0, +\infty[$ en R^n , en donde R^n es el espacio de fase, t el tiempo e y es la variable de estado (Forrester, 1961).

Se empezará con un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales:

$$\frac{dy_j}{dt} = \sum_{i=1}^n x_{ij}, \forall j = 1, 2, \dots, n \tag{2.2}$$

siendo x_{ij} las variables de flujo. Cada una de las variables de flujo puede depender de las variables de entrada o de las variables de estado. Llamaremos z al conjunto formado por las variables de entrada y de estado y lo identificaremos como un subconjunto de R^n . Es posible escribir la fórmula siguiente:

$$\begin{aligned} \forall x_{ij}, x_{ij} &= f_{ij}(z_1(t), z_2(t), \dots, z_n(t)); \\ z_i : [0, +\infty[&\rightarrow z \in R^n, (f_{ij} : R^n \rightarrow R^n) \end{aligned} \tag{2.3}$$

Las variables de flujo:

$$x_{ij} = f_{ij}(z_1(t), z_2(t), \dots, z_n(t)) \tag{2.4}$$

La asunción a priori de la metodología SDWTF es que x_{ij} puede ser modelizada como una combinación lineal de funciones transformadas. Esto es, f_{ij} puede ser obtenida a través de regresiones lineales.

Expresaremos las transformadas de orden 0 por $T^0(z_r)$. Las transformadas de orden 1 se expresarán como $T^1(z_r, z_s) = z_r \circ z_s$. Las funciones transformadas de orden 2 se representarán por $T^2(z_r, z_s, z_u) = z_s \circ z_r \circ z_u$. En general, una transformada de orden k, la cual es una composición de $z_{i1}, z_{i2}, \dots, z_{ik}$, se expresará como

$$T^k(z_{i1}, z_{i2}, \dots, z_{ik})$$

Entonces tendremos:

$$x_{ij}(t) = \sum_{r=1}^n c_r^0 T^0(z_r) + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_{rs}^1 T^1(z_r, z_s) + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \sum_{h=1}^n c_{rsh}^2 T^2(z_r, z_s, z_h) + \dots + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) + \dots \quad (2.5)$$

La ecuación (2.5) se calcula utilizando la regresión múltiple, la cual pertenece el obtener coeficientes aproximados, de tal manera que la expresión se convierte en:

$$x_{ij}(t) = \sum_{r=1}^n c_r^0 T^0(z_r) + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_{rs}^1 T^1(z_r, z_s) + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \sum_{h=1}^n c_{rsh}^2 T^2(z_r, z_s, z_h) + \dots + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) + \dots + b \quad (2.6)$$

Asumimos la existencia de m coeficientes y sea np el número de puntos de puntos de la muestra. Utilizando la metodología de mínimos cuadrados, tendremos que utilizar la siguiente expresión para el mínimo:

$$S = \sum_{\lambda=1}^{np} \left[x_{ij}(t_\lambda) - \sum_{r=1}^n c_r^0 T^0(z_r) - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_{rs}^1 T^1(z_r, z_s) - \dots - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) - \dots - b \right]^2 \quad (2.7)$$

Encontrar el mínimo de S implica que las derivadas parciales deberán ser cero. La derivada con respecto a b será

$$\frac{\partial S}{\partial b} = -2 \sum_{\lambda=1}^{np} \left[x_{ij}(t_\lambda) - \sum_{r=1}^n c_r^0 T^0(z_r) - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_{rs}^1 T^1(z_r, z_s) - \dots - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) - \dots - b \right] \quad (2.8)$$

lo cual es equivalente a

$$\sum_{\lambda=1}^{np} x_{ij}(t_\lambda) - \sum_{\lambda=1}^{np} \left[x_{ij}(t_\lambda) - \sum_{r=1}^n c_r^0 T^0(z_r) - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_{rs}^1 T^1(z_r, z_s) - \dots - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) - \dots - npb \right] = 0 \quad (2.9)$$

y

$$\bar{x}_{ij}(t) = \sum_{r=1}^n c_r^0 T^0(z_r) + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_{rs}^1 T^1(z_r, z_s) + \dots + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) + \dots + b \quad (2.10)$$

Como existen m coeficientes y b es un parámetro, habrá $m+1$ parámetros determinados por $m+1$ ecuaciones lineales. Por lo tanto S tendrá su valor mínimo. El coeficiente de correlación múltiple de cada ecuación de las variables de flujo es:

$$R_{x_{ij}} = \pm \left(1 - np S^2 x_{ij}(t) \right)^{\frac{1}{2}} \quad (2.11)$$

siendo np el número de puntos de la muestra y $S^2 x(t)$ la varianza de $x(t)$. Si asumimos que todas las variables están centradas alrededor de la media, entonces $b = 0$. De otra manera, para una variable x , escribiremos dicho centro como x' . Entonces, para un modelo lineal simple, la ecuación será determinada por:

$$0 = \sum_{r=1}^n c_r^0 T^0(z_r) + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_{rs}^1 T^1(z_r, z_s) + \dots + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) + Fq \quad (2.12)$$

Es decir:

$$c_1^0 T^0(z_1) = - \sum_{r=1}^n c_r^0 T^0(z_r) - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_{rs}^1 T^1(z_r, z_s) - \dots - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) \quad (2.13)$$

resolviendo para c_1^0 y expresando los coeficientes de la misma manera, la expresión se convierte en:

$$T^0(z_1) = \sum_{r=2}^n c_r^0 T^0(z_r) + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_{rs}^1 T^1(z_r, z_s) + \dots + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) \quad (2.14)$$

Habrá $m-1$ parámetros que determinarán $m-1$ ecuaciones que serán derivadas parciales de:

$$s = \sum_i \left[T^0(z_1) - \sum_{r=2}^n c_r^0 T^0(z_r) - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_{rs}^1 T^1(z_r, z_s) - \dots - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) \right]^2 \tag{2.15}$$

Si se igualan las derivadas parciales a 0:

$$\begin{aligned} \frac{\partial S}{\partial c_2^0} &= -2 \sum_i \left[T^0(z_1) T^0(z_2) - c_2^0 T^0(z_2) T^0(z_2) - c_3^0 T^0(z_3) T^0(z_2) - \dots - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) T^0(z_2) \right] = 0 \\ \frac{\partial S}{\partial c_3^0} &= -2 \sum_i \left[T^0(z_1) T^0(z_3) - c_2^0 T^0(z_2) T^0(z_3) - c_3^0 T^0(z_3) T^0(z_3) - \dots - \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) T^0(z_3) \right] = 0 \end{aligned}$$

(2.16)

y expresamos las varianzas como

$$\begin{aligned} \sum_i T_1^0(z) T_2^0(z) &= V_{22}^{11} \\ \sum_i T_{21}^0(z) T_2^0(z) &= V_{22}^{11} \\ \dots \end{aligned} \tag{2.17}$$

entonces tendremos

$$\begin{aligned} V_{12}^{11} &= c_2^0 V_{22}^{11} + c_3^0 V_{32}^{11} + \dots + c_{rs\dots u}^p V_{rs\dots u2}^{p1} \\ V_{13}^{11} &= c_2^0 V_{23}^{11} + c_3^0 V_{33}^{11} + \dots + c_{rs\dots u}^p V_{rs\dots u3}^{p1} \\ \dots \end{aligned} \tag{2.18}$$

Si el determinante del sistema

$$\begin{bmatrix} V_{22}^{11} & V_{32}^{11} & \dots \\ V_{23}^{11} & V_{33}^{11} & \dots \\ \dots & \dots & \dots \end{bmatrix} = 0$$

tendremos un sistema de Cramer, que tendrá una sola solución y puede ser calculado por un cociente de determinantes. En forma de matriz, si tenemos que $AC = B$ y A es la matriz de la aplicación lineal $R^n \rightarrow R^n$, es posible considerar la inversa A^{-1} , tal que

$$A^{-1}AC = A^{-1}B \tag{2.19}$$

y

$$C = A^{-1}B \tag{2.20}$$

lo que significa que podemos resolver el sistema calculando A^{-1} .

Sea V la matriz compleja de varianzas y covarianzas de dimensión $n \times n$:

$$V = \begin{vmatrix} V_{11}^{11} & V_{12}^{11} & \dots & V_{1n}^{11} \\ V_{21}^{11} & V_{22}^{11} & \dots & V_{2n}^{11} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ V_{n1}^{11} & V_{n2}^{11} & \dots & V_{nn}^{11} \end{vmatrix} \tag{2.21}$$

Esta matriz es simétrica cuando $V_{ij} = V_{ji}$. La matriz A es la menor de la matriz V , y el determinante definido arriba es el determinante del menor obtenido eliminando la primera fila y la primera columna. Definimos el determinante $D_{1\beta}$ como:

$$D_{1\beta} = (-1)^{\beta-2} \begin{vmatrix} V_{12}^{11} & \dots & V_{n2}^{11} \\ \dots & \dots & \dots \\ V_{1n}^{11} & \dots & V_{nn}^{11} \end{vmatrix} \tag{2.22}$$

Y por lo tanto

$$D_{1\beta} = \left[\frac{(-1)^{\beta-2}}{(-1)^{1+\beta}} \right] V_{1+\beta} = -V_{1\beta} \tag{2.23}$$

Los coeficientes pueden, por lo tanto, ser determinados por las fórmulas:

$$c_{\beta} = -\frac{V_{1\beta}}{V_{11}} \tag{2.24}$$

$$c_1 = \frac{(-1)}{V_{11}} \sum B_{1\beta} c_{\beta} \tag{2.25}$$

Los coeficientes c_β son coeficientes de regresiones parciales y se expresarán simétricamente como función de las varianzas y covarianzas o de los coeficientes de correlación entre las transformadas de las variables. Por lo tanto, finalmente, la ecuación de las variables de estado será:

$$\frac{dy_j}{dt} = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_r^0 T^0(z_r) + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \sum_{k=1}^n c_{rs}^1(z_r, z_s) + \dots + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) + \dots \quad (2.26)$$

Integrando utilizando el método de Euler

$$y_j(t+1) = y_j(t) + \delta t \left[\sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n c_r^0 T^0(z_r) + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \sum_{k=1}^n c_{rs}^1(z_r, z_s) + \dots + \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n \dots \sum_{u=1}^n c_{rs\dots u}^p T^p(z_r, z_s, \dots, z_u) + \dots \right] \quad (2.27)$$

y en forma condensada

$$y_j(t+1) = y_j(t) + \delta t \left[\sum_{i=1}^n \Phi_{ij}(t) \right] \quad (2.28)$$

Si el modelo presenta alguna incertidumbre, es decir, alguna de las variables presenta incertidumbre, y nosotros estamos forzados a simular sus valores por medio del método de Monte Carlo, cuando integramos por medio del método de Euler tendremos:

$$y_j(t+1) = y_j(t) + \delta t \left[\sum_{i=1}^n F_{ij}(t) \right] \quad (2.29)$$

siendo F_{ij} una variable aleatoria normalmente distribuida por Φ_{ij} y con desviación estándar S_{ij} , en donde:

$$S_{ij} = S_{y_{12\dots n}} \left[\frac{1}{np} + w_i \circ V_i^{-1} \circ w^* \right]^{\frac{1}{2}} \quad (2.30)$$

siendo w_{ij}, w_{ij}^* respectivamente, las matrices filas y columnas de diferencias con respecto a la media de la transformada de $z_i(t)$, np es el número de puntos, V^{-1} la matriz inversa de la matriz de covarianza V y $S_{y_{12\dots n}}$ es definido como:

CAPÍTULO III: EL ECOSISTEMA MEDITERRÁNEO Y SUS MODELOS

3.1.- MODELOS MATEMÁTICOS DE LOS ECOSISTEMAS TERRESTRES

No pretendo hacer aquí un exhaustivo estudio de todos los modelos ecológicos que se han realizado desde la década de los años 70 del siglo pasado hasta la fecha. Solamente haré reseña de algunos modelos que he considerado como representativos, así como un breve estudio de cada uno de ellos.

No he encontrado en la bibliografía consultada, ningún modelo matemático, ni siquiera en estado hipotético, de un ecosistema terrestre mediterráneo, contemplado de una manera global.

El objetivo de la modelización ecológica es, o bien el conocimiento de ciertos principios fundamentales, o bien la elección de la mejor opción de gestión, según el objetivo del modelizador.

Una clasificación general de modelos, es la establecida por **Von Gadow & Van Hensbergen** (1987). Los modelos según estos autores se clasifican en:

- a) Modelos de regresión: modelos estáticos basados en el análisis de regresión simple o múltiple, lineal o no lineal.
- b) Modelos matemáticos de sistemas cerrados. Los autores suponen que el mundo "real" es un sistema abierto, pero se asume que ciertos problemas o aspectos relevantes están limitados (sistemas cerrados). Estos modelos se clasifican a su vez en:
 - 1) Modelos de decisión, utilizados para la optimización de resultados en una situación compleja.
 - 2) Modelos de predicción, utilizados para prever un suceso o un conjunto de sucesos.

Modelos sencillos no dinámicos basados en conceptos estadísticos se conocen ya desde hace varios años. Una revisión general de modelos es la realizada por **Daget** (1979). En ella puede observarse que generalmente se utilizan procedimientos basados en el análisis de regresión simple y/o múltiple o bien modelos de distribución de abundancias tales como los de **Mac Arthur**, **Motomura** o **Preston**.

El modelo presentado por **Díaz Pineda & González Bernaldez** (1975) es una muestra de este tipo de modelos estáticos basados en procedimientos de regresión múltiple. El ecosistema modelizado es un tomillar típico mediterráneo. El modelo es el siguiente:

$$Y = a_1 X_1 + a_2 X_2 + a_3 X_3 + a_4 X_4 + a_5 X_5$$

siendo

Y cobertura de la especie, expresada en % de su cobertura máxima.

X₁ orientación, medida en grados de declinación con respecto al eje NW-SE.

X₂ pendiente, medida en %.

X₃ altitud sobre el nivel del mar, medida en metros.

X₄ posición nordoccidental, medida en Hm, a lo largo de un gradiente SE-NW.

X₅ cobertura de *Pinus sylvestris*, medida en centímetros.

En este modelo, se utilizan funciones transformadas elementales del tipo $x_i x_j; i \neq j$.

Innis (1972), introduce el concepto de **sistema total**, que define como “no totalmente inclusivo, pero totalmente circunvalente”. Es decir, incluye consideraciones abióticas, de producción, consumo, descomposición y nutrición.

Los modelos dinámicos basados en la metodología Forrester, empiezan a ser utilizados a finales de la década de los años 60 del siglo XX. Como ejemplos interesantes citare algunos.

- 1) El proyecto **U.S. IBP Grassland Biome Study** intenta modelizar por medio de la Dinámica de Sistemas, un sistema total formado por un ecosistema de pradera. Dentro de este modelo, se desarrollan varios submodelos: **PWNEE**, **LINEAR** y **ELM**.
- 2) Uno de los primeros intentos de desarrollo de un modelo ecológico de pradera, fue iniciado en 1969 por Bledsoe et al. (1971) denominado **PWNEE**. Dicho modelo es no lineal, no paramétrico, de ecuaciones diferenciales, y utiliza el FORTRAN como lenguaje informático. Fue validado parcialmente, pero era de difícil utilización, sobre todo por personal no experto en informática.
- 3) El modelo **LINEAR** desarrollado por Patten (1972), se plantea el recalcularse el modelo **PWNEE** en términos de matemática lineal. Este modelo tiene 10 ecuaciones diferenciales ordinarias lineales, con coeficientes que varían con el tiempo. Aunque las ecuaciones sean lineales, el modelo sin embargo, no lo es. El ajuste en la validación fue superior al anterior modelo, pero con los mismos defectos en su uso.
- 4) El modelo **ELM** (Anway et al., 1972; Innis, 1972) es un modelo de sistema total con objetivos especificados. Deriva de los dos anteriores y es más extensivo en sus planteamientos. En este modelo, para evitar problemas de lenguaje informático, se utiliza un lenguaje especialmente concebido para él, el **SIMCOMP**, con clara comunicación entre programadores y usuarios (biólogos, físicos, etc.). Este modelo está parametrizado, no es lineal y utiliza ecuaciones de diferencia finita. Por su interés, he concretado algunas de las características de este modelo:

- a) Es un sistema total.
- b) La unidad principal es la biomasa, estudiándose su dinámica a partir del flujo de carbono en todo el sistema.
- c) Es representativo, ya que predice el comportamiento del ecosistema frente a determinadas perturbaciones.
- d) Relativamente sencillo en la especificación de las interacciones.

Sus submodelos son los siguientes:

- a) Submodelo abiótico, con los correspondientes ciclos del agua y de flujo térmico.
- b) Submodelo productivo, con crecimiento, expansión de biomasa, floración, fructificación y dispersión de semillas en diferentes especies vegetales.
- c) Submodelo de consumo, con ciclos de metabolismo y dieta.
- d) Submodelo de descomposición, en el cual se tienen en cuenta las poblaciones de descomponedores.
- e) Submodelo edafológico, con ciclos del nitrógeno, fósforo y potasio.

El modelo ELM tiene las principales características de la metodología de Forrester, con las consiguientes consultas a expertos (físicos, químicos, biólogos, etc.) y con su análisis de sensibilidad.

Modelos de población basados en la dinámica de poblaciones estructuradas por cohortes de edad, se conocen ya desde hace tiempo en estudios de Ecología Matemática.

- 5) El modelo de Caswell (1989), donde se establece un isomorfismo entre las operaciones derivadas del grafo del ciclo de la vida para varias especies y las correspondientes operaciones matriciales en el modelo. En este modelo se utiliza la técnica de análisis de z-transformadas como aplicación a sistemas discretos lineales. El modelo es excesivamente teórico y no puede resolver el problema de modelizar más de tres especies. Por otra parte, no tiene en cuenta los factores bióticos.
- 6) Un modelo poblacional con parámetros de fecundidad, mortalidad y coeficientes de interacción con dependencia de la edad, fue desarrollado por Busemberg & Iannelli (1985). El modelo se utiliza para una sola especie y para varias especies interaccionadas según la clásica concepción presa-predador, basado en las conocidas ecuaciones de Lotka-Volterra y en las ecuaciones de McKendrick –

Von Forrester para una población dependiente de la edad. El modelo es extraordinariamente teórico, como la mayoría de los de esta categoría, teniendo el inconveniente de no permitir efectuar predicciones sobre sistemas reales y no tener en cuenta las interacciones con el medio ambiente, ya que las especies se aíslan en un espacio abstracto.

- 7) **Bertiller (1984)**, desarrolla un modelo dinámico de ecuaciones diferenciales con coeficientes variables, que sigue la evolución de la biomasa de tres especies herbáceas dominantes en la Patagonia Argentina, y sus relaciones con factores medioambientales. Los muestreos en el campo permiten la validación de las variables de estado en intervalos mensuales. Los coeficientes dependientes del tiempo se calculan por iteración hasta que se obtiene una buena aproximación con los datos experimentales. Dichos coeficientes determinísticos se reemplazan por ecuaciones empíricas obtenidas a partir de datos experimentales, obtenidas por medio de técnicas de regresión múltiple lineal de las variables, sin utilización de funciones transformadas. Los coeficientes de regresión oscilan entre 0.565 a 0.880. El proceso es equivalente al seguido por los autores del libro para el modelo propuesto, pero la utilización de funciones transformadas, ha conseguido aumentar la significación de las ecuaciones empíricas obtenidas, variando los coeficientes de correlación entre 0.85 a .99. También dicho modelo no tiene en cuenta ni las interacciones con la fauna ni los procesos de descomposición ni los ciclos edafológicos.
- 8) Un modelo de proximidad en procesos dinámicos de poblaciones vegetales ha sido propuesto por **Pacala & Silander (1985)**. Los modelos ecológicos se dividen en dos clases:
 - a) Modelos analíticos, que en el modelo propuesto por dichos autores tiene validez cuando la dispersión de las semillas es amplia.
 - b) Modelos de simulación, más generales.

El modelo está integrado por submodelos de supervivencia, fecundidad y dispersión de plantas individuales. Los parámetros son experimentales y las ecuaciones se han obtenido a partir de datos experimentales recogidos a lo largo de un año. En el modelo propuesto, se considera el terreno como un plano infinito en el cual las semillas crecen. El patrón espacial de la inseminación dependerá del número y la distribución espacial de naturaleza de la dispersión de las semillas. Se supone que el patrón de dispersión es un modelo de Poisson. El modelo presenta ideas interesantes, pero tiene como inconvenientes el referirse a una sola especie y ser descriptivo de la situación dinámica de monocultivos de plantas anuales. En ecosistemas naturales, el proceso se complica, tanto por la proximidad con otras especies, como por la anisotropía del espacio y como por las distintas naturalezas de los fenómenos dispersores.

- 9) Un modelo dinámico de ecuaciones diferenciales es el desarrollo para simular la evolución del bosque de Prostejov (Chequia) por Vyslouzil (1986). El modelo matemático evalúa todos los efectos de las actividades forestales y analiza especialmente:
- Actividades de silvicultura.
 - Actividades de explotación.
 - Protección del bosque.
 - Otras actividades forestales.

Vyslouzil utiliza el criterio y método de evaluación objetiva de la función recreativa de un bosque productivo. Dicho método consiste en implicar solo el medio ambiente forestal desde el punto de vista de la actividad forestal y del visitante, el cual pasea a través de una ruta recreativa. La dinámica de rutas recreativas en un bosque productivo está descrita por medio de ecuaciones diferenciales. El modelo no está validado o bien no se especifica su validación.

- 10) El modelo de Brzeziecki (1987) aplicado a un bosque del este de Polonia, se basa en sistemas de ecuaciones de regresión, con lo cual se analizan las relaciones existentes entre la vegetación y el medio ambiente, así como las interacciones entre especies. El problema de las relaciones existentes entre las especies vegetales, las variables ecológicas y las interespecíficas, se intentan resolver adoptando un modelo de ecuaciones simultáneas (SEM), el uso del cual se había limitado a la econometría. La construcción del modelo empieza por determinar dos conjuntos de variables:

$$P(h) = \{Y_1, Y_2, \dots, Y_h\}$$
$$Q(k) = \{X_1, X_2, \dots, X_k\}$$

siendo $P(h)$ el conjunto de variables dependientes y $Q(k)$ el de variables independientes predeterminadas. Las especies estudiadas han sido 20 y 17 las variables externas. El SEM, al ser una técnica de regresión, toma en consideración de una manera inequívoca, la ordenación y la valoración cuantitativa de la importancia ecológica de una variable particular. El modelo está validado y explica bien la evolución del ecosistema forestal.

- 11) Se han desarrollado asimismo algunos sistemas expertos para la toma de decisiones en la gestión de ecosistemas. Citare el modelo BURN (Starfield & Bleloch., 1983; Folliott et al., 1988), que simula el fuego forestal en zona boscosa, bien sea dirigido o aleatorio. Dicho modelo fue escrito en FORTRAN, compilado con una memoria de 45k. Su uso es sencillo. Se determina la acción del fuego en un bosque de coníferas, con sus implicaciones de supervivencia de ejemplares y colonización posterior por medio de expansión de semillas. Con

relación a otros modelos, se relaciona la existencia del bosque con la población de aves y el impacto producido por la acción del fuego sobre dicha población. También estudia la sustitución de especies de aves por otras, después de la acción del fuego. Los submodelos hidrológicos y de evapotranspiración calculan las variaciones en el suelo y en la humedad ambiental en situación pre y postincendio. El submodelo económico, calcula el gasto producido por la acción del fuego sobre el bosque en término monetario. La referencia que tengo, no indica ni el diagrama causal, ni los tipos de ecuaciones que intervienen en los procesos. Observo la falta de información respecto a los ciclos de nutrientes, que son totalmente alterados por la acción del incendio.

- 12) El modelo **PREDICT** (Schmoldt & Martín, 1986), que simula la extensión plagas en el *Pinus resinosa Ait.* El modelo **PREDICT** no es un modelo numérico. Su misión es predecir de una manera conceptual el efecto de plagas sobre la masa forestal. Los lenguajes en que está escrito son el **PROLOG** y el **LISP**. El usuario contesta una serie de preguntas definidas y el programa desarrolla las respuestas adecuadas y las posibles soluciones.
- 13) El modelo **RCS** (Danilewitz et al., 1988), escrito en **PROLOG**, es un modelo seminumérico para la conservación de sistemas fluviales. Pertenece a la misma clase que el anterior modelo. Se puede hacer la crítica común a estos dos modelos: su falta de respuesta numérica. Son interesantes en cuanto a submodelos más extensos en donde existiese solución cuantitativa y gráfica.
- 14) El modelo **BARCELONAGRAM** (Giró et al., 1986) es un modelo de simulación basado en el método Monte Carlo. El ecosistema se caracteriza por la evolución temporal de las siguientes propiedades individuales: masa, edad y situación espacial. Se sustituyen los modelos clásicos de sistemas de ecuaciones diferenciales no lineales por el proceso de simulación Monte Carlo, procediendo a convertir las constantes que aparecen en un modelo determinístico, en términos de comportamiento aleatorio. El proceso es interesante en estudios de la biomasa vegetal, en donde una simulación temporal de la clase que aquí comento, puede ser un sustituto de observaciones de difícil accesibilidad. La simulación Monte Carlo juega el papel de las observaciones experimentales, pero tiene poca credibilidad respecto al comportamiento natural. También, y siendo la experimentación muy difícil y compleja, son muy poco factibles de comprobar las hipótesis, por lo que no habrá validación. El lenguaje de programación fue el **FORTRAN77**.
- 15) El modelo **FORENZ** (Develice, 1988), es un modelo dinámico de evolución forestal basado en los estudios hechos en el bosque de Foirland (Nueva Zelanda). Este modelo sigue la trayectoria de nacimiento, crecimiento y muerte de árboles individuales. El modelo no es de ecuaciones diferenciales y se basa en ecuaciones cuyas variables son la edad máxima, la altura y el diámetro de los árboles.

16) El modelo forestal de **Rennolls & Blackwell** (1988), de ecuaciones de diferencias finitas, entra en la categoría de los definidos como “modelos totales”. Las ecuaciones de flujo son ecuaciones empíricas no lineales obtenidas por métodos de regresión. Contempla tres submodelos:

- a) Submodelo de crecimiento:
 - a) Recursos: nutriente, agua, luz.
 - b) Estructura de situación: competición.
 - c) Anatomía: copa, tallo, raíces.
 - d) Defoliación.

- b) Submodelo de relación con el crecimiento:
 - a) Crecimiento.
 - b) Mortalidad.

- c) Submodelo de acción para la gestión:
 - a) Tala y poda.
 - b) Fertilización.

La filosofía de dicho modelo es similar a la presentada en esta tesis. La evolución global de la biomasa es asimismo la suma de las evoluciones parciales de las biomásas individuales. El modelo es individual, es decir, estudia las especies ejemplar a ejemplar. Sin embargo, omite deliberadamente las acciones de la fauna sobre la vegetación, acciones como la defoliación producida por los insectos, o la producida por herbívoros superiores. También omite la biología reproductiva (floración, fructificación, etc.), con lo cual introduce un mayor sesgo en la estimación de los parámetros en el submodelo de crecimiento. Por lo contrario, detalla extraordinariamente todo lo relacionado con la competencia.

17) Son interesantes los modelos propuestos por Schäfer y colaboradores (1987, 1988, 1989a, 1989b, 1990). El proceso seguido es el mismo que en el caso anterior, teniendo en cuenta sin embargo procesos de fructificación y dispersión de semillas. El modelo **TREEDYN**, las variables de estado utilizadas son:

- a) Biomasa defoliada.
- b) Biomasa radical.
- c) Biomasa leñosa aérea.
- d) Biomasa frutal.
- e) Biomasa asimilada.
- f) Carbono en desechos forestales.
- g) Carbono en materia orgánica del suelo.
- h) Nitrógeno en desechos forestales.
- i) Nitrógeno en materia orgánica del suelo.

j) Nitrógeno disponible por el vegetal en el suelo.

Los submodelos del modelo TREEDYN son los siguientes:

a) Climático:

- a. Radiación.
- b. Distribución de temperatura.

- b) Fotoproducción de las hojas.
- c) Fotoproducción de la copa.
- d) Respiración.
- e) Respiración de la biomasa leñosa.
- f) Defoliación y renovación de raíces finas.
- g) Demanda de nitrógeno.
- h) Descomposición y mineralización del nitrógeno.

En este modelo se tiene en cuenta la interacción con la fauna, pues introduce dos variables: DIN o consumo de hojas (biomasa verde) por insectos y TINS o tiempo durante el cual el insecto consume. Dichas variables son de entrada, es decir, no existe dependencia con factores externos de tipo climático. El modelo TREEDYN no indica interacciones con fauna superior, a pesar de su gran importancia en el consumo de la biomasa verde de determinadas especies vegetales.

19) El modelo SPRUCOM (Krieger et al., 1990) considera tres subsistemas:

- a) Fotosíntesis.
- b) Respiración.
- c) Pérdidas e incrementos de biomasa.

Las variables medioambientales son las siguientes:

- a) Temperatura del aire.
- b) Radiación solar por encima de la copa.
- c) Número de hojas de luz diarias.

3.2.- CONSIDERACIONES SOBRE LOS MODELOS ECOLÓGICOS

Innis (1975) señala que muy pocos parámetros biológicos son conocidos suficientemente, y recalca que la representación matemática de los fenómenos biológicos no es la apropiada o que los parámetros en los sistemas biológicos son extremadamente sensibles. Asimismo, es difícil determinar la estructura de un modelo a partir de los objetivos del mismo, condición ya definida por Forrester (1961), Dale (1970) e Innis et al. (1973).

Margalef (1981) critica la mera relación cuantitativa entre los diversos elementos, recordando las restricciones físicas de limitación de un espacio y las relaciones dentro de un

mismo espacio. Es decir, el sistema de ecuaciones que define el ecosistema, ignora el espacio. Margalef propone comenzar por ecuaciones de derivadas parciales con respecto al tiempo (como se hace habitualmente) y con respecto al espacio en cualquiera de sus dimensiones. Pero esta idea presenta considerables dificultades de índole matemática, debido a que se tendrían que resolver sistemas de ecuaciones diferenciales en derivadas parciales de tipo estocástico, necesarias en modelos con incertidumbre de datos.

Tanto Margalef como Odum, proponen sustituir los clásicos modelos de población por modelos de flujo termodinámico, utilizando la entropía como variable fundamental. La crítica que se puede hacer a esta proposición no es a nivel teórico, ya que es teóricamente irreprochable, sino que el cálculo de la entropía puede ser como mínimo farragoso y/o irreprochable.

3.3.- MODELOS DE ECOSISTEMAS MEDITERRÁNEOS TERRESTRES

He escogido dos entre los modelos matemáticos de ecosistemas mediterráneos terrestres que cita la literatura: el modelo CAPS (Canopy Process Simulator) y el modelo MEDECS (Mediterranean Ecosystem Simulator), desarrollados para calcular la utilización de recursos en Echo Valley en el sur de California y en Fundo Santa Laura en Chile central. Los dos modelos han sido escritos en lenguaje FORTRAN y ambos comportan la utilización de ecuaciones diferenciales con respecto al tiempo.

3.3.1.- El modelo CAPS

Dicho modelo simula los comportamientos de los procesos físicos y fisiológicos en la copa del vegetal bajo condiciones uniformes. Dicho modelo tiene diferentes submodelos que simulan correspondientes procesos: transferencia de radiación, aire, superficie del suelo, temperaturas del suelo, humedad, transpiración, respiración y fotosíntesis. La unidad temporal son 5 minutos en periodos de 24 horas. Dicho modelo se utiliza para predecir las interacciones entre el medio ambiente y la copa de la planta en el nivel individual de las hojas. Asimismo, el CAPS modeliza los balances de energía, agua y dióxido de carbono en la copa del vegetal.

Se definieron como variables de entrada, en periodos de 24 horas, las condiciones climáticas que existen alrededor de la copa del vegetal, tales como la radiación solar incidente y difusa, la radiación infrarroja, la temperatura y la humedad del aire, la velocidad del viento. La copa fue dividida en estratos de 25 cm cada uno. Las propiedades de cada estrato se determinaron por medio de los índices del área de las hojas, tallos y materia muerta en cada estrato. Los índices de área se calcularon según la siguiente fórmula:

$$\text{Índice de área} = \frac{m^2 \text{ del área de la hoja}}{m^2 \text{ de superficie del terreno}}$$

Las hojas y los tallos de cada estrato se definieron también en función de sus inclinaciones, absorbancia, diámetro y funciones tabulares para las relaciones con el agua y fotosíntesis.

La hipótesis inicial del modelo nos indica que las radiaciones solar e infrarroja interaccionan con la estructura de la copa y con el microclima existente en ella, para producir fenómenos del flujo térmico. La temperatura y humedad del aire y la velocidad del viento, por encima de la copa, y la temperatura y la humedad en la superficie del suelo, interaccionan a su vez con la estructura de la copa y con la radiación para producir flujos térmicos en el aire y en las hojas, y flujos de humedad y de viento, midiéndose como valor importante, su velocidad. Los flujos de energía en cada nivel, se representaron por medio de ecuaciones de balance tanto para las hojas como para los tallos.

Sin embargo, el modelo no pudo ser validado en su totalidad, debido a que la forma del arbusto elegido y la topografía del terreno impedía la medición de los flujos de dióxido de carbono, a través de la copa del vegetal.

La validación del submodelo de fotosíntesis por medio de experimentos de campo, fue relativamente sencilla ya que los flujos de vapor de agua y de dióxido de carbono a través de las hojas pueden ser medidos en cortos periodos de tiempo. El modelo CAPS sirvió como submodelo MEDECS que comento a continuación.

3.3.2.- El modelo MEDECS

Dicho modelo simula los comportamientos de la vegetación respecto a la utilización de recursos como respuesta al medio que le rodea. La unidad temporal es de 24 horas en periodos de un año. Se utilizaron la totalidad de los submodelos del modelo CAPS, pero añadiendo submodelos de crecimiento y muerte de componentes aéreos y subterráneos de la planta, descomposición, agua del suelo, ciclo del nitrógeno y su utilización por la planta. Los componentes del vegetal utilizados en el modelo MEDECS fueron las hojas viejas y nuevas, los tallos viejos y nuevos, y las raíces conductoras y absorbentes. La unidad de superficie utilizada en el cálculo es el metro cuadrado.

Este modelo, integra procesos ecofisiológicos que incluyen la utilización de la energía luminosa, del agua y del nitrógeno, con gran desagregación en detalles fisiológicos y morfológicos. El MEDECS predice comportamientos anuales y la utilización de la energía lumínica, el agua y el nitrógeno.

Los submodelos de crecimiento de la planta, descomposición de la materia orgánica del suelo y de liberación de los nutrientes inorgánicos en el suelo y de liberación de los nutrientes inorgánicos en el suelo, dotan de un significado a las relaciones que existen entre el crecimiento y la temperatura, la cantidad de agua en el vegetal y el almacenamiento de nitrógeno y carbohidratos. Además también se relaciona indirectamente dicho crecimiento con la disponibilidad del agua en el suelo, la fotosíntesis, la respiración y el ciclo de nutrientes en el suelo y la planta. El modelo simula los efectos causados en la planta por la frecuencia de las precipitaciones por medio de un proceso de retroalimentación entre la planta y los procesos anteriormente mencionados.

El modelo fue probado con cuatro especies de arbustivas. El suelo se dividió en niveles de 20 cm cada uno hasta la profundidad de un metro. El modelo MEDECS, al igual que el modelo CAPS, no tuvo una validación total. Sin embargo, en aquellos submodelos en que si hubo posibilidad de hacerla, cumplió con las previsiones.

Las ecuaciones en ambos modelos, son diferenciales respecto al tiempo. Algunas de las ecuaciones de flujo se obtuvieron por medio de regresiones lineales o polinómicas. En aquellos flujos en que había carencia de datos para confeccionar las ecuaciones, se utilizó el recurso clásico de las tablas de valores. En aquellas tablas en las que solamente podían ser conocidos algunos puntos, los desconocidos se obtuvieron por medio de una interpolación o extrapolación de la gráfica obtenida. Algunas de las tablas fueron extraídas de las ya existentes para especies de utilización agrícola semejantes a las que figuran en el modelo. Otras se hallaron por medio de experimentación en el campo y en el laboratorio.

Los modelos CAPS y MEDECS son modelos altamente desagregados, pues como he dicho, penetran en niveles ecofisiológicos. Sin embargo, no contemplan la totalidad las relaciones existentes en el ecosistema.

3.4.- UN MODELO CONCRETO: EL MODELO MARIOLA

El modelo MARIOLA (Usó-Domènech, 1991, Usó-Domènech et al., 1995; Usó-Domènech et al., 1997), llamado así por haber tomado como base el ecosistema mediterráneo terrestre de montaña de la Serra de Mariola (Alicante, Comunidad Valenciana), es una modelización del comportamiento y evolución de la totalidad de un ecosistema típico de la zona mediterránea. Dicho modelo tiene las siguientes características:

- 1) Es un modelo deductivo. Los sistemas relativamente grandes (muchas variables interrelacionadas) solamente pueden ser tratados mediante modelos deductivos.
- 2) Es un modelo de comportamiento, pero no necesariamente lineal ni invariante en el tiempo.
- 3) Los flujos de entrada y salida de cada comportamiento o nivel se calculan por medio de métodos de regresión no lineal, a partir de variables externas y de los propios estados.
- 4) La fauna viene considerada indirectamente a través de procesos de defoliación o de destrucción de biomasa leñosa, distinguiéndose la doble acción de predadores invertebrados y mamíferos herbívoros.
- 5) La acción humana no viene explicitada.
- 6) La unidad temporal para las medidas y la simulación es el mes. En el submodelo reproductivo, la unidad temporal es la semana.
- 7) La unidad espacial es 100 m^2 .
- 8) La magnitud básica es la biomasa, considerando como tal, el número de gramos de materia viva seca.

- 9) El modelo simula la evolución planta a planta de cada especie, y los problemas de descomposición y ciclos de nutrientes, en el espacio limitado por la copa de la planta, aproximadamente un metro cuadrado.
- 10) El modelo no tiene en cuenta, en su estado actual, problemas de competencia entre individuos de la misma especie y con los individuos de otras especies.
- 11) La desagregación del modelo es intermedia, es decir, no está lo suficientemente desagregado para estudiar comportamientos en las escalas morfo y ecofisiológicas. No se tiene en cuenta procesos vitales como la fotosíntesis ni el ciclo de carbono.
- 12) Los procesos de descomposición se consideran de “caja negra”, o sea, no se tiene en cuenta la existencia de poblaciones de descomponedores. Asimismo, tampoco se tienen en cuenta los procesos bioquímicos de degradación de celulosas y ligninas.
- 13) Los ciclos de nutrientes, así como los procesos de descomposición del humus, se refieren al horizonte O del suelo. El modelo no contempla, en su estado actual, la existencia de niveles edafológicos más profundos, aunque nada impide ampliar el estrato a 25 o a 50 cm, tal como se realiza en los modelos CAPS y MEDECS.
- 14) Las variables exógenas consideradas, son las climáticas: temperatura y humedad ambiental, pluviometría, velocidad el viento, intensidad de precipitación y número de horas de sol.
- 15) El modelo ha sido validado en tres especies arbustivas mediterráneas: *Cistus albidus*, *Thymus vulgaris* y *Rosmarinus officinalis*. Nada impide su validación en cualquier otra especie arbórea, arbustiva o herbácea, siempre y cuando se conozcan, tras un proceso de investigación previa, las ecuaciones de crecimiento.
- 16) El modelo pretende simular el comportamiento de la evolución de la biomasa vegetal a corto, medio y largo plazo y se establece como objetivo observar dicha evolución en condiciones normales y en condiciones límites para poder prever y consecuentemente intervenir con políticas adecuadas de protección y gestión.

El modelo MARIOLA se refiere casi exclusivamente al mundo vegetal y ello por dos razones:

- 1) La vegetación o productores primarios, constituye la base fundamental de cualquier ecosistema terrestre.
- 2) Un modelo de simulación de fauna, constituye un problema en cuanto a la propia movilidad de las especies y en esta primera versión, se ha obviado.

También es cierto que la influencia de la fauna sobre la producción primaria es mínima, salvo en algunos hechos puntuales, donde si se ha tenido en cuenta.

Los submodelos del modelo MARIOLA son los siguientes:

1. Submodelo de crecimiento y de descomposición
 - crecimiento
 - defoliación
 - destrucción de la biomasa
2. Submodelo de ciclos de nutrientes limitantes.
 - ciclo del nitrógeno
 - ciclo del potasio
 - ciclo del fósforo
 - ciclo del magnesio
3. Submodelo reproductivo.
 - gemación
 - floración
 - fructificación

3.4.1.- Submodelo de crecimiento y de descomposición

El submodelo de evolución de la biomasa vegetal consta a su vez de los siguientes subsubmodelos:

- 1) Crecimiento de la biomasa verde y leñosa:
 - crecimiento
 - defoliación
 - destrucción de la biomasa por medios catastróficos
 - destrucción de la biomasa por acción de las fitoplagas
 - destrucción de la biomasa por acción de los predadores animales
 - invertebrados
 - mamíferos herbívoros
- 2) Descomposición de restos en el suelo
 - restos de origen vegetal
 - biomasa verde
 - biomasa leñosa
 - restos de origen animal
- 3) Evolución de la materia orgánica del suelo (humus)
 - materia orgánica del suelo
 - materia orgánica finamente dividida
 - descomposición
 - arrastre y lavado

Las ecuaciones del submodelo vienen dadas en las siguientes tres tablas: 3.1, 3.2 y 3.3.

TABLA 3.1

Variables de estado y de flujo. Tres niveles de significación

a. Variables de Estado	
Y	Descripción (unidad)
BL	biomasa leñosa (g)
BV	biomasa verde (g)
MOTS	material orgánica total del suelo (%)
NRO	material orgánica de origen animal del suelo (g)
RBL	biomasa leñosa caída en el suelo (g)
RBV	biomasa verde caída en el suelo (g)
b. Variables de Flujo	
X	Descripción (unidad)
ARRS	tasa de pérdida de material orgánica del suelo por medio de arrastre (%)
CRBL	tasa de producción por crecimiento de la biomasa leñosa (g)
CRBV	tasa de producción por crecimiento de biomasa verde (g)
DBLAR	tasa de destrucción de la biomasa leñosa por acción de los artrópodos (g)
DBLPL	tasa de destrucción de la biomasa leñosa por acción de fitoplagas (g)
DBVFS	tasa de destrucción de la biomasa verde por acción de los mamíferos (g)
DBVI	tasa de destrucción de la biomasa verde por acción de los insectos (g)
DBVPL	tasa de destrucción de la biomasa verde por acción de fitoplagas (g)
DCBL	tasa de destrucción catastrófica de la biomasa leñosa (g)
DCBV	tasa de destrucción catastrófica de la biomasa verde (g)
DF	tasa de defoliación (g)
DMOTS	tasa de descomposición de la material orgánica del suelo (%)
DRBL	tasa de descomposición de la biomasa leñosa caída en el suelo (g)
DRBV	tasa de descomposición de la biomasa verde caída en el suelo (g)
DRO	tasa de descomposición de los detritus de naturaleza animal (g)
MOFD	tasa de material orgánica finamente dividida (%)
PMOTS	tasa de producción de material orgánica del suelo (humus) (%)
PRO2	tasa de producción de detritus orgánicos de origen animal (g)
VMN	tasa de destrucción de biomasa leñosa (g)
c. Variables exógenas	
	Descripción (unidad)
H	humedad ambiente (%)
IFAP	máxima intensidad de precipitación (max.l/h)
PLU	precipitación (l)
POBHV	población de conejos (<i>Oryctolagus cuniculus</i>) (número de individuos)
T	temperatura ambiente (°C)
VEVI	velocidad del viento(km/h max)
d.-Variables auxiliares y parámetros	
	Descripción (unidades)
CRO2	parámetros de producción residual de herbívoros (g)
PORDT	dieta de los herbívoros (%)
BT	biomasa total (g)

TABLA 3.2

Ecuaciones de flujo del modelo MARIOLA

$$\begin{aligned}
 CRBV &= BT(a_1T + b_1H + c_1) + d_1PLU + f_1 \\
 CRBL &= a_2BT + b_2BT.H + c_2BT.PLU + d_2 \\
 BT &= BV + BL \\
 DF &= a_3BV + b_3BV + c_3BV^2T + d_3BV.H + f_3\left(\frac{1}{PLU}\right) + g_3 \\
 DBVFS &= a_4BV^2 + b_4BV.POBHV + c_4 \\
 DCBV &= a_5BV.IFAP + b_5BV.VEVI + c_5e^{0.1IFAP} + d_5 \\
 DBVPL &= a_6BV^2 + b_6BV.T + c_6\cos H + d_6 \\
 VMN &= a_7BL + b_7BL.PLU + c_7 \\
 DCBL &= a_8\cos BL + b_8BL.IFAP + c_8BL.VEVI + d_8 \\
 DBLPL &= a_9BLT + b_9e^{-0.1BL} + c_9\cos BL + d_9 \\
 CRO2 &= 1900 \\
 PORDT &= 2.8949\log DBVFS - 5.0052 \\
 PRO2 &= POBHV.CRO2\left(\frac{PORDT}{100}\right) \\
 DRBV &= a_{10}T^2 + b_{10}T.RBV + c_{10}H.RBV + d_{10}e^{0.1H} + f_{10} \\
 DRBL &= a_{11}T^2 + b_{11}T.H + c_{11}e^{0.1T} + d_{11}\cos H + f_{11} \\
 DRO &= a_{12}NRO.T + b_{12}T.H + c_{12}\cos NRO + d_{12} \\
 PMOTS &= (a_{13}T^2 + b_{13}T.H + c_{13}T.DBL + d_{13}T.DBV + f_{13}\cos T + g_{13}DRO + h_{13})/100 \\
 MOFD &= (a_{14}T^2 + b_{14}T.H + c_{14}e^{0.1T} + d_{14}e^{0.1H} + f_{14})/100 \\
 DMOTS &= [MOTS(a_{15}MOTS + b_{15}T + c_{15}H + d_{15}PLU) + f_{15}T^2 + g_{15}]/100 \\
 ARRS &= (a_{16}T^2 + b_{16}T.H + c_{16}T.PLU + d_{16}H^2 + f_{16})/100
 \end{aligned}$$

Siendo $a_i, b_i, c_i, d_i, f_i, g_i, h_i; i = 1, \dots, 16$ parámetros.

TABLA 3.3

Ecuaciones del modelo MARIOLA

Primer nivel de significación

$$\frac{dBV}{dt} = CRBV - DF - DCBV - DBVFS - DBVI - DBVPL$$

$$\frac{dBL}{dt} = CRBL - VMN - DCBL - DBLAR - DBLPL$$

$$\frac{dRBV}{dt} = DF + DCBV - DRBV$$

$$\frac{dRBL}{dt} = VMN + DCBL - DRBL$$

$$\frac{dNRO}{dt} = PRO2 - DRO$$

$$\frac{dMOTS}{dt} = PMOTS + MOFD - DMOTS - ARRS$$

Segundo nivel de significación

$$dBV/dt = [a_1 T \cdot BV + b_1 H \cdot BV + c_1 \cdot BV + a_1 T \cdot BL + b_1 H \cdot BL + c_1 \cdot BL + d_1 PLU + f_1] -$$

$$-[a_3 BV + b_3 BV + c_3 BV^2 T + d_3 BV \cdot H + f_3 \left(\frac{1}{PLU}\right) + g_3] -$$

$$-[a_5 BV \cdot IFAP + b_5 BV \cdot VEVI + c_5 e^{(0.1IFAP)} + d_5] - [a_4 BV^2 + b_4 BV \cdot POBHV + c_4] - DBVI - 1$$

$$dBL/dt = [a_2 BV + a_2 BL + b_2 BV \cdot H + b_2 BL \cdot H + c_2 BV \cdot PLU + c_2 BL \cdot PLU + d_2] - [a_7 BL + b_7 BL \cdot PLU + c_7] -$$

$$[a_8 \cos BL + b_8 BL \cdot IFAP + c_8 BL \cdot VEVI + d_8] - DBLAR - [a_9 BLT + b_9 e^{(-0.1BL)} + c_9 \cos BL + d_9]$$

$$dRBV/dt = [a_3 BV + b_3 BV + c_3 BV^2 T + d_3 BV \cdot H + f_3 \left(\frac{1}{PLU}\right) + g_3] + [a_5 BV \cdot IFAP + b_5 BV \cdot VEVI + c_5 e^{(0.1IFAP)} + d_5] -$$

$$-[a_{10} T^2 + b_{10} T \cdot RBV + c_{10} H \cdot RBV + d_{10} e^{(0.1H)} + f_{10}]$$

$$dRBL/dt = VMN = a_7 BL + b_7 BL \cdot PLU + c_7 + [a_8 \cos BL + b_8 BL \cdot IFAP + c_8 BL \cdot VEVI + d_8] -$$

$$-[a_{11} T^2 + b_{11} T \cdot H + c_{11} e^{(0.1T)} + d_{11} \cos H + f_{11}]$$

$$dNRO/dt = [POBHV \cdot f_{20} \cdot \{f_{18} \cdot \log(a_4 BV^2 + b_4 BV \cdot POBHV + c_4)\} / 100] - [a_{12} NRO \cdot T + b_{12} T^2 + c_{12} \cos NRO + d_{12}]$$

$$dMOTS/dt = \left(a_{13} T^2 + b_{13} T \cdot H + c_{13} T \cdot DBL + d_{13} T \cdot DBV + f_{13} \cos T + g_{13} DRO + h_{13} \right) / 100 +$$

$$\left(a_{14} T^2 + b_{14} T \cdot H + c_{14} e^{(0.1T)} + d_{14} e^{(0.1H)} + f_{14} \right) / 100 -$$

$$\left[\left[MOTS(a_{15} MOTS + b_{15} T + c_{15} H + d_{15} PLU) + f_{15} T^2 + g_{15} \right] / 100 - \left[a_{16} T^2 + b_{16} T \cdot H + c_{16} T \cdot PLU + d_{16} H^2 + f_{16} \right] / 100 \right]$$

siendo $a_i, b_i, c_i, d_i, f_i, g_i, h_i, i=1,2,\dots,16$ parámetros

Tercer nivel de significación

$$dBV/dt = a_1T \cdot BV + b_1H \cdot BV + c_1 \cdot BV + a_1T \cdot BL + b_1H \cdot BL + c_1 \cdot BL + d_1PLU + f_1 -$$

$$\left[a_3BV + b_3BV + c_3BV^2T + d_3BV.H + f_3\left(\frac{1}{PLU}\right) + g_3 \right] -$$

$$- \left[a_5BV \cdot IFAP + b_5BV \cdot VEVI + c_5e^{(0.1IFAP)} + d_5 \right] - \left[a_4BV^2 + b_4BV \cdot POBHV + c_4 \right] - DBVI -$$

$$\left[a_6BV^2 + b_6BV.T + c_6 \cos H + d_6 \right]$$

$$dBL/dt = [a_2BT + b_2BT \cdot H + c_2BT \cdot PLU + c_2BL \cdot PLU + d_2] - [a_7BL + b_7BL \cdot PLU + c_7] -$$

$$[a_8 \cos BL + b_8BL \cdot IFAP + c_8BL \cdot VEVI + d_8] - DBLAR - [a_9BLT + b_9e^{(-0.1BL)} + c_9 \cos BL + d_9]$$

$$dRBV/dt = [a_3BV + b_3BV + c_3BV^2T + d_3BV.H + f_3\left(\frac{1}{PLU}\right) + g_3] + [a_5BV \cdot IFAP + b_5BV \cdot VEVI + c_5e^{(0.1IFAP)} + d_5] -$$

$$- [a_{10}T^2 + b_{10}T \cdot RBV + c_{10}H \cdot RBV + d_{10}e^{(0.1H)} + f_{10}]$$

$$dRBL/dt = [a_7BL + b_7BL \cdot PLU + c_7] + DCBL = a_8 \cos BL + b_8BL \cdot IFAP + c_8BL \cdot VEVI + d_8 -$$

$$[a_{11}T^2 + b_{11}T \cdot H + c_{11}e^{(0.1T)} + d_{11} \cos H + f_{11}]$$

$$dNRO/dt = [POBHV \cdot CRO2 \cdot PORDT / 100] - [a_{12}NRO.T + b_{12}T^2 + c_{12} \cos NRO + d_{12}]$$

$$dMOTS/dt = \left([a_{13}T^2 + b_{13}T \cdot H + c_{13}T \cdot DBL + d_{13}T \cdot DBV + f_{13} \cos T + g_{13}DRO + h_{13}] / 100 \right) +$$

$$[(a_{14}T^2 + b_{14}T \cdot H + c_{14}e^{(0.1T)} + d_{14}e^{(0.1H)} + f_{14}) / 100] -$$

$$\left[[MOTS(a_{15}MOTS + b_{15}T + c_{15}H + d_{15}PLU) + f_{15}T^2 + g_{15}] / 100 \right] -$$

$$- [(a_{16}T^2 + b_{16}T \cdot H + c_{16}T \cdot PLU + d_{16}H^2 + f_{16}) / 100]$$

siendo $a_i, b_i, c_i, d_i, f_i, g_i, h_i, i=1,2,\dots,16$ parámetros

3.4.2.- Submodelo reproductivo

Este submodelo se aproxima a los dos fenómenos reproductivos de los vegetales superiores: la floración y la fructificación.

Como floración se define como el proceso de desarrollo de las flores, desde el momento de la antesis de las más precoces hasta que se marchitan las más tardías, bien de un individuo, bien de la especie en una zona.

Por fructificación se entiende la formación del fruto a partir de la flor fecundada.

El submodelo propuesto es un modelo sencillo, que tiene las siguientes características:

- 1) Las variables de estado son:
 - a) BFLG: biomasa floral gemística o yema floral avanzada o a punto de abrirse (g. peso seco).
 - b) BFL: biomasa floral, constituida por la flor en sus diversas partes, pétalos, sépalos, etc. (g. peso seco).
 - c) BPT: biomasa de los pétalos caídos en el suelo (g. peso seco).
- 2) La unidad temporal es la semana, a diferencia del resto del modelo, que es el mes. Se considera esta unidad de tiempo debido a las características de aquello que intentamos modelizar. Los procesos de floración y fructificación son fenológicos, es decir, se acomodan a un ritmo biológico determinado, propio de cada especie. Difícilmente encontraremos procesos fitofenológicos que tengan escala temporal superior a una semana.

Las ecuaciones de estado vienen dadas en la siguiente tabla:

TABLA 3.4

Ecuaciones de estado del submodelo floral

$\frac{dBFLG}{dt} = CBFLG - DBFLG$ $\frac{dBFL}{dt} = CBFL - DBFL$ $\frac{dBPT}{dt} = DBFL - DSPT$
--

Llamamos NHS al número de horas de sol. Las ecuaciones de flujo son las siguientes:

- 1) Crecimiento de la biomasa floral gemística (CBFLG)

$$CBFLG = a_{17}BT.NHS + b_{17}T.NHS + c_{17}\arctgNHS + f_{17}$$

- 2) Destrucción (Transformación) de la biomasa floral gemística (DBFLG)

$$DBFLG = a_{18}BFLG + b_{18}BFLG.NHS + c_{18}\left(\frac{1}{NHS}\right) + d_{18}\arctgNHS + f_{18}$$

- 3) Crecimiento de la biomasa floral (CBFL)

$$CBFL = a_{19}BFLG + b_{19}BFLG.T + c_{19}T.NHS + d_{19}\left(\frac{1}{NHS}\right) + f_{19}\arctgNHS + g_{19}$$

4) Destrucción de la biomasa floral (DBFL)

$$DBFL = a_{20}BFL.T + b_{20}T + c_{20}e^{-0.1T} + d_{20}\sqrt{T} + f_{20}$$

5) Descomposición de la biomasa floral (DSPT)

$$DSPT = a_{21}BPT^2 + b_{21}BPT.T + c_{21}BPT.H + d_{21}T + f_{21}$$

3.4.3.- Análisis de la validación

En las condiciones de experimentación, se pudieron observar los siguientes hechos:

- 1) Un aumento inicial brusco de la biomasa verde, un comportamiento oscilatorio y una disminución en el mes 12 aproximadamente, alcanzando los mismos valores que en el mes 1, debido sobre todo a la acción de plagas, herbívoros y defoliación.
- 2) Una disminución no demasiada acusada de la biomasa leñosa, del mes 1 al mes 12, sobre todo debido a la acción de fuertes vientos.
- 3) Una defoliación que se intensifica sobre todo en el mes 12, al darse las condiciones meteorológicas adecuadas.
- 4) Existe un aumento en la altura de las plantas, no así del volumen aparente (cilindro hipotético). Existe una relación entre el volumen aparente y la biomasa de la planta. Puede conservarse el volumen aparente, y para ello basta que aumente la altura de la planta pero que disminuya la anchura de esta, tomando como tal la longitud de las ramas mayores. Ello implica una conservación o ligera disminución de la biomasa total, cosa que confirma los resultados obtenidos por el modelo.
- 5) Aumento prácticamente exponencial de la biomasa verde y leñosa caída en el suelo. Los procesos de descomposición son lentos en esta especie y el arrastre pequeño, al no ser la pendiente muy pronunciada.
- 6) La materia orgánica del suelo se conserva prácticamente constante en el modelo, hecho confirmado por el análisis de laboratorio. La descomposición de los materiales caídos procedentes de las especies estudiadas no produce gran cantidad de humus.
- 7) El grado de ajuste del modelo es alto. Los errores relativos con respecto a la media de los valores previstos no superan el 10%. Es por esta razón por la cual se da el modelo por validado.

3.4.4.- Simulación en el modelo

Se estableció un plan de simulación con el modelo MARIOLA, consistente en obtener tres escenarios diferentes, dos de ellos en condiciones límites y el tercero en las condiciones de normalidad dentro de un ecosistema mediterráneo terrestre de montaña. Cuando se habla de “normalidad”, nos referimos a que las variables exógenas, es decir, las variables climáticas y la población de herbívoros, no se desvían excesivamente de los valores de las medias de estas variables obtenidas a partir de los datos de más de 20 años de observación.

En estas simulaciones se observaron los efectos producidos sobre las plantas, obteniendo datos de las variables más significativas:

- a) BV: biomasa verde
- b) BL: biomasa leñosa
- c) MOTS: materia orgánica total del suelo.

Se obtuvieron también información sobre variables menos significativas, ya que ayudan a tener una visión adecuada de determinados procesos intermedios:

- a) DF: defoliación de la biomasa verde
- b) RVER: biomasa verde caída en el suelo
- c) RLEN: biomasa leñosa caída en el suelo
- d) ARRS: arrastre de la materia orgánica del suelo en el horizonte o.

Fue interesante obtener información sobre los procesos de crecimiento, ya que permitió obtener una velocidad de crecimiento en cada escenario creado. Es por ello por lo que se obtuvieron datos por simulación de las siguientes variables:

- a) CRBV: crecimiento de la biomasa verde
- b) CRBL: crecimiento de la biomasa leñosa

Nombrare tres de las simulaciones que se realizaron:

- 1) **Simulación primera:** Ecosistema en condiciones de normalidad, tal como se ha definido anteriormente.
- 2) **Simulación segunda:** Ecosistema en evolución hacia un clima propio de una zona húmeda. Las condiciones propuestas serán: aumento de la pluviometría hasta alcanzar los 2600 litros anuales, con temperaturas ambientales moderadas y alta humedad atmosférica, velocidad de viento constante, un periodo de intensidad de precipitación alta y aumento de la población de herbívoros.
- 3) **Simulación tercera:** Ecosistema en evolución hacia un clima propio de zona desértica. Por su interés, ya que corresponde a las previsiones propias de evolución del clima mediterráneo en las próximas décadas debido al cambio

climático, conviene que nos detengamos más en esta simulación (Usó et al., 1995). Las condiciones son las siguientes:

- a) Temperaturas atmosféricas anormalmente altas.
- b) Humedad ambiental anormalmente baja para la zona.
- c) Pluviometría anormalmente baja.
- d) Vientos moderados.
- e) Carencia de herbívoros superiores.

Como se puede observar, esta situación corresponde a un cambio climático con tendencia a la desertificación. Se han supuesto también las siguientes condiciones ambientales:

- a) No hay restos de biomasa verde ni leñosa en el suelo en el instante inicial.
- b) El porcentaje inicial de humus debajo de cada planta es el mismo.

Se supuso una zona con 12 plantas de las especies *Cistus albidus*, *Thymus vulgaris*, *Rosmarinus officinalis* con diferentes tamaños y biomásas respectivas.

Al efectuar la simulación se comprobó lo siguiente:

- 1) Aquellas plantas con biomasa leñosa menor de 85 g de peso seco mueren entre el primer y tercer mes.
- 2) En las plantas con biomasa leñosa mayor de 85 g de peso seco, decrece dicha biomasa en los primeros meses, creciendo después de manera exponencial, alcanzando cotas superiores a la inicial. Biológicamente se podría interpretar este fenómeno como una adaptación a condiciones climáticas adversas, dotándose el vegetal de una fuerte concentración de lignina, para poder resistir la falta de agua.

3.5.- CONCLUSIONES DEL MODELO MARIOLA

El modelo MARIOLA es la base del modelo ARGILAGA propuesto por la autora en este estudio, ya que se ha seguido la misma filosofía y la misma metodología. Se podría considerar ARGILAGA como el submodelo de MARIOLA que trata de la especie *Ulex parviflorus*. Es por ello por lo que me he detenido en el estudio de este modelo particular.

Las conclusiones que fueron extraídas del desarrollo, validación e investigación del modelo MARIOLA, fueron las siguientes:

- 1) **Balance de originalidad:** MARIOLA presenta las siguientes diferencias con respecto a otros modelos ecológicos desarrollados en el marco de un ecosistema mediterráneo terrestre:
 - a) Es un modelo total, pues cumple las condiciones definidas para los modelos totales:
 - a) crecimiento y destrucción de la biomasa
 - b) descomposición
 - c) reproducción
 - d) interacción con fauna
 - e) interacción con variables edafológicas
 - f) interacción con variables climáticas

No se tienen conocimientos de la existencia en la literatura científica de otro modelo que cumpla las condiciones anteriores y que haya sido desarrollado para ecosistemas mediterráneos terrestres, por lo que los autores creen que cumplen las condiciones de originalidad y utilidad.

- b) La utilización de ecuaciones de flujo obtenidas por medio de un análisis de regresión es ya conocida desde hace años. Sin embargo, creemos que el programa REGRESUS y su sucesor LUCENTUM, no solamente facilita el cálculo, sino que permite el obtener ecuaciones mucho más ajustadas, y por esta razón el modelo se ajustó mucho más a los datos reales en el proceso de validación.
 - c) El programa experto SIGEM (Caselles, 1988), fue un avance en la confección de modelos de simulación. Se utilizó por primera vez en un modelo ecológico, demostrando una gran eficacia y versatilidad. El sistema experto construido para el modelo MARIOLA, llamado BIOM, es de fácil utilización para el usuario, lo que dio una gran ventaja en relación a otros modelos de simulación ecológicos de más difícil utilización
- 2) **Conclusiones:** El modelo MARIOLA permitió calcular con bastante fiabilidad (errores relativos no mayores de un 10% en la mayoría de las variables) toda una serie de variables que determinan la evolución de los productores primarios (vegetación) del ecosistema mediterráneo terrestre.

El modelo permite no solamente seguir dicha evolución a nivel de ecosistema, sino que se puede utilizar en el seguimiento evolutivo de una sola planta, en condiciones naturales. Se diferencia de los modelos CAPS y MEDECS, donde muchos de los datos han sido obtenidos en laboratorios, intentando reproducir las condiciones propias del hábitat de la planta, mientras que en MARIOLA los datos han sido obtenidos de la misma naturaleza.

El modelo MARIOLA es la base del modelo ARGILAGA, motivo principal de este estudio.

3.6.- BIBLIOGRAFÍA

- Anway, J.C., Brittain, E.G., Hunt, H.W., Innis, G.S., Parton, W.J., Rodell, C.F. & Sauer, R.H. (1972). *ELM: version 1.0*. U.S. IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 156. Colorado State Univ. Fort Collins.
- Bertiller, M. (1984). *Specific primary productivity dynamics in arid ecosystems: a case study in Patagonia, Argentina*. Acta Oecologica/Oecologia Generalis, Vol. 5, 4: 365-381.
- Bledsoe, L., Francis, R. C., Swartzman, G. & Gustafson, J.D. (1971). *PWNEE: A Grassland Ecosystem Model*. U.S. IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 64. Colorado State Univ. Fort Collins.
- Brzeciecki, B. (1987). *Analysis of vegetation-environmental relationships using a simultaneous equations model*. Vegetatio, 71: 175-184.
- Busemberg, S. & Iannelli, M. (1985). *Separable models in age-dependent population dynamics*. J. Math. Biology, 22: 145-173.
- Caswell, H. (1989). *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Daget, J. (1979). *Les Modèles Mathématiques en Ecologie*. Masson. Paris.
- Dale, M.B. (1970). Ecology, 51: 2.
- Danielewitz, D.B., O'Keeffe, J.O. & Bradshaw, J.A. (1988). *An expert interface to an ecological model*. Siud-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap, 84: 189-194.
- Develice, L.R. (1988). *Test of a forest dynamics simulator in New Zealand*. New Zealand Journal of Botany, 26: 387-392.
- Díaz Pineda, F. & González Bernaldez, F. (1975). *Experiencia obtenida con modelos de regresión múltiple para la descripción del hábitat de matorrales*. Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 32(2): 1333-1348.
- Foliott, P.F., Guertin, D.P. & Rasmussen, W.D. (1988). *Simulating the Impacts of Fire: A Computer Program*. Environmental Management, Vol. 12, 6: 809-814.
- Forrester, J.W. (1961). *Industrial Dynamics*. MIT Press.
- Giró, A., Valls, J., Padró, J.A. & Wagensberg, J. (1986). *Monte Carlo Simulation program for ecosystems*. Computer Appl. In the Bioscience. 2(4), 291-296.
- Innis, G.S. (1972). *ELM: A Grassland Ecosystem Model*. Summer Comput. Simulat. Conf. Simulation Councils Inc. La Jolla. California.

Innis, G.S. & Jameson, D.A. (1973). *Ecological information for Range Management Decision-Prediction Models*. 28th Annu. Meeting, Boise, Idaho.

Innis, G.S. (1975) *Role of Total Systems Models in the Grassland Biome Study*. In: Systems Analysis and Simulation in Ecology. Bernard C. Patten Editor. Vol III. Academic Press.

Krieger, H., Schäfer, H. & Bossel, H. (1990). *Sprucom: A Simulation Model of Spruce Stand Dynamics under Varying Immision Exposure*. Syst. Anal. Model. Simul. 7(20): 117-129.

Margalef, R. (1981). *Perspectivas de la teoría ecológica*. Editorial Blume ecología.

Pacala, S.W. & Silander, J.A.. (1985). *Neighborhood Models of Plant Population Dynamics I. Single-Species models of Annuals*. The American Naturalist, 125, 3: 385-411.

Patten, B.C. (1972). Simulation, 19: 177-186.

Rennolls, K. & Blackwell, P. (1988). *An Integrated Forest Process Model: its Calibration and its Predictive Perfomance*. Forest Ecology Management, 25: 31-58.

Schäfer, H. & Metzler, W. (1987). *Die Wälder Sterben: Neus Ergebnisse Aus Alten Daten Mit Hilfe Der Computersimulation*. In: Röhrig K. (Hrsg.): Umwelt-politik als Technologiepolitik, Hofgismarer Protokolle. 46-69.

Schäfer, H. et al. (1988). *Modelling the Responses of Mature Forest Trees to Air Pollution*. GeoJournal, 17, 2: 279-287.

Schäfer, H., Krieger, H. & Bossel, H. (1989a). *Modelling Air Pollution Effects on Plants. Particullary on Forest Growth –A review*. Conference on Air Pollution in Europe: Environmental Effects. Control Strategies and Policy Optimization. Stockholm, Sweden, September. 26-30.

Schäfer, H., Krieger, H. & Bossel, H. (1989b). *Using System Analysis to Develop Simulation Models for Managing Forests under Environmental Pollution*. In: Artificial Intelligence and Growth Models for Forest Management Decisions. Publication No. FWS-1-69 School of Forestry and Wildlife Resources. Virginia Polytechnic Institute and State University. Blacksburg, Virginia, 24061: 322-332.

Schäfer, H., Krieger, H. & Peng Shao-Lin. (1990). *Modelling Growth and yield of a Eucalypt stand in troplica China*. Paper presentated at the XIX IUFRO World Congress, Montreal, Agosto: 5-11.

Schmoldt, D.L. & Martín, G.L. (1986). *Expert Systems in Forestry: Utilizing Information and Expertise for Decision Making*. Computers and Electronics in Agriculture, 1: 233-250.

Starfield, A.M. & Bleloch, A.L. (1983). *Expert systems: An Approach to Problems in Ecological Management that are Difficult to Quantify*. Journal of Environmental Management, 16: 261-268.

Usó-Domènech, J.L. (1991). *Modelo Matemático de un Ecosistema Mediterráneo Terrestre*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia.

Usó-Domènech, J.L., Mateu, J. & López, J.A. (1997). *Mathematical and Statistical Formulation of an Ecological Model with Applications*. Ecological Modelling, 101: 27-40.

Usó-Domènech, J.L., Villacampa, Y, Stubing, G., Karjalainen, T. & Ramo, M. (1995) *MARIOLA: A model for calculating the reponse of mediterranean bush ecosystem to climatic variations*. Ecological Modelling, 80: 113-129.

Von Gadow, K. & Van Hensbergen, R.J. (1987). *Contributions to Forestry Modelling Research*. South African Forestry Journal, 140: 44-50.

Vyslouzil, J. (1986). *Evaluation of the Recreational Function of the Forest by means of Mathematical Models*. Ecologia (CSSR), 5(4): 367-379.

CAPÍTULO IV: EL MODELO MEDEA Y EL SUBMODELO ARGILAGA

4.1.- INTRODUCCIÓN

La erosión y como consecuencia la desertificación como su obvia consecuencia, es el principal problema de los países del Mediterráneo. Vastas áreas de los bosques mediterráneos primitivos se han convertido en áreas de matorral, consideradas como la fase final de degradación, causada generalmente por acción antrópica, como se ha señalado anteriormente. Sin embargo, los matorrales mediterráneos juegan un papel importante en la protección del suelo frente a los procesos de erosión hídrica, particularmente en áreas orográficas caracterizadas por pendientes fuertes, y con precipitaciones irregulares que pueden ser localmente muy intensas.

El ser capaz de predecir el comportamiento de un ecosistema de matorral frente a las variaciones climáticas puede convertirse en un arma poderosa para adoptar políticas de organización territorial y de planificación. El modelo MEDEA (Usó-Domènech et al., 2000a) aparece como consecuencia de dichas necesidades. Este modelo es una simulación del comportamiento y desarrollo de un ecosistema típico de matorral en el área Mediterránea. El modelo MARIOLA (Usó-Domènech et al., 1995) explicado anteriormente, es la base teórica y práctica del modelo MEDEA. Es un modelo dinámico basado en la Dinámica de Sistemas (Aracil, 1986; Forrester, 1961), con ecuaciones diferenciales (*ecuaciones de estado*) construidas hipotéticamente y con *ecuaciones de flujo* obtenidas a partir de las observaciones de campo utilizando ecuaciones de regresión múltiple.

El desarrollo del modelo MEDEA puede predecir el efecto que los cambios climáticos de varias variables producen en otras variables. Este modelo requiere las siguientes condiciones:

- 1) Una estructura causal basada en teorías climatológicas, ecológicas y edafológicas.
- 2) Funciones que determinan el comportamiento de las variables bajo estudio.
- 3) Un procedimiento de validación, que compara los resultados obtenidos por el modelo y las obtenidas por experimentación.

Las principales características del modelo MEDEA son las siguientes:

- 1) Es un *modelo deductivo*. El sistema relativamente complejo (muchas variables interrelacionadas) se puede tratar solamente por medio de modelos deductivos.
- 2) Es un *modelo de compartimentos*, pero no necesariamente lineal y no invariable en términos de tiempo.

- 3) Es un *modelo estocástico-determinista*, ya que las variables de entrada climáticas son aleatorias.
- 4) Es un *modelo holístico*. Las variables que definen el sistema son función del tiempo y a veces del espacio.
- 5) Es un *modelo dinámico*. Las variables que definen el sistema son función del tiempo y/o del espacio.
- 6) Es un *modelo distribuido*.
- 7) Es un *modelo causal*. Las entradas o estímulos, los estados y las salidas o respuestas están interrelacionadas por medio de relaciones causales.
- 8) Es un *modelo biodemográfico y biogeoquímico* (Jorgensen, 1988).
- 9) Es un *modelo no lineal*.
- 10) La *desagregación* del modelo puede ser alta, dependiendo del modelizador, ya que debe ser capaz de estudiar comportamientos en los niveles morfológicos y ecofisiológicos.

4.2.- MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1.- Metodología Experimental

4.2.1.1.- Medición de la biomasa

La dinámica de un sistema, puede ser modelizada por medio de un sistema de ecuaciones diferenciales. Si llamamos BG al crecimiento de la biomasa durante el periodo de tiempo $(t_{i+1} - t_i)$, entonces:

$$BG = B(t_{i+1}) - B(t_i), i = 1, 2, \dots, n$$

Por esta razón es necesario conocer la biomasa B en cada periodo de tiempo.

La estimación no destructiva de la biomasa aérea es un problema difícil de resolver en los estudios ecológicos. Se han propuesto algunos métodos de estimación (Anderson, 1970; Kittredge., 1944; Newbould, 1967; Ovington & Madgwick, 1959; Pearson et al., 1987; Trocaud, 1977), en los cuales se ha calculado la biomasa basándose en medidas indirectas, tales como el diámetro basal. Dicho procedimiento se utiliza en la medición de la biomasa aérea de los árboles. Otros métodos de medición como son los basados en la longitud de las hojas pueden ser más aconsejables en especies arbustivas o herbáceas. Así lo especifican Hussey & Long (1982); Mark, (1965); Scot (1961). La medición de biomasa en las plantas alpinas ha sido estudiada por Bliss (1986).

Otros métodos más sofisticados no destructivos han sido desarrollados durante la última década. Boutoon & Tieszen (1983), Jensen (1980), Kumar & Monteith (1982),

Mayhew et al. (1984) y Steven et al. (1983), se han basado en la relación de reflectancia. Chapman (1986) en la capacitancia eléctrica. Westman & Paris (1987) utilizan técnicas de radar.

El método más común para determinar la biomasa y la producción es a través del uso de las ecuaciones alométricas de regresión. Huxley (1932) fue el primero en introducir el concepto de alometría. Se expresa generalmente como la relación existente entre la tasa relativa de crecimiento de un órgano y la de otro órgano del mismo organismo. Estas regresiones alométricas se desarrollan midiendo la biomasa o producción de plantas enteras o sus componentes y correlacionando estos datos con otros componentes más fácilmente medidos, tal como el diámetro a la altura del pecho humano (Pastor et al., 1984). Muchas de las fórmulas alométricas están referidas a los árboles, debidas generalmente a razones económicas. Respecto a las especies mediterráneas, Canadell et al. (1988) dan ecuaciones alométricas para el *Quercus ilex* L. Sin embargo, en la bibliografía científica, no conocemos ecuaciones alométricas de las especies arbustivas mediterráneas, excepto Usó-Domènech et al. (1997a). El método propuesto por dicho autor se basa en la estimación de la biomasa aérea (B) como una función del volumen aparente de la planta (V_{ap}). Para medir el volumen aparente se basa en la hipótesis de que la planta es una figura geométrica hipotética. Chapman (1986) asume que el volumen del tronco de un árbol tiene la forma de un paraboloides de rotación. Whittaker & Woodwell (1968) observaron que el volumen de la parábola era bastante conveniente para la determinación del volumen de los arbustos, siendo el radio medido en la base. Azmi et al. (1991) proponen una relación entre la biomasa y el cilindro para los bambúes de Malasia.

4.2.1.1.1.- Metodología utilizada

La tasa de incremento en la biomasa es proporcional al volumen aparente y se define por la siguiente ecuación diferencial dinámica:

$$\frac{dB}{dV_{ap}} = b(V_{ap} - c)$$

Dicha aproximación parece conveniente para determinados propósitos, especialmente bajo condiciones de campo, ya que proporciona una manera de prevenir las características irregulares de los factores medioambientales, tal como las variables climáticas, que están incluidas en la ecuación.

La biomasa global (B) como función del volumen aparente (V_{ap}) es el resultado de la integración de la anterior ecuación diferencial:

$$B = c + ae^{bV_{ap}}$$

Esta ecuación es exponencial y por lo tanto no lineal en la variable, pero lineal en el parámetro. Puede ser linealizada de la siguiente manera: definiendo $V'_{ap} = e^{bV_{ap}}$, entonces la ecuación $B = c + V'_{ap}$ es una ecuación de regresión lineal. En dicha ecuación, "a + c" representa la biomasa inicial, es decir, la biomasa correspondiente a un volumen aparente

igual a cero. Es evidente que “a + c” deberá ser cero en todos los casos, pero los trabajos experimentales demuestran generalmente que no es verdad debido a los errores experimentales y las desviaciones en el ajuste de la función. Es también importante anotar que el signo de “a” deberá ser el mismo que el signo de “b”, ya que si no lo fuera $\frac{dB}{dV_{ap}}$ sería negativa, y ello no tiene sentido. Haciendo la derivada de la ecuación anterior tendremos

$$\frac{\partial B}{\partial V_{ap}} = abe^{(bV_{ap})}$$

y

$$B \frac{\partial^2 B}{\partial V_{ap}^2} = ab^2 e^{(bV_{ap})}$$

En consecuencia, el *radio de curvatura* (R) se calculará de la siguiente manera:

$$R = \frac{[1 + a^2 b^2 e^{(2bV_{ap})}]^{\frac{3}{2}}}{a^2 b e^{(bV_{ap})}} > ab^2 e^{(2bV_{ap})}$$

Desde el punto de vista de la geometría diferencial, el radio de curvatura de un punto P en una curva es la inversa de su curvatura K. La curvatura K en un punto P es la variación del ángulo tangente en P sobre el arco de longitud unidad. K es positiva si P está en una curva cóncava y negativa si P está sobre una curva convexa.

Esto permite concluir que para valores positivos de “a” y de “b” la curva definida será cóncava, y el valor más alto de los valores positivos corresponde al más alto valor de los radios de curvatura que viene dado para un volumen aparente dado y consecuentemente el más cercano a una línea recta. De otro lado, si “a” y “b” son negativas, la curva será convexa, y dichos valores corresponden a una línea recta. La interpretación biológica de este hecho es que para valores positivos de “a”, más bajo es el volumen aparente y más alta

la *densidad aparente* $\left(\frac{B}{V_{ap}}\right)$. Para valores negativos de “a” y “b”, será más alto el volumen

aparente y más baja la densidad aparente. Por lo tanto, “a” y “b” tienen una interpretación biológica aparente, pero “b” tiene una influencia más grande en la ecuación ya que está en forma exponencial. Por lo tanto, el parámetro “b” puede ser considerado como un índice

que nos muestran el desarrollo de la densidad aparente $\left(\frac{B}{V_{ap}}\right)$ con respecto al volumen

aparente. El parámetro “c” representa los valores asintóticos de una curva exponencial y en el caso de una curva cóncava puede interpretarse biológicamente como la máxima biomasa que una planta puede acumular.

Derivando la biomasa B con respecto a las tres dimensiones del espacio (x, y, z), tendremos:

$$\begin{cases} \frac{\partial B}{\partial x} = \frac{\partial B}{\partial V_{ap}} \frac{\partial V_{ap}}{\partial x} = b(B-c)\rho_{xyz} \\ \frac{\partial B}{\partial y} = \frac{\partial B}{\partial V_{ap}} \frac{\partial V_{ap}}{\partial y} = b(B-c)\rho_{yxz} \\ \frac{\partial B}{\partial z} = \frac{\partial B}{\partial V_{ap}} \frac{\partial V_{ap}}{\partial z} = b(B-c)\rho_{zxy} \end{cases}$$

La solución de este sistema de ecuaciones diferenciales es el siguiente:

$$B = b(B-c)\rho_{xyz}$$

o bien

$$B = b(B-c)V_{ap}$$

Dicha ecuación nos conduce a la ecuación de la *densidad aparente* de la planta

$$\rho_{ap} = \frac{B}{V_{ap}} = b(B-c)$$

Sí BG es el crecimiento de la biomasa durante el periodo de tiempo $(t_{i+1} - t_i)$, entonces:

$$BG = B(t_{i+1}) - B(t_i), i = 1, 2, \dots, n$$

Se han obtenido ecuaciones de flujo para los arbustos mediterráneos *Cistus albidus*, *Rosmarinus officinalis* y *Thymus vulgaris* (Usó-Domènech et al., 1997a). Dichas ecuaciones son:

$$GBG = B(a_1T + b_1H + c_1) + d_1PLU + f_1$$

$$WBG = a_2B + b_2B.H + c_2B.PLU + d_2$$

$$B = GB + WB$$

en donde a_i, b_i, c_i, d_i, f_i ($i = 1, 2$) son parámetros, GBG es la tasa de producción por crecimiento de la biomasa verde (en gramos g), WBG la tasa de producción de la biomasa leñosa (g), B es la biomasa total (g), GB la biomasa verde (g), WB la biomasa leñosa (g), T la temperatura medioambiental (°C), H la humedad medioambiental (%) y PLU la precipitación (en litros, l) (Strasburger et al, 1974; Grier & Running, 1977; Gates, 1980; Miller, 1981; McIntyre, 1987; Gratiani & Fiorentino, 1988; Myers & Landsberg, 1989; Usó-Domènech et al., 1995)

Por lo tanto

$$GBG = GB(t_{i+1}) - GB(t_i) = (ae^{bV_{ap}(t_{i+1})} + c) - (ae^{bV_{ap}(t_i)} + c) = a(e^{bV_{ap}(t_{i+1})} - e^{bV_{ap}(t_i)})$$

$$WBG = WB(t_{i+1}) - WB(t_i) = (\alpha e^{\beta V_{ap}(t_{i+1})} + \gamma) - (\alpha e^{\beta V_{ap}(t_i)} + \gamma) = \alpha(e^{\beta V_{ap}(t_{i+1})} - e^{\beta V_{ap}(t_i)})$$

El volumen aparente es el volumen del cilindro circular definido por su altura (h) y su diámetro (d):

$$V_{ap} = \frac{\pi d^2 h}{4}$$

Se estudiaron 10 taxones (Usó et al., 1997) correspondientes a arbustivas mediterráneas representativas (Stübing et al., 1989), los cuales juegan un papel importante en las comunidades de matorral de las regiones del Mediterráneo Oeste, especialmente durante los primeros diez años después de un incendio forestal. Dichas especies son:

Bupleurus fruticosus L., *Ulex parviflorus* Pourret, *Helychrisum stoechas* (L.) Moench, *Rosmarinus officinalis* L., *Lavandula latifolia* Medicus, *Sedum sediforme* (Jacq.) Pau, *Genista scorpius* (L.) DC in Lam. y DC., *Marrubium vulgare* L., *Thymus vulgare* L., *Cistus albidus* L.

La zona de experimentación utilizada fue en las proximidades de la villa de Agres, en la Sierra de Mariola, provincia de Alicante, a una altitud de 750 m. La zona de validación correspondió a la Font Roja, en Alcoi, situado en la Serra del Menejador (provincia de Alicante) a 800 m de altitud. Se obtuvieron medidas de campo durante los meses de Octubre, Noviembre y Diciembre, cuando los arbustos no tienen ni flores ni frutos, utilizando una regla de 1.5 m de longitud con divisiones de 0.01 m. Después de tomar las medidas, las plantas fueron cortadas a nivel del suelo y desecadas a peso constante. La biomasa real fue obtenida pesando simplemente las plantas desecadas en una balanza monoplato (precisión 0.1%). Fueron utilizados 30 ejemplos de cada taxón y asimismo otros 30 ejemplares para el proceso de validación.

Se utilizó el software REGRESSUS (Caselles & Usó, 1991; Usó et al., 1994) que proporciona la “mejor” ecuación de regresión definida en base al más alto coeficiente de correlación la biomasa y el volumen aparente. Los resultados se resumen en la siguiente tabla (Tabla 4.1)

TABLA 4.1.

Valores de los parámetros de regresión

Taxón	c	c int. 95%	a	a int. 95%	b	r	s
<i>Bupleurum fructicescens</i>	-37150.3	[-40159.8, -34140.5]	37164.0	[34156.4, 40171.6]	0.01	0.98	6.81
<i>Ulex parviflorus</i>	-825.5	[-974.2, -678.7]	846.4	[711.2, 981.5]	0.50	0.95	35.15
<i>Helichrysum stoechas</i>	-401.7	[-447.7, -355.6]	422.7	[383.3, 462.1]	1.00	0.93	30.35
<i>Rosmarinus officinalis</i>	-367.0	[-418.1, -317.6]	381.8	[338.9, 424.7]	2.00	0.98	19.38
<i>Lavandula latifolia</i>	9.6	[0.9, 18.9]	19.6	[17.9, 22.0]	10.0	0.96	13.37
<i>Sedum sediforme</i>	144.2	[105.0, 183.5]	-141.9	[-181.7, -101.9]	-7.00	0.85	16.27
<i>Genista scorpius</i>	504.7	[434.8, 74.6]	-485.7	[-567.2, -404.3]	-1.00	0.95	25.10
<i>Marrubium vulgare</i>	591.5	[475.5, 707.4]	-581.4	[-718.5, -444.4]	-1.00	0.93	3.47
<i>Thymus vulgaris</i>	46249.4	[34218.4, 58268.4]	-46247.3	[-58282.3, -34212.5]	-0.05	0.89	37.31
<i>Cistus albidus</i>	54752.7	[46703.9, 69901.6]	-54736.0	[-63797.2, -46674.8]	-0.01	0.98	36.05

r = coeficiente de correlación.

s = error standard de estimación.

Se utilizó un test estadístico no paramétrico para probar la normalidad de los datos con un nivel de confianza del 95%. En la tabla 4.2 se presentan los resultados de la validación.

TABLA 4.2

Resultados de la validación

Taxón	d	d int. 95%	PM	s
<i>Bupleurum fructicescens</i>	5.10	[-5.09, 15.28]	38.9	3.67
<i>Ulex parviflorus</i>	-4.58	[-17.30, 8.14]	63.75	4.58
<i>Helichrysum stoechas</i>	1.92	[-11.88, 15.51]	128.75	4.93
<i>Rosmarinus officinalis</i>	0.08	[-16.26, 16.42]	111.42	5.89
<i>Lavandula latifolia</i>	-6.90	[-18.68, 4.88]	101.07	4.24
<i>Sedum sediforme</i>	0.96	[-0.62, 2.54]	5.24	0.57
<i>Genista scorpius</i>	-14.40	[-40.07, 11.27]	165.96	9.25
<i>Marrubium vulgare</i>	-2.96	[-25.09, 20.12]	135.81	8.33
<i>Thymus vulgaris</i>	6.44	[-4.87, 17.75]	49.4	4.07
<i>Cistus albidus</i>	-1.46	[-14.83, 11.91]	100.51	4.83

d = diferencia media entre B (biomasas estimadas) y las biomasas reales.

PM = biomasa media B.

s = desviación estándar de PM.

d int. 95% = intervalo de d estimado considerando un nivel de confianza del 95% con un valor de distribución t de Student de 2.776.

4.2.1.1.2.- Análisis del radio de curvatura. Índice de intrusividad

Se ha resuelto la función $R = f(V_{ap})$ basada en la ecuación del radio de curvatura. Los radios de curvatura del *Cistus* y *Thymus* son negativos y corresponden a curvas convexas. Positivos son los radios de curvatura del *Ulex* y *Rosmarinus* y corresponden a curvas cóncavas (Tabla 4.3).

TABLA 4.3

Radios de curvatura para $V_{ap} = \{0,1\}$ en varias especies

Taxón	V_{ap}	R
<i>Cistus albidus</i>	0.00	-5.47363
	1.00	-5.36524
<i>Thymus vulgaris</i>	0.00	-115.618
	1.00	-104.616
<i>Ulex parviflorus</i>	0.00	200.543
	1.00	578.295
<i>Rosmarinus officinalis</i>	0.00	1527.204
	1.00	83382.33

El valor del parámetro b es cercano a cero para el *Ulex parviflorus* ($b = 0.5$), *Thymus vulgaris* ($b = -0.05$) y *Cistus albidus* ($b = -0.01$) y muy diferente para el *Rosmarinus officinalis* ($b = 2.0$).

Si $b = 0$ entonces $R = \infty$ y $K = 0$. Significa que la curva correspondiente se iguala al eje X (eje del Volumen aparente) indicando que podría existir un taxón que no se ajusta a ninguna variación medioambiental. Cuando más cercano es el parámetro b a cero, más resistente será el taxón a las variaciones medioambientales. Por lo tanto, el eje del Volumen Aparente será un eje de adaptación total o máxima resistencia. Si $b = 0$, la ecuación $B = ae^{bV_{ap}} + c$ se convierte en $B = a + c$. Pero $a \approx -c$, entonces $B = 0$ lo que significa que tenemos un taxón que tiene un volumen aparente y ninguna biomasa, lo que es imposible y absurdo. Este hecho significa que no existe ningún taxón completamente resistente a los factores medioambientales.

Este hecho confirma la importancia del parámetro b como índice de intrusividad que especifica las condiciones biológicas de cada planta a través de las condiciones medioambientales. Si observamos los valores de b en la tabla 8.1, los valores extremos de dicho parámetros son 10 y -7, y en la mayoría de los casos oscilan entre 1 y -1. El valor de $b = 10$ corresponde a la *Lavandula latifolia*, el cual posee altas proporciones de tejidos lignificados. En el otro extremo, el valor de $b = -7$ corresponde al *Sedum sediforme*, una planta suculenta con alta proporción de acumulación de agua. Por lo tanto, es posible establecer dos estrategias en los procesos de acumulación de la biomasa aérea:

- 1) Estrategia intrusiva para valores positivos altos de b.
- 2) Estrategia extrusiva para valores negativos altos de b.

Las dos estrategias corresponden a las respuestas de las plantas a los factores climáticos.

4.2.1.1.3.- Medición de la biomasa aérea en el *Ulex parviflorus*

Para medir la biomasa se ha procedido de la siguiente manera, según Usó-Domènech et al. (1995, 1997a)

1. Se ha seleccionado un área de experimentación de 100 m² en donde se han estudiado 21 ejemplares representativos de la especie a considerar *Ulex parviflorus* Pourret, en diferentes etapas de su desarrollo.
2. Para determinar la biomasa aérea de *Ulex parviflorus* se tomaron medidas del diámetro máximo y la altura máxima con el fin de obtener el volumen aparente de la planta, asimilado en un cilindro, mediante las ecuaciones alométricas establecidas por Usó-Domènech et al. (1995, 1997a).
3. También se ha realizado el conteo de flores y frutos de manera visual, con una periodicidad semanal. Se han repetido las mediciones en la zona de validación.
4. Se ha medido la altura y diámetro máximo de 15 ejemplares de *Ulex parviflorus*, en diferentes etapas de su desarrollo, con una cinta rígida de 300 centímetros, con divisiones centimétricas.
5. Se han cortado a ras de suelo dichas muestras, tras haberlas etiquetado previamente.
6. En el laboratorio, se han pesado estos ejemplares en un granatario electrónico.
7. Las muestras se han sometido a un proceso de desecación en estufa, a temperatura constante de 45° C, durante 17 días.
8. Se pesan de nuevo las muestras.

4.2.1.2.- Medición de la defoliación

1. Se utilizan los procedimientos clásicos con las modificaciones realizadas por Usó-Domènech et al. (1995). La defoliación de *Ulex parviflorus* se ha estimado en dos zonas: la de experimentación y la de validación. Para ello se ha utilizado las muestras seleccionadas anteriormente, a las cuales previamente se les ha medido el volumen aparente.
2. Para la obtención de datos sobre defoliación se han recogido las flores y/o frutos caídos en una malla de nylon, con una trama de 2 mm, situada debajo de cada ejemplar en estudio
3. Las muestras recogidas, semanalmente, se someten a un proceso de desecación, en un desecador de aire caliente a temperatura constante de 40° C durante 48

horas y después se pesan en una balanza monoplato.

4.2.1.3.- Descomposición de biomasa

Para el estudio de la descomposición de la biomasa se sigue la metodología utilizada por Ballini & Bonin (1995):

1. Se colocan 120 muestras de 2,5 gramos cada una de flores de la planta a estudiar en unas bolsas de material no alterable en el rango de tiempo y condiciones previstas en la experiencia y que permitan el paso a los descomponedores. Las bolsas son de material de nylon de 15x15 cm con una trama de 2 mm.
2. Las bolsas se dejan a la intemperie, sobre el suelo o debajo de los diferentes taxones que se encuentran en la zona de experimentación, para poder reproducir con la mayor fidelidad posible, las condiciones naturales.
3. Semanalmente se recogen 3 muestras y se pesan, se someten al proceso de desecación explicado anteriormente y se pesan de nuevo.

La ecuación alométrica obtenida para el *Ulex parviflorus* es la siguiente:

$$B = 846.4e^{0.50v_{ap}} + -825.5$$

con un coeficiente de correlación de $r = 0.95$ y una desviación estándar de $s = 35.15$.

El coeficiente de intrusividad $b = 0.5$ positivo indica una estrategia intrusiva moderada y estando cercana al valor de cero, una aproximación al eje de máxima resistencia o total adaptación. Ello es confirmado por la ecofisiología del taxón y por el hecho de ser una colonizadora después de los incendios forestales.

4.2.2. Metodología Informática

En los métodos clásicos de dinámica de sistemas (Forrester, 1961; Aracil, 1986), los procesos no lineales se construyen a través de tablas (gráficos). Los procesos se realizan a través de interpolaciones por interpolaciones lineales o polinomiales. En la metodología SDWTF el método clásico se reemplaza por la construcción de las ecuaciones basadas en la construcción lineal de las funciones transformadas.

Consideramos un caso particular basado en las funciones transformadas de orden 0 y orden 1 del programa REGRESSUS (Caselles & Usó, 1991) el cual genera funciones bien ajustadas (variables de flujo) a un conjunto de puntos a partir de un campo de datos.

Se ha utilizado un generador de funciones lineales que están dentro del rango numérico de las variables. Por medio de un proceso iterativo, el programa mira por el mejor ajuste de los datos entre un conjunto de posibles funciones. El programa REGRESSUS es, por lo tanto, un sistema software que genera funciones (ecuaciones de flujo) a partir de un conjunto de puntos, con las siguientes características:

- 1) Cada variables considerada representa un atributo de los objetos bajo estudio.
- 2) Una variable se selecciona como variable dependiente y las demás se consideran como variables independientes.
- 3) El programa conduce a una serie de elecciones sucesivas a partir de posibles maneras de construcción de la función. Esta tendrá siempre la forma siguiente:

$$W = \sum_k \sum_L z_k \circ z_L D_{kL}$$

siendo D_{kL} los coeficientes que tienen que ser determinados y z_k, z_L son las funciones transformadas.

- 4) Si con una combinación lineal de funciones n-transformadas, se obtiene un coeficiente de correlación R_1 , se puede obtener otra combinación lineal de n+1 funciones transformadas, con un coeficiente de correlación R_2 , y siendo posiblemente $R_2 > R_1$.
- 5) Cuando la cuestión es descubrir una función con n funciones transformadas a partir de m variables con $n < m$, las variables serán siempre las más significantes.
- 6) Las funciones transformadas son de orden 1:

$$x_i, x_j, \frac{1}{x}, \exp(0,1x), \exp(-0,1x), \log(x), \cos(x), a \tan(x), \text{sqr}(x).$$

El contexto en el cual se ha desarrollado el programa REGRESSUS ha sido concebido y desarrollado como aplicación del SIGEM, generador de modelos de sistemas reales (Caselles, 1988), para la construcción de modelos de ecosistemas y socioeconómicos. Este programa se basa en la teoría sistémica de las cajas transparentes. El sistema experto, en su estado actual, tiene las siguientes características:

- 1) El programa pregunta por el nombre (ARGILAGA) y el nombre completo de las variables consideradas. El proceso de codificación es completamente automático.
- 2) El programa pregunta por las dependencias existentes entre variables.
- 3) Se introducen las dependencias simples y múltiples y pueden estar en forma de tabla o en forma de ecuación.
- 4) El programa pregunta sobre las conexiones existentes.

- 5) Se dan las instrucciones para operar con el modelo construido.
- 6) El tipo y rango de cada variables no está especificado, debido a que son reales y varían entre $+\infty$ y $-\infty$.

El SIGEM construye tres programas de información para cada modelo del programa de entrada, el programa de cálculo y el programa de salida:

- 1) El programa de entrada DARGILAGA pregunta por los valores de las variables de entrada y prepara el archivo de entrada para el programa operativo.
- 2) El programa operativo SARGILAGA obtiene datos a partir del archivo de entrada y crea un archivo de salida.
- 3) El programa de salida RARGILAGA pregunta por los datos a partir de las conexiones experimentales, la selección del mecanismo en la forma de las relaciones deseadas, es decir, el número de periodos deseados, el número de periodos deseados, el número de variables relacionadas, el formato de los gráficos o de las tablas, la salida de pantalla o de la impresora, etc.

Podemos resumir el mecanismo del SIGEM utilizado en el modelo ARGILAGA en la figura 4.1.

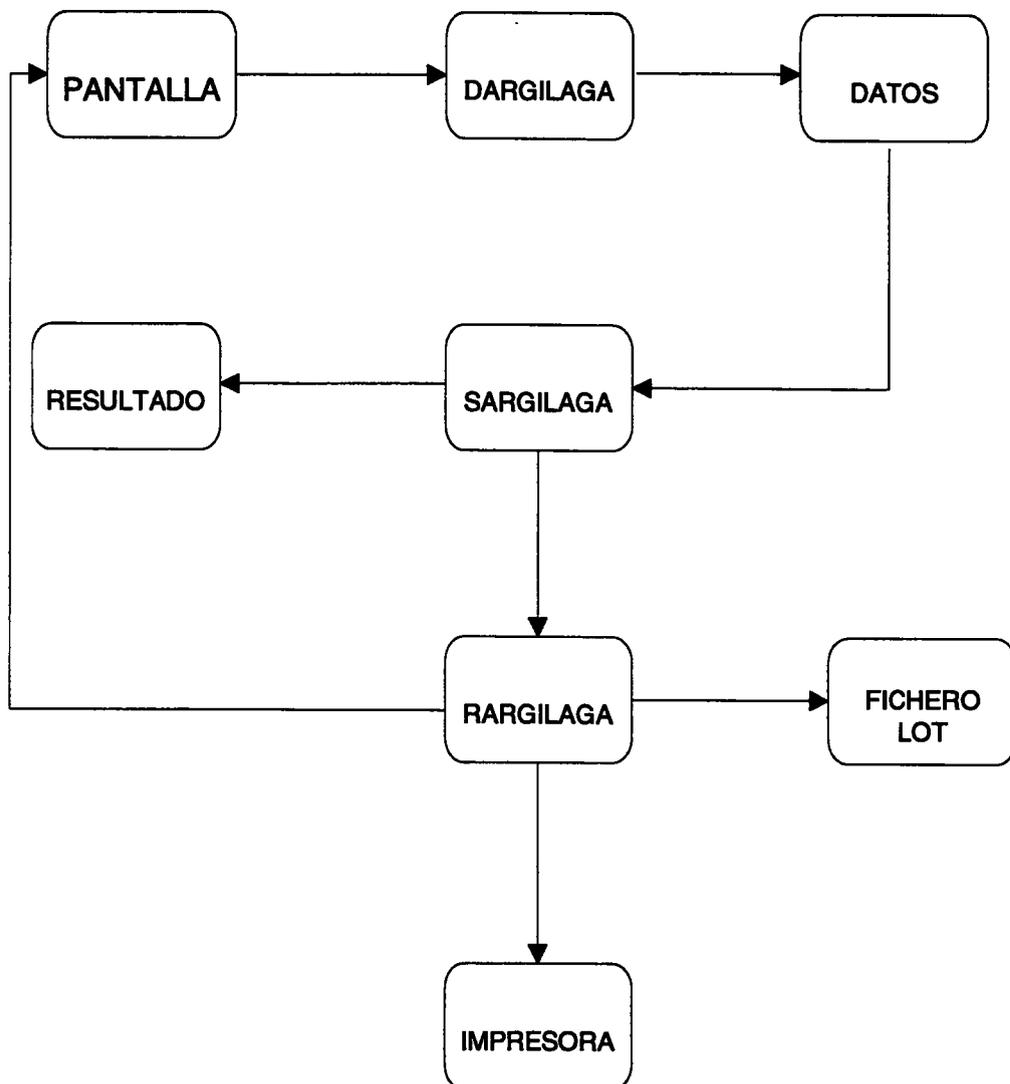


Figura 4.1

4.3.- EL PROGRAMA DE CALCULO DEL MODELO MEDEA

El programa de cálculo se ha construido teniendo en cuenta las propiedades nombradas en el párrafo anterior. Consta de los siguientes apartados:

- 1) Programa **BIOSHRUB**, el cual construye las fórmulas de la biomasa de los arbustos mediterráneos. Dichas biomásas se calculan por medio de las fórmulas alométricas basadas en la relación existente entre las biomásas aéreas, verdes y leñosas y el volumen aparente de la planta.
- 2) Programa **LUCENTUM** que construye las fórmulas de las ecuaciones de flujo por medio de procesos avanzados de regresión múltiple, a partir de los datos de campo obtenidos por biólogos o edafólogos. Las ecuaciones de crecimiento de las biomásas totales, verde o leñosa formarán un caso particular de las

ecuaciones de flujo, lo que fuerza a la construcción de una **subrutina de crecimiento**, en donde dicho crecimiento se calcula a partir de la simple diferencia entre la biomasa existente en el periodo i y la existente en el periodo $i + 1$.

- 3) Programa **VEGETATION**, que realiza la resolución numérica de las ecuaciones de flujo y la resolución del sistema de ecuaciones diferenciales por medios numéricos. Generalmente se utiliza el método de Euler para la resolución de estas últimas. Existe una opción de utilización del método de Runge-Kutta para una mayor precisión, sobre todo en la desagregación del modelo en niveles ecofisiológicos.

La carta de flujo del modelo MEDEA se puede ver en la figura 4.2.

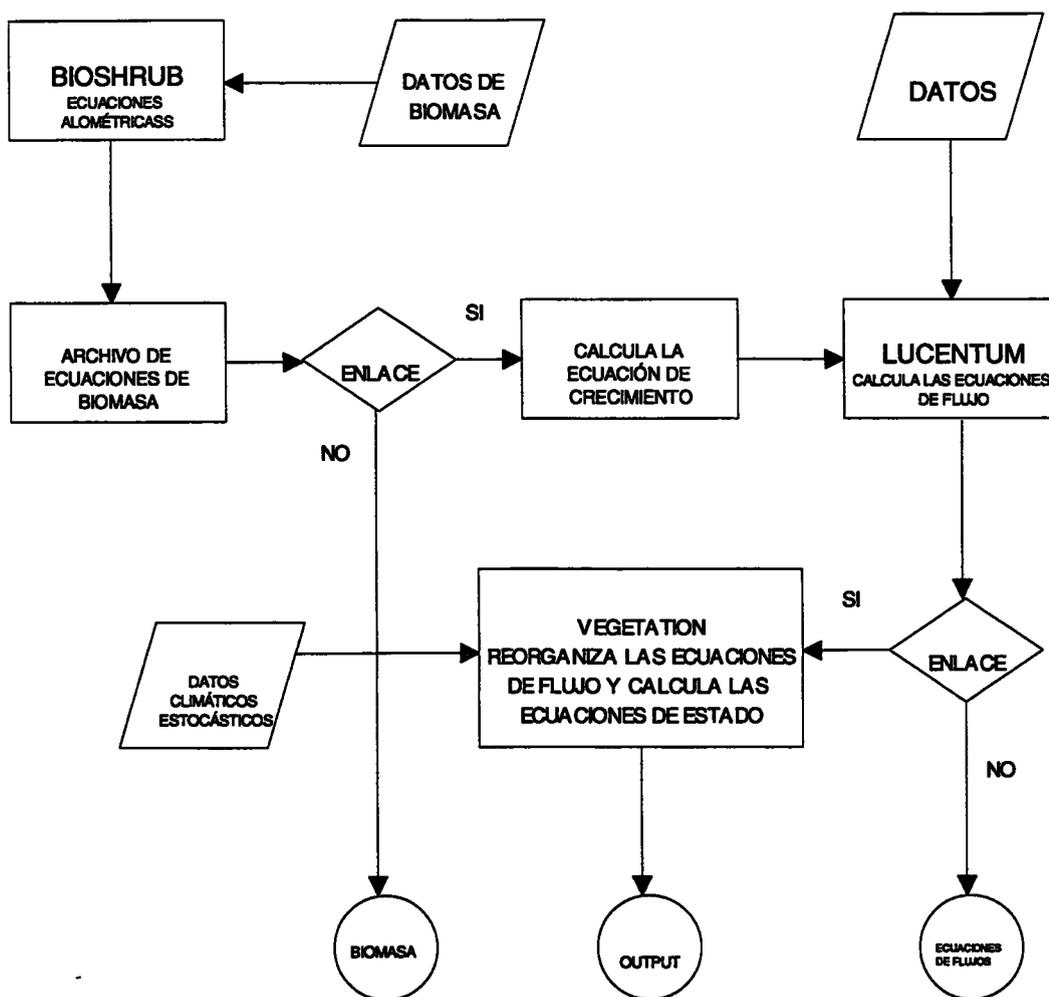


Figura 4.2

4.3.1.- El subprograma BIOSHRUB

El subprograma BIOSHRUB tiene las siguientes características:

- 1) Cada variable, altura de la planta (h) y su diámetro (d) representa un atributo del objeto bajo estudio.
- 2) El volumen aparente se calcula mediante la fórmula de un hipotético cilindro
$$V_{ap} = \frac{\pi d^2 h}{4}.$$
- 3) La variable biomasa (B) se ha seleccionado como una variable dependiente y el volumen aparente V_{ap} es la variable independiente.
- 4) El programa efectúa una serie sucesiva de pruebas con un conjunto de maneras posibles de construir la función alométrica. La ecuación general es la siguiente:

$$B = ae^{bv_{ap}} + c$$

siendo a, b y c coeficientes. El coeficiente b se calcula por medio de un proceso iterativo y varía de -50 a +50 en intervalos de 0.1.

- 5) Si un coeficiente de correlación R_1 se obtiene por medio de una fórmula alométrica, se puede hallar otra fórmula alométrica distinta variando el coeficiente b, en la cual el coeficiente de correlación R_2 puede ser más alto que R_1 .
- 6) Cuando el programa descubre el coeficiente más alto R_i imprime el resultado en un fichero específico.

La carta de flujo del subprograma BIOSHRUB se muestra en la figura 4.3.

- C FORTRAN program for our specified species
- C Apparent volume, $v(\cdot)$, and exponential function of it.
- C N is the sample size of the species, h is the height and d is the diameter.
- ```

RR = 0
do 1 i = 1, N
v(i) = 3.1415927 * h(i) * d(i)^2 / 4
do 2 j = 1, 100
w1(i, j) = exp(j * v(i))
w2(i, j) = exp(-j * v(i))
w3(i, j) = exp(j * v(i) / 100)
w4(i, j) = exp(-j * v(i) / 100)
w5(i, j) = exp(j * v(i) / 10)
w6(i, j) = exp(-j * v(i) / 10)

C calculates the determination coefficient (square of correlation coefficient) and
 chooses the best equation.
 $B = (N * R2 - k * J) / (N * L - J * J)$
 $A = (K - B * J) / N$
 $J = B * (R2 - J * K / N)$
 $M = M - K * K / N$
 $K = M - J$

C R2 is the determination coefficient between real biomass measured in each sample
 and the estimated biomass
 $R2 = J / M$
 $Y1(i, j) = A + B * w1(i, j)$
 $Y2(i, j) = A + B * w2(i, j)$
 $Y3(i, j) = A + B * w3(i, j)$
 $Y4(i, j) = A + B * w4(i, j)$
 $Y5(i, j) = A + B * w5(i, j)$
 $Y6(i, j) = A + B * w6(i, j)$
 if (R2 > 1 or R2 < 0) then go to 1
 if (R2 > RR) then
 RR = R2
1 continue
2 continue
 end

```

Una vez obtenida la ecuación alométrica, el subprograma BIOSHRUB realiza las interpolaciones necesarias tomando como variables de entrada la máxima altura de la planta (h) y su diámetro. El subprograma tiene dos partes:

- 1) Cálculo de la fórmula alométrica si esta es desconocida.
- 2) Obtención de la biomasa obtenida si es conocida la ecuación alométrica. El programa tiene un fichero adicional con el nombre de cada planta en donde viene adjunta su ecuación alométrica. En la Tabla 4.4 figuran los taxones que actualmente llenan este fichero.

**TABLA 4.4**

**Fórmulas alométricas del subprograma BIOSHRUB**

| Taxón                         | Allometric equation                       | r    |
|-------------------------------|-------------------------------------------|------|
| <i>Ulex parviflorus</i>       | $B = 846.4e^{0.50V_{ap}} - 825.5$         | 0.95 |
| <i>Helychrisum stoechas</i>   | $B = 422.7e^{1.0V_{ap}} - 401.7$          | 0.93 |
| <i>Rosmarinus officinalis</i> | $B = 381.8e^{2.0V_{ap}} - 367.0$          | 0.98 |
| <i>Lavandula latifolia</i>    | $B = 19.6e^{10.0V_{ap}} - 9.6$            | 0.96 |
| <i>Sedum sediforme</i>        | $B = -141.9e^{-7.0V_{ap}} + 144.2$        | 0.85 |
| <i>Genista scorpius</i>       | $B = -485.7e^{-1.0V_{ap}} + 504.7$        | 0.95 |
| <i>Marrubium vulgare</i>      | $B = -581.4e^{-1.0V_{ap}} + 591.5$        | 0.93 |
| <i>Thymus vulgaris</i>        | $B = -4627.3e^{-0.05V_{ap}} + 46249.4$    | 0.89 |
| <i>Cistus albidus</i>         | $B = -54736.0e^{-0.01V_{ap}} + 54752.7$   | 0.98 |
| <i>Salvia mariolensis</i>     | $B = 334.7e^{3V_{ap}} - 305.6$            | 0.95 |
| <i>Phlomis lychnitis</i>      | $B = -5112.8e^{-1.0V_{ap}} + 5113.8$      | 0.95 |
| <i>Brachypodium retusum</i>   | $B = 60.4e^{10V_{ap}} - 59.2$             | 0.90 |
| <i>Scabiosa turolensis</i>    | $B = -558.9e^{-2V_{ap}} + 559.0$          | 0.97 |
| <i>Sanguisorba rupicola</i>   | $B = 1732.3e^{0.5V_{ap}} - 1731.9$        | 0.95 |
| <i>Ononis minutissima</i>     | $B = -26.7e^{-10V_{ap}} + 27.5$           | 0.88 |
| <i>Erica multiflora</i>       | $B = 6.9e^{3V_{ap}} - 7.1$                | 0.91 |
| <i>Rubia peregrina</i>        | $B = 20.4e^{8V_{ap}} - 19.6$              | 0.93 |
| <i>Erinacea antyllis</i>      | $B = -145106.1e^{-0.05V_{ap}} + 145095.3$ | 0.99 |
| <i>Daphne gnidium</i>         | $B = 3486.8e^{0.1V_{ap}} - 3495.6$        | 0.99 |
| <i>Bupleurum fruticosens</i>  | $B = 37164.0e^{0.01V_{ap}} - 37150.3$     | 0.98 |

r = coeficiente de correlación.

La figura 4.4. nos muestra la carta de flujo del proceso de interpolación seguido por el subprograma BIOSHRUB.

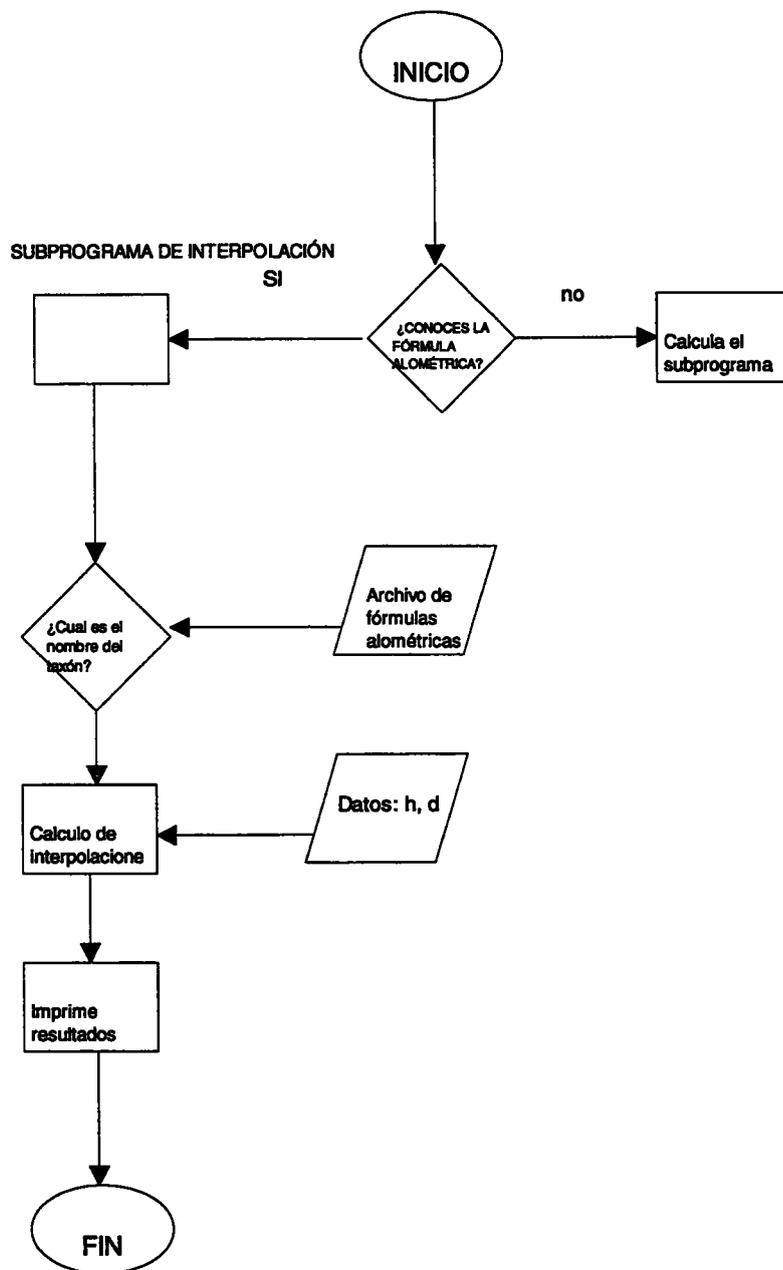


Figura 4.4

#### 4.3.2.- Subrutina de crecimiento

Si BG es el crecimiento de la biomasa durante el periodo de tiempo  $(t_{i+1} - t_i)$ , entonces:

$$BG = B(t_{i+1}) - B(t_i), i = 1, 2, \dots, n$$

en donde GBG es la tasa de producción por crecimiento de la biomasa verde (en gramos g), WBG la tasa de producción de la biomasa leñosa (g), B es la biomasa total (g), GB la biomasa verde (g) y WB la biomasa leñosa (g). Por lo tanto:

$$\begin{aligned} GBG &= GB(t_{i+1}) - GB(t_i) = (ae^{bV_{\varphi}(t_{i+1})} + c) - (ae^{bV_{\varphi}(t_i)} + c) = a(e^{bV_{\varphi}(t_{i+1})} - e^{bV_{\varphi}(t_i)}) \\ WBG &= WB(t_{i+1}) - WB(t_i) = (\alpha e^{\beta V_{\varphi}(t_{i+1})} + \gamma) - (\alpha e^{\beta V_{\varphi}(t_i)} + \gamma) = \alpha(e^{\beta V_{\varphi}(t_{i+1})} - e^{\beta V_{\varphi}(t_i)}) \end{aligned}$$

### **4.3.3.- El subprograma LUCENTUM**

En la metodología clásica de la Dinámica de Sistemas, comentada en capítulos anteriores, los procesos no lineales se construyen mediante tablas (gráficos). Las ecuaciones de flujo se ajustan por medio de interpolaciones lineales o polinomiales. Como se ha comentado repetidamente a lo largo de esta tesis, he reemplazado este método por medio de una combinación lineal de funciones transformadas.

#### **4.3.3.1.- Fundamentos teóricos**

Las ecuaciones de flujo representan los procesos biológicos, químicos y/o físicos de los ecosistemas. Son relaciones correspondientes entre las variables externas y las variables de estado. En los procesos de modelización ecológica, se supone que las variables de flujo dependen de otras variables y pueden ser expresadas matemáticamente en un lenguaje regular. Esto solamente puede ser realizado por medio de datos experimentales y aplicando procedimientos de ajuste (Usó-Domènech et al., 1995; Usó-Domènech et al, 1997a, 1997b). Cuando Jorgensen (1988) habla de las ecuaciones de flujo nos indica que un mismo tipo de procesos puede descubrirse en muchos ecosistemas, lo que implica que las mismas ecuaciones pueden ser utilizadas en diferentes modelos. Sin embargo, no es posible el tener una ecuación que represente un proceso dado en todos los contextos ecológicos. Muchos de estos procesos tienen varias representaciones matemáticas, que son igualmente válidas porque el proceso es lo bastante complejo para ser comprendido con suficiente detalle, o porque algunas circunstancias específicas nos permiten el utilizar simplificaciones. Este problema es bien conocido por los modelizadores de ecosistemas. Utilizando conceptos lingüísticos, podremos aproximarnos al problema, aunque este no pueda resolverse con el conocimiento actual que se dispone.

#### **4.3.3.2.- Ajuste y significado de las ecuaciones de flujo**

La implementación y validación del modelo MARIOLA es una garantía de la viabilidad del método propuesto. Otro problema diferente del matemático, es el descubrir el significado biológico de las ecuaciones de flujo, lo que puede ser bastante complejo, significado que puede corresponder a artificios matemáticos sofisticados, los cuales aumentan la efectividad del ajuste, pero no pueden dar una clase de explicación que requiere el fenómeno en estudio.

Constanza & Sklar (1985) y Jorgensen (1988) establecen una relación de incertidumbre ecológica:

*“The product of the number of elements in the model and its descriptive accuracy has an upper limit and the trade-off for the modeller is between knowing much about much. Building models with high effectiveness is a function of both how much they try to explain (articulation) and how well phenomenon is explained, which was attempted (descriptive accuracy)”.*

La utilización de este método de modelización ecológico hace pensar en una nueva ampliación del principio de incertidumbre que puede ser enunciada de la siguiente manera: *el modelizador deberá escoger entre un buen ajuste el cual implica la pérdida del significado real de la ecuación y el significado real que implica la pérdida de un buen ajuste* (Usó-Domènech et al., 2000b).

Las ecuaciones de flujo tienen dos componentes: un **componente de ajuste**, determinado por el coeficiente de determinación  $r^2$ , y denotado por **R**, el cual es objetivo y un componente subjetivo, el **significado**, denotado por **m**. En Usó-Domènech et al. (1997c) proponemos un método que basado en dicho principio de incertidumbre, combina estos dos componentes. Este proceso se basa en la hipótesis formulados por Osgood et al. (1957) por medio de procedimientos estadísticos. Como Ullmann (1962) dice, lo que se ha medido no es el significado real en el sentido aceptado de la palabra. Sin embargo, lo que está claro es que se ha medido un componente importante del significado. Esto está muy cercano a lo que Ullmann llama *connotación emotiva del significado*, el cual en este caso es, al mismo tiempo, una función de varios componentes, tales como: el estado actual del conocimiento científico, el estado del conocimiento del observador, la sociología de la Ciencia (hábitos), la estética matemática, etc.

La carta de flujo del subprograma LUCENTUM se muestra en la figura 4:5.

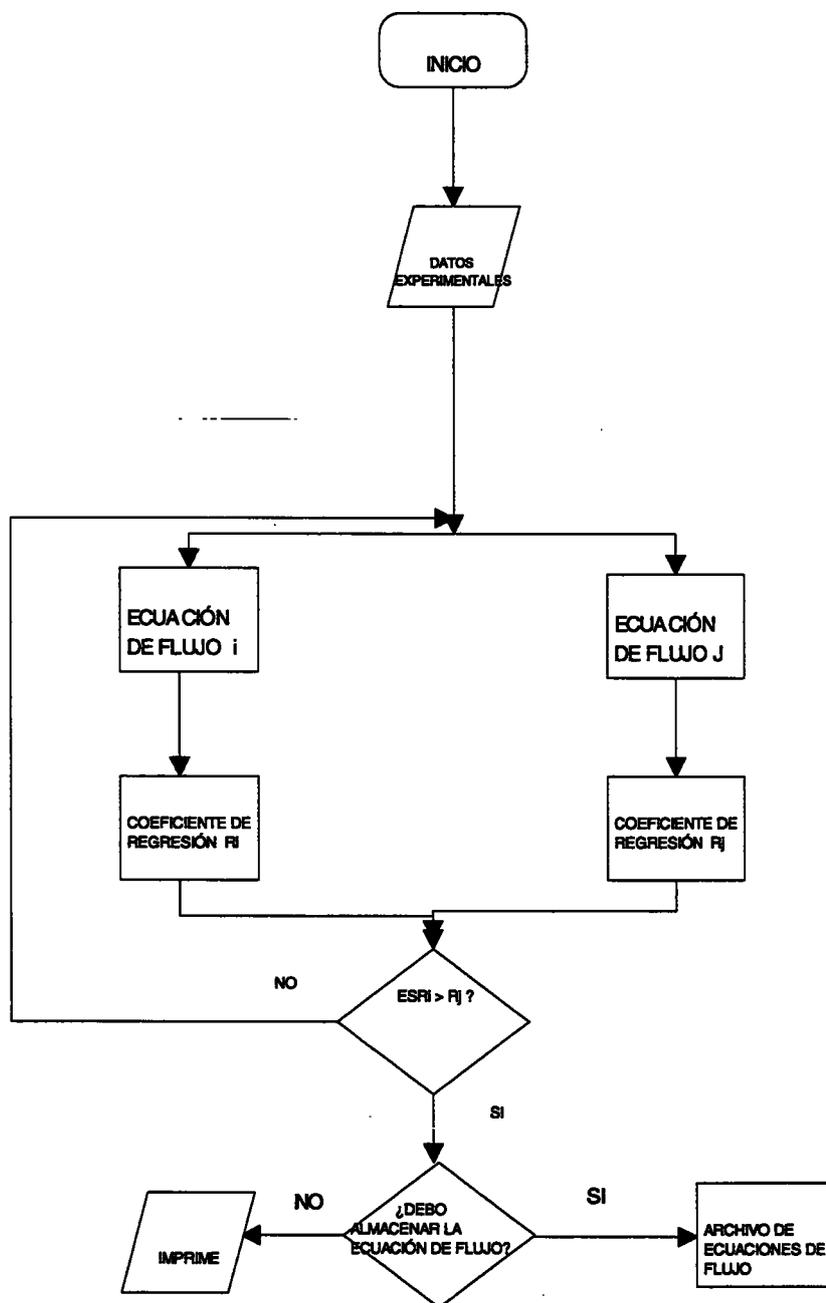


Figura 4.5

#### 4.3.4.- El subprograma VEGETATION

El programa VEGETATION se basa en la teoría de las cajas transparentes de la Teoría General de Sistemas. Este sistema presenta las siguientes características:

1. El programa pregunta sobre la información del modelo (MEDEA y en nuestro caso ARGILAGA) y el nombre completo de las variables definidas. El proceso de codificación es completamente automático.
2. El programa pregunta por la información de la calidad de las dependencias que existen entre las variables.
3. Se introducen las dependencias simples y múltiples, y si no están en forma de tabla se expresarán en forma de frase (ecuación).
4. El programa pregunta por la información existente sobre conexiones.
5. Por último, las instrucciones son dadas, para operar con el modelo construido.
6. El tipo y rango de cada variable no están especificados porque todas ellas son reales y varía de  $+\infty$  a  $-\infty$ .

El programa VEGETATION conduce a las secuencias de cálculo que permite el estudio de la evolución del comportamiento de los atributos estudiados en el momento en que el sistema es estudiado. El programa VEGETATION tiene tres programas de información para cada modelo: el programa de entrada, el programa de cálculo y el programa de salida:

1. El programa de entrada (DMEDEA) pregunta sobre los valores de las variables de entrada y prepara los ficheros de entrada para el programa operativo.
2. El programa operativo (SMEDEA) obtiene datos a partir de los ficheros de entrada y crea un fichero de salida.
3. El programa de salida (RMEDEA) pregunta por algunos datos sobre las conexiones experimentales, la elección del mecanismo en forma de las relaciones deseadas, es decir, el número de los periodos deseados, el número de las variables relacionadas, el formato del gráfico o de las tablas, la salida por medio de impresora o pantalla, etc.

Podemos observar estos procesos en la figura 4.6.

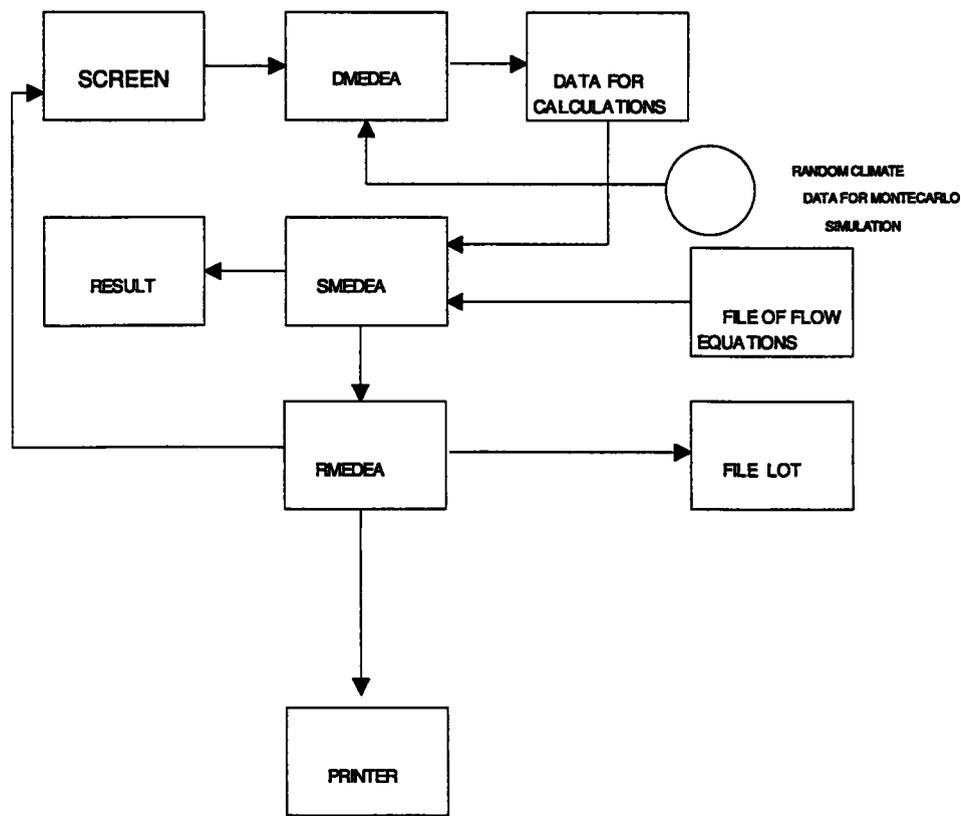


Figura 4.6

#### 4.3.5.- Reflexiones sobre MEDEA

El modelo MEDEA, con todas sus limitaciones, ha cumplido con las expectativas puestas en él. Ha permitido el calcular con bastante credibilidad (errores relativos no más altos que el 10% para la mayoría de las variables que determinan el desarrollo y el comportamiento de los arbustos del Mediterráneo. El programa BIOSHRUB puede ser considerado un programa cerrado. Los ficheros BIOMASS pueden ser extraordinariamente ampliados al aumentarse la información de los taxones arbustivos por medio de un trabajo experimental de campo. Sin embargo, el parámetro  $b$  necesita una interpretación más adecuada de su significado desde un punto de vista edáfico y fisiológico. Es posible que el paso de cálculo (0.1) deba ser ampliado a 0.01 para reducir los márgenes de error de las interpretaciones biológicas de dicho parámetro.

Matemáticamente, todas las ecuaciones de flujo (programa LUCENTUM) son la combinación de las funciones transformadas de las variables por regresión múltiple. Son las entradas y salidas de las ecuaciones diferenciales ordinarias (y ecuaciones diferenciales con derivadas parciales también). Esta no es la forma habitual de construir un modelo. La estabilidad y los problemas semánticos se abren a la investigación. Las ecuaciones diferenciales se integran con “ruido” e incertidumbre que proceden de la misma naturaleza de los datos y de los métodos reales para construir las ecuaciones de flujo.

El modelo MEDEA es flexible. Su estructura permite la adición de nuevos objetivos y relaciones. Su ampliación depende del nivel de agregación deseado. El modelo MEDEA abre perspectivas de investigación sobre los efectos de la erosión y desertificación en los modelos de ecosistemas mediterráneos. Una aplicación del modelo MEDEA, basado en el modelo MARIOLA es el modelo ARGILAGA, modelo de comportamiento de la biomasa y población de la especie arbustiva mediterránea *Ulex parviflorus*, motivo de este trabajo aquí presentado.

#### 4.4.- EL SUBMODELO ARGILAGA

El submodelo matemático ARGILAGA tiene como objetivo el estudiar el comportamiento dinámico de las biomásas verde, leñosa y floral de la principal especie arbustiva pirófito, la aliaga (*Ulex parviflorus* Pourret), y su relación con otras especies arbustivas, propias de un ecosistema a partir de sus condiciones ecológicas de etapa postincendio y su grado de eficacia como cubierta protectora frente a los procesos erosivos, a corto, medio y largo plazo, tanto en condiciones normales como límites (desertificación). Se establece como meta del modelo observar dicho comportamiento para poder prever y consecuente intervenir con medidas adecuadas de protección, restauración y gestión.

La especie *Ulex parviflorus* Pourret, es una especie pirófito y primera colonizadora de las etapas post-incendio, siempre que se den las condiciones climáticas adecuadas, del estudio de su comportamiento, se pueden obtener conclusiones importantes que pueden repercutir significativamente en una correcta gestión del territorio, tanto antes del incendio (prevención) como después de él (regeneración).

Tiene una gran importancia para:

- 1) Retener el suelo y evitar la erosión.
- 2) Es una excelente fijadora de nitrógeno. Son abundantes en ambientes desfavorables debido a que en sus raíces poseen pequeños nódulos que corresponden a colonias bacterianas simbióticas fijadoras de nitrógeno atmosférico. Esto explica la capacidad de explotación de ambientes pobres, de las leguminosas, que las hace ecológicamente interesantes por el hecho que enriquecen el medio en compuestos nitrogenados, siempre escasos, mejoran el suelo que ocupan y suministran a los productos vegetales, forraje y semillas, más riqueza en proteínas.
- 3) Origina bancos de semillas a muy poca profundidad (es importante este dato, debido a la alta frecuencia con que se producen perturbaciones en los ecosistemas forestales mediterráneos - incendios. Este acumulo de semillas tiene una gran influencia en la dinámica de las comunidades vegetales y más concretamente en la regeneración de la cubierta vegetal).
- 4) Es una planta heliófila, por eso vive en lugares abiertos y soleados, se la puede encontrar en extensas zonas deforestadas de nuestras montañas. Debido a su floración invernal, esta planta evita las tierras interiores de inviernos fríos. Vive en las comarcas litorales, en suelos pobres, secos y pedregosos.

El estudio de esta especie, es importante por su relación con el fuego. El fuego es un importante factor ecológico en todas las regiones mediterráneas del mundo (Naveh 1975, 1984; Naveh & Kutiel, 1989). Los efectos del fuego en los ecosistemas son complejos porque las respuestas de las plantas es muy variable según el tipo y época del fuego, la capacidad de regeneración post-incendio (desde rebrotadoras obligadas a germinadoras obligadas), así como el status pre-incendio de la vegetación (Kozlowski et al, 1991). La recurrencia de los incendios, en la medida que puede interferir con el ciclo biológico de las especies, y acentúa los riesgos de degradación de los ecosistemas, se ha revelado como un factor clave en la configuración del paisaje en las condiciones mediterráneas. Sin embargo, también otros factores relacionados con los usos del suelo, afectan tanto a la estructura como a la composición florística de las diversas formaciones y por tanto de la dinámica de la vegetación post-incendio (Trabaud, 1981).

Esta especie, es una germinadora obligada, que cuenta con bancos de semillas persistentes en el suelo y su germinación puede resultar estimulada por el fuego. Estas semillas se mantienen viables en el suelo después del fuego y en algunos casos con densidades elevadas.

En la actualidad, se están utilizando técnicas de gestión, que utilizan la quema y la roza de las poblaciones maduras de esta especie. Se debería tener en cuenta por un lado la alteración producida en el medio por la utilización de este tipo de técnicas, así como la protección de los suelos y por otro, cómo se regeneran esta especie que se quiere controlar. Los tratamientos de roza y quema, en el control de los aulagares, son considerados muy eficientes, pero puede llevar a que no se regenere en las zonas tratadas y sea desplazada por otras especies, poniendo **en peligro la supervivencia de la especie**.

La respuesta de los ecosistemas a los incendios forestales, conlleva prestar una atención especial a la biología de la aulaga (*Ulex parviflorus*), como objetivo final de desarrollar bases científicas para la utilización y/o control de esta especie en los programas de restauración y prevención de incendios.

#### **4.4.1.- Objetivos del submodelo ARGILAGA.**

**4.4.1.1- Objetivo principal:** El submodelo ARGILAGA debe analizar y evaluar los cambios que puede sufrir la vegetación mediterránea, y las consecuencias que esto puede tener sobre el ciclo hidrológico, la protección del suelo frente a la erosión y la valoración del paisaje vegetal. Para ello se hace necesario conectar el desarrollo del modelo en una especie o especies que sean a la vez representativas y que jueguen un papel importante en la génesis de los incendios y en la evolución post-incendio del ecosistema. Sin duda, en el entorno mediterráneo occidental donde se encuentra enclavado el “Desert de les Palmes”, la aulaga o aliaga común (*Ulex parviflorus* Pourret) es el **principal pirófito** y por lo tanto del estudio de su comportamiento frente al fuego se pueden obtener conclusiones que pueden repercutir de forma significativa en una correcta gestión del territorio, tanto antes del incendio (prevención) como después de él (regeneración).

Si se conoce cuales son las estrategias biológicas y se consigue mediante la modelización matemática cuantificar su evolución en el tiempo y en el espacio, estaremos más cerca de poder incidir ordenadamente en la complejidad del ecosistema mediterráneo terrestre. El papel fundamental de la especie *Ulex parviflorus* se manifiesta en su estrecha relación con los incendios forestales y juntamente con el *Pinus halepensis*, es la especie

pirófito más importante del bosque mediterráneo. Dicho carácter pirófito se pone de manifiesto en:

- 1) Aumento del nivel de materia inflamable.
- 2) Germinación de semillas que se ven favorecidas por los incendios y por la falta de competencia con respecto a otras especies que son eliminadas por el fuego.

Por ello es necesario conocer su desarrollo para saber en que estadio de su ciclo biológico se puede iniciar y establecer su control. El modelo ARGILAGA pretende conocer la evolución (germinación, fructificación, etc.) de este pirófito e intentar extrapolar su estudio a otras plantas de similares características.

**4.4.1.2.- Objetivos secundarios:** del proyecto son los netamente matemáticos: Se establece como objetivo secundario la resolución de los problemas estrictamente matemáticos que ayuden al perfeccionamiento de la metodología de modelización medioambiental.

- a) Estudio de las variaciones de los coeficientes de determinación de las ecuaciones de flujo, obtenidas a través de los datos experimentales. Dicha variación es errática, definiendo posiblemente una moción browniana o proceso de Wiener.
- b) Como consecuencia de lo anterior, la ecuación de estado (diferencial), pierde su determinismo convirtiéndose en diferencial estocástica. La metodología de cálculo numérico de resolución de dichas ecuaciones es diferente.
- c) Construcción, perfeccionamiento e implementación de software adecuado para la obtención de las ecuaciones de flujo y para la resolución numérica de las ecuaciones diferenciales estocásticas.

#### **4.4.2.- Características del submodelo ARGILAGA.**

El submodelo ARGILAGA tiene las siguientes características:

- 1) Es un modelo deductivo. Los sistemas relativamente grandes (muchas variables interrelacionadas) solamente pueden ser tratados mediante modelos deductivos.
- 2) Es un modelo de compartimientos, no lineal ni invariante en el tiempo.
- 3) Los flujos de entrada y salida de cada compartimiento o nivel (ecuaciones de flujo) se calculan por medio de métodos de regresión no lineal, a partir de variables externas o de los propios estados y a por medio de los datos obtenidos experimentalmente.

- 4) La desagregación del modelo es intermedia, en otras palabras, está lo bastante desagregado para estudiar comportamientos en las escalas morfo y ecofisiológicas.
- 5) Algunos de los procesos se consideran de "caja negra", lo que significa que no se tiene en cuenta lo que sucede en determinados procesos internos.
- 6) Las variables exógenas más importantes son las climáticas, a saber: temperatura y humedad ambiental, pluviometría, velocidad del viento, intensidad de precipitación.

#### 4.4.3.- Submodelos del submodelo ARGILAGA.

Dos son los subsubmodelos del submodelo ARGILAGA:

- 1) El subsubmodelo de biomasa reproductiva o **BIOARGILAGA**.
- 2) El subsubmodelo poblacional reproductivo o **POBLARGILAGA**.
- 3) Submodelo poblacional

##### 4.4.3.1.- Submodelo de biomasa reproductiva **BIOARGILAGA**

Las variables son las siguientes:

**TABLA 4.5**

#### **Variables de estado**

| <b>Símbolo de la variable</b> | <b>Explicación</b>        | <b>Unidad</b> |
|-------------------------------|---------------------------|---------------|
| <b>BT</b>                     | Biomasa total             | G             |
| <b>BFL</b>                    | Biomasa floral            | G             |
| <b>BFRUT</b>                  | Biomasa frutal            | G             |
| <b>BLIT</b>                   | Biomasa caída en el suelo | G             |

Las variables son las siguientes:

**TABLA 4.6**

**Variables de flujo**

| Símbolo de la variable | Explicación                                    | Unidad |
|------------------------|------------------------------------------------|--------|
| <b>CRBT</b>            | Tasa de crecimiento de la biomasa total        | g      |
| <b>DBT</b>             | Tasa de destrucción de la biomasa total        | g      |
| <b>CRFL</b>            | Tasa de crecimiento de la biomasa floral       | g      |
| <b>DFL</b>             | Tasa de destrucción de la biomasa floral       | g      |
| <b>CRFRUT</b>          | Tasa de crecimiento de la biomasa frutal       | g      |
| <b>DFRUT</b>           | Tasa de destrucción de la biomasa frutal       | g      |
| <b>CRLIT</b>           | Tasa de crecimiento de la biomasa del suelo    | g      |
| <b>DLIT</b>            | Tasa de descomposición de la biomasa del suelo | g      |

**TABLA 4.7**

**Variables exógenas, auxiliares y parámetros**

| Símbolo de la variable | Explicación                | Unidad                 |
|------------------------|----------------------------|------------------------|
| <b>PLU</b>             | Precipitación              | mm/m <sup>2</sup> /año |
| <b>T</b>               | Temperatura ambiental      | °C                     |
| <b>H</b>               | Humedad ambiental          | %                      |
| <b>RS</b>              | Radiación solar            | Kw/h/m <sup>2</sup>    |
| <b>DIVI</b>            | Dirección del viento       | Grado sexagesimal      |
| <b>BT</b>              | Biomasa total de la planta | g                      |

Las ecuaciones de estado en el primer nivel son:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dB_T}{dt} = CR_{BT} - DB_T \\ \frac{dB_{FL}}{dt} = CR_{FL} - DF_L \\ \frac{dB_{FRUT}}{dt} = CR_{FRUT} - DFRUT \\ \frac{dB_{LIT}}{dt} = CRLIT - DLIT \end{array} \right.$$

Las ecuaciones de flujo son:

**1) Ecuación de crecimiento de la biomasa total**

$$CRBT = -0.001575H.DIVI + 0.003424H.RS + 0.000612DIVI.RS - 171078760.103562 \frac{1}{RS} + 31314.528762e^{-0.1RS} - 171096308.636654 \arctg RS + 2687573.27184662$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.973137$   
Coeficiente de correlación múltiple  $r = 0.986477$   
Error típico de estimación  $s = 0.478051$

**2) Ecuación de crecimiento de la biomasa floral**

$$CRFL = 0.157842H.T - 0.051445T.RS + 0.000331DIVI^2 + 710072137.579425 \frac{1}{RS} - 137321.662847e^{-0.1RS} + 710138622.11609 \arctg RS - 1115482833.839448$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.869143$   
Coeficiente de correlación múltiple  $r = 0.932278$   
Error típico de estimación  $s = 1.075721$

**3) Ecuación de crecimiento de la biomasa frutal**

$$CRFRUT = 0.151261H.T - 0.049267T.RS + 0.000317DIVI^2 + 679790796.889057 \frac{1}{RS} - 131440.973861e^{-0.1RS} + 679854476.452949 \arctg RS - 1067912621.865067$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.827670$   
Coeficiente de correlación múltiple  $r = 0.909764$   
Error típico de estimación  $s = 1.241713$

**4) Crecimiento de la biomasa caída en el suelo**

$$CRLIT = 0.150288H.T - 0.048942T.RS + 0.000315DIVI^2 + 675277655.115520 \frac{1}{RS} - 130567.956029e^{-0.1RS} + 675277655.115520 \arctg RS - 1060822736.275881$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.822248$   
Coeficiente de correlación múltiple  $r = 0.906779$   
Error típico de estimación  $s = 1.260239$

**5) Descomposición de la biomasa caída en el suelo**

$$DLIT = 0.008296DIVI + 0.007945RS + 260847589.139905 \frac{1}{H} - 1968.712930 \ln H + 261041052.330878 \arctg H - 410031447.305832$$

Coeficiente de determinación  $r^2 = 0.999925$   
 Coeficiente de correlación múltiple  $r = 0.999963$   
 Error típico de estimación  $s = 0.025619$

**6) Destrucción de la biomasa total**

$$DBT = -0.158022T.RS + 1832545224.377605 \frac{1}{RS} - 361940.900437e^{-0.1RS} + 7428.767143\text{arctg}T + 1832706412.761186\text{arctg}RS - 2878818413.808010$$

Coeficiente de determinación  $r^2 = 0.933082$   
 Coeficiente de correlación múltiple  $r = 0.965961$   
 Error típico de estimación  $s = 6.718338$

**7) Destrucción de la biomasa floral**

$$DFL = -0.004611H^2 + 0.020724H.T - 0.001105RS.BT + 196614529.270695 \frac{1}{BT} - 39359.95392786e^{-0.1BT} + 196626439.675833\text{arctg}BT - 308860028.912146$$

Coeficiente de determinación  $r^2 = 0.845344$   
 Coeficiente de correlación múltiple  $r = 0.919426$   
 Error típico de estimación  $s = 14.569866$

**8) Destrucción de la biomasa frutal**

$$DFRUT = 0.000704H^2 - 0.013933H.T - 1.388284BT^2 + 64.859319BT - 774.905060e^{-0.1BT} - 9.463135 \cos BT - 755.369054$$

Coeficiente de determinación  $r^2 = 0.986841$   
 Coeficiente de correlación múltiple  $r = 0.993399$   
 Error típico de estimación  $s = 2.244725$

Las ecuaciones de estado en el segundo nivel son:

$$\left[ \begin{aligned} \frac{dBT}{dt} &= \left[ \begin{aligned} &-0.001575H.DIVI+0.003424H.RS+0.000612DIVI.RS-17107876003562\frac{1}{RS}+31314528762e^{-0.1RS} \\ &-171096308636654\arctgRS+268757327184662 \end{aligned} \right] - \\ &\left[ \begin{aligned} &-0.15802T.RS+183254522877605\frac{1}{RS}-36194090043e^{-0.1RS}+7428767143\arctgT+ \\ &1832706412761186\arctgRS-287881841308010 \end{aligned} \right] \\ \frac{dBFL}{dt} &= \left[ \begin{aligned} &0.15784HT-0.05144T.RS+0.00033DIVI^2+71007213579425\frac{1}{RS}-13732166284e^{-0.1RS} \\ &+7101386221609\arctgRS-111548283339448 \end{aligned} \right] -DFL \\ \frac{dFRUT}{dt} &= \left[ \begin{aligned} &0.15126HT-0.04926T.RS+0.00031DIVI^2+67979079889057\frac{1}{RS}-13144097386e^{-0.1RS} \\ &+679854476452949\arctgRS-1067912623865067 \end{aligned} \right] -DFRU \\ \frac{dLIT}{dt} &= \left[ \begin{aligned} &0.15028HT-0.04894T.RS+0.000315DIVI^2+67527765515520\frac{1}{RS}-13056795602e^{-0.1RS} \\ &+67527765515520\arctgRS-1060822736275881 \end{aligned} \right] - \\ &\left[ \begin{aligned} &0.00829DIVI+0.00794RS+260847589139905\frac{1}{H}-1968712930\ln H+ \\ &261041052330878\arctgH-41003144705832 \end{aligned} \right] \end{aligned}$$

La unidad temporal es la semana.

#### 4.4.3.2.- Submodelo poblacional reproductivo POBLARGILAGA

Las variables son las siguientes:

**TABLA 4.8**  
**Variables de estado**

| Símbolo de la variable | Explicación                 |
|------------------------|-----------------------------|
| <b>PGEM</b>            | Población de gemas florales |
| <b>PFLOR</b>           | Población de flores         |
| <b>PFRUT</b>           | Población de frutos         |

**TABLA 4.9**

**VARIABLES DE FLUJO**

| Símbolo de la variable | Explicación                      |
|------------------------|----------------------------------|
| NGEM                   | Nacimiento de las gemas florales |
| DGEM                   | Dstrucción de las gemas florales |
| NFLOR                  | Nacimiento de las flores         |
| DFLOR                  | Dstrucción de las flores         |
| NFRUT                  | Nacimiento de los frutos         |
| DFRUT                  | Dstrucción de los frutos         |

**TABLA 4.10**

**VARIABLES EXÓGENAS, AUXILIARES Y PARÁMETROS**

| Símbolo de la variable | Explicación                 | Unidad                 |
|------------------------|-----------------------------|------------------------|
| PLU                    | Precipitación               | mm/m <sup>2</sup> /año |
| T                      | Temperatura ambiental       | °C                     |
| H                      | Humedad ambiental           | %                      |
| VEVI                   | Velocidad máxima del viento | km/h max               |
| DIVI                   | Dirección del viento        | Grados                 |
| RS                     | Radiación solar             | Kw/h/m <sup>2</sup>    |
| BT                     | Biomasa total               | g                      |

Las ecuaciones de primer nivel o ecuaciones de flujo son las siguientes:

$$\begin{cases} \frac{dPGEM}{dt} = NGEM - DGEM - NFLOR \\ \frac{dPFLOR}{dt} = NFLOR - DFLOR - NFRUT \\ \frac{dPFRUT}{dt} = NFRUT - DFRUT \end{cases}$$

Las ecuaciones de flujo son las siguientes:

**1) Crecimiento de las gemas florales**

$$NGEM = 0.028815H^2 - 0.274987HT + 0.004894H.DIVI + 0.065597H.VEVI - 3442.081547 \frac{1}{T} - 24.466093 \ln DIVI - 3.188317\sqrt{BT} + 489.140451$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.514605$

Coefficiente de correlación múltiple  $r = 0.717360$

Error típico de estimación  $s = 26.410942$

## 2) Destrucción de las gemas florales

No se pudo determinar al no observarse pérdida de gemas florales.

## 3) Nacimiento de las flores

$$NFLO\text{R} = 0.255629H^2 - 0.002933HT + 0.000755DIVI.RS + 575641632.645585 \frac{1}{H} - 0.035504e^{0.1H} - 575913004.496804\text{arctg}H + 904637494.901445$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.987305$   
Coefficiente de correlación múltiple  $r = 0.993632$   
Error típico de estimación  $s = 0.188829$

## 4) Destrucción de las flores

$$DFLO\text{R} = -0.000019H^2 - 0.000144HT + 0.000001H.DIVI - 0.004154H.VEVI + 0.000010PFLO\text{R}^2 - 2.287725e^{-0.1PFLO\text{R}} - 0.563307\text{arctg}PFLO\text{R} + 2.895160$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.651036$   
Coefficiente de correlación múltiple  $r = 0.806868$   
Error típico de estimación  $s = 0.631142$

## 5) Nacimiento de los frutos

$$NFRUT = 0.302882H^2 + 0.002635HT - 0.000094DIVI.PFLO\text{R} - 660541528.335827 \frac{1}{H} - 0.041808e^{0.1H} - 660860389.628429\text{arctg}H + 1038071709.253941$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.671784$   
Coefficiente de correlación múltiple  $r = 0.819624$   
Error típico de estimación  $s = 1.072221$

## 6) Destrucción de los frutos

$$DFRUT = 0.046645H^2 - 0.705822HT - 0.017749T.PFRUT + 0.000437PFRUT^2 - 11754.103208e^{-0.1H} + 361.791874\sqrt{T} - 879.398835$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.845344$   
Coefficiente de correlación múltiple  $r = 0.919426$   
Error típico de estimación  $s = 25.305988$

Las ecuaciones de segundo nivel son las siguientes:

$$\left[ \begin{array}{l} \frac{dPGEM}{dt} = \left[ \begin{array}{l} 0.028815 H^2 - 0.274987 H.T + 0.004894 H.DIVI + 0.065597 H.VEVI - 3442.081547 \frac{1}{T} \\ - 24.466093 \ln DIVI - 3.188317 \sqrt{BT} + 489.140451 \end{array} \right] - \\ DGEM = \left[ \begin{array}{l} 0.255629 H^2 - 0.002933 H.T + 0.000755 DIVI .RS + 575641632 .645585 \frac{1}{H} - 0.035504 e^{0.1H} \\ - 575913004 .496804 \arctgH + 904637494 .901445 \end{array} \right] - \\ \frac{dPFLOL}{dt} = \left[ \begin{array}{l} 0.255629 H^2 - 0.002933 H.T + 0.000755 DIVI .RS + 575641632 .645585 \frac{1}{H} - 0.035504 e^{0.1H} \\ - 575913004 .496804 \arctgH + 904637494 .901445 \end{array} \right] - \\ \left[ \begin{array}{l} - 0.000019 H^2 - 0.000144 H.T + 0.000001 H.DIVI - 0.004154 H.VEVI + 0.000010 PFLOL^2 \\ - 2.287725 e^{-0.1PFLOL} - 0.563307 \arctgPFLOL + 2.895160 \end{array} \right] - \\ \left[ \begin{array}{l} 0.302882 H^2 + 0.002635 H.T - 0.000094 DIVI .PFLOL - 660541528 .335827 \frac{1}{H} \\ - 0.041808 e^{0.1H} - 660860389 .628429 \arctgH + 1038071709 .253941 \end{array} \right] - \\ \frac{dPFRUT}{dt} = \left[ \begin{array}{l} 0.302882 H^2 + 0.002635 H.T - 0.000094 DIVI .PFLOL - 660541528 .335827 \frac{1}{H} \\ - 0.041808 e^{0.1H} - 660860389 .628429 \arctgH + 1038071709 .253941 \end{array} \right] - \\ \left[ \begin{array}{l} 0.046645 H^2 - 0.705822 H.T - 0.017749 T.PFRUT + 0.000437 PFRUT^2 - 11754 .103208 e^{-0.1H} \\ + 361.791874 \sqrt{T} - 879.398835 \end{array} \right] - \end{array} \right.$$

La unidad temporal es la semana.

#### 4.4.3.3.- Submodelo poblacional de la planta

Las variables consideradas son las siguientes:

**TABLA 4.11**

**Variables de estado**

| Símbolo de la variable | Explicación                       |
|------------------------|-----------------------------------|
| PSEM                   | Población de semillas en el suelo |
| PGERM                  | Población de semillas germinadas  |
| POB                    | Población de la planta            |

**TABLA 4.12**

**VARIABLES DE FLUJO**

| Símbolo de la variable | Explicación                   |
|------------------------|-------------------------------|
| <b>DISP</b>            | Dispersión de las semillas    |
| <b>GERM</b>            | Germinación de semillas       |
| <b>AGERM</b>           | No-germinación de semillas    |
| <b>NAC</b>             | Nacimiento de la planta       |
| <b>ABORT</b>           | Semillas Germinadas abortadas |
| <b>MORT</b>            | Muerte de las plantas         |

**TABLA 4.13**

**VARIABLES EXÓGENAS, AUXILIARES Y PARÁMETROS**

| Símbolo de la variable | Explicación                        | Unidad                 |
|------------------------|------------------------------------|------------------------|
| <b>PLU</b>             | Precipitación                      | mm/m <sup>2</sup> /año |
| <b>T</b>               | Temperatura ambiental              | °C                     |
| <b>H</b>               | Humedad ambiental                  | %                      |
| <b>VEVI</b>            | Velocidad máxima del viento        | m/seg max              |
| <b>DIVI</b>            | Dirección del viento               | Grados                 |
| <b>NSEM</b>            | Número medio de semillas por fruto |                        |
| <b>TGERM</b>           | Tasa de germinación                |                        |
| <b>TAGERM</b>          | Tasa de no-germinación             |                        |

Las ecuaciones de estado del primer nivel son:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dPSEM}{dt} = DISP - AGERM - GERM \\ \frac{dPGERM}{dt} = GERM - ABORT \\ \frac{dPOB}{dt} = NAC - MORT \end{array} \right.$$

Las ecuaciones de flujo son:

1) **Dispersión de las semillas**

$$DISP = NSEM \cdot PFRUT$$

2) **No-germinación de las semillas**

$$AGERM = TAGERM \cdot PSEM$$

**3) Germinación de las semillas**

$$GERM = TGERM . PSEM$$

**4) Aborto de semillas germinadas**

$$ABORT = 0.000529H^2 + 0.000509HT + 0.000626DIVI.PLU - 0.006203PLU.PGERM + 424.924662e^{-0.1H} + 0.406379 \cos T - 3.362289$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.886138$

Coefficiente de correlación múltiple  $r = 0.941349$

Error típico de estimación  $s = 0.406119$

**5) Nacimiento de la planta**

$$NAC = 0.000138HT + 0.000453DIVI.PLU - 2.158918e^{0.1PGERM} + 0.621070 \cos t + 3.073609$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.737661$

Coefficiente de correlación múltiple  $r = 0.858872$

Error típico de estimación  $s = 0.553228$

**6) Muerte de la planta**

$$MORT = 0.002963H^2 - 0.000353T.DIVI + 0.000014DIVI^2 - 0.265975VEVI^2 + 0.054229VEVI.POB - 0.451820H + 16.812900$$

Coefficiente de determinación  $r^2 = 0.692884$

Coefficiente de correlación múltiple  $r = 0.832397$

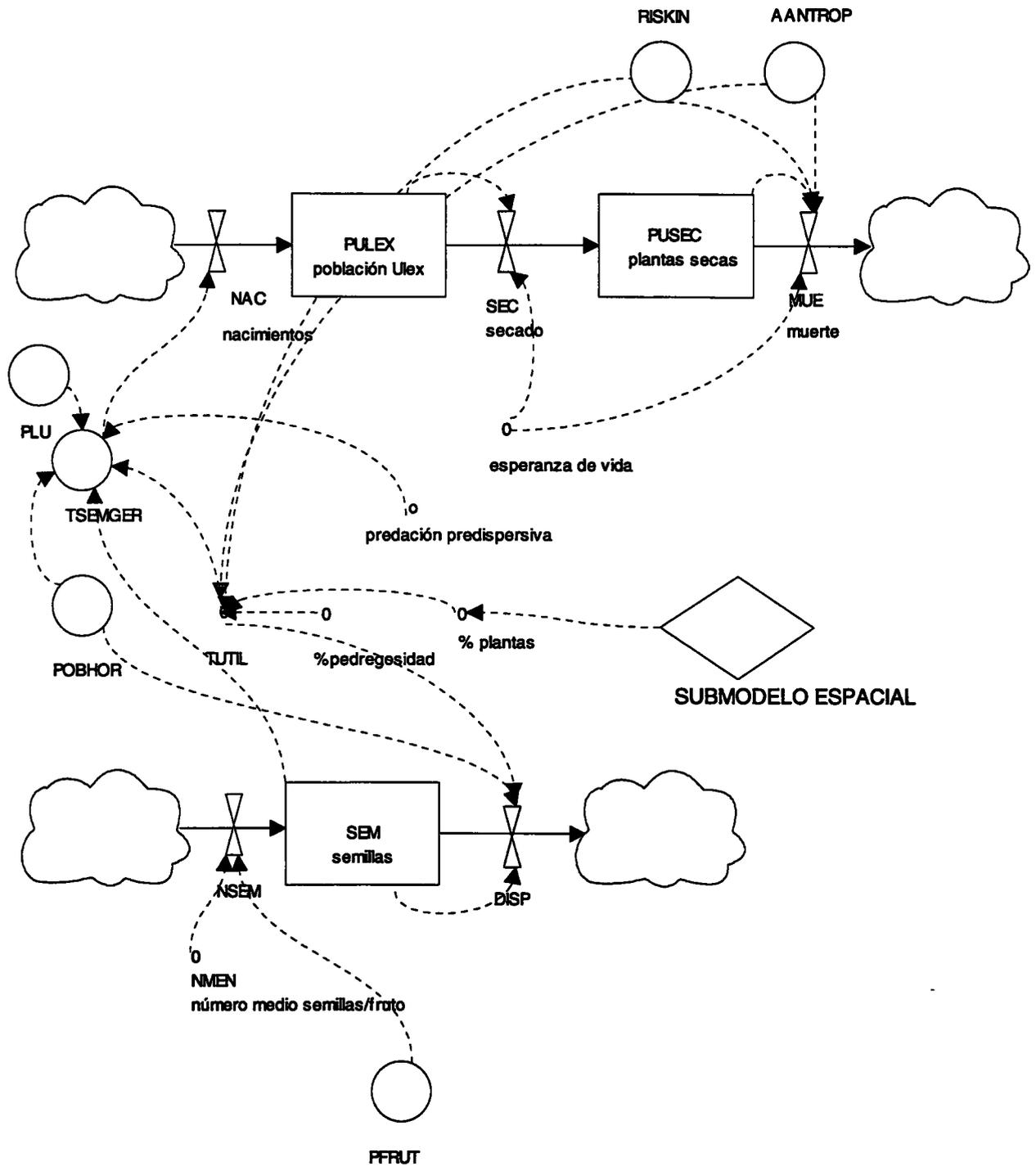
Error típico de estimación  $s = 0.324627$

Las ecuaciones de estado del segundo nivel son las siguientes:

La unidad temporal es el mes.

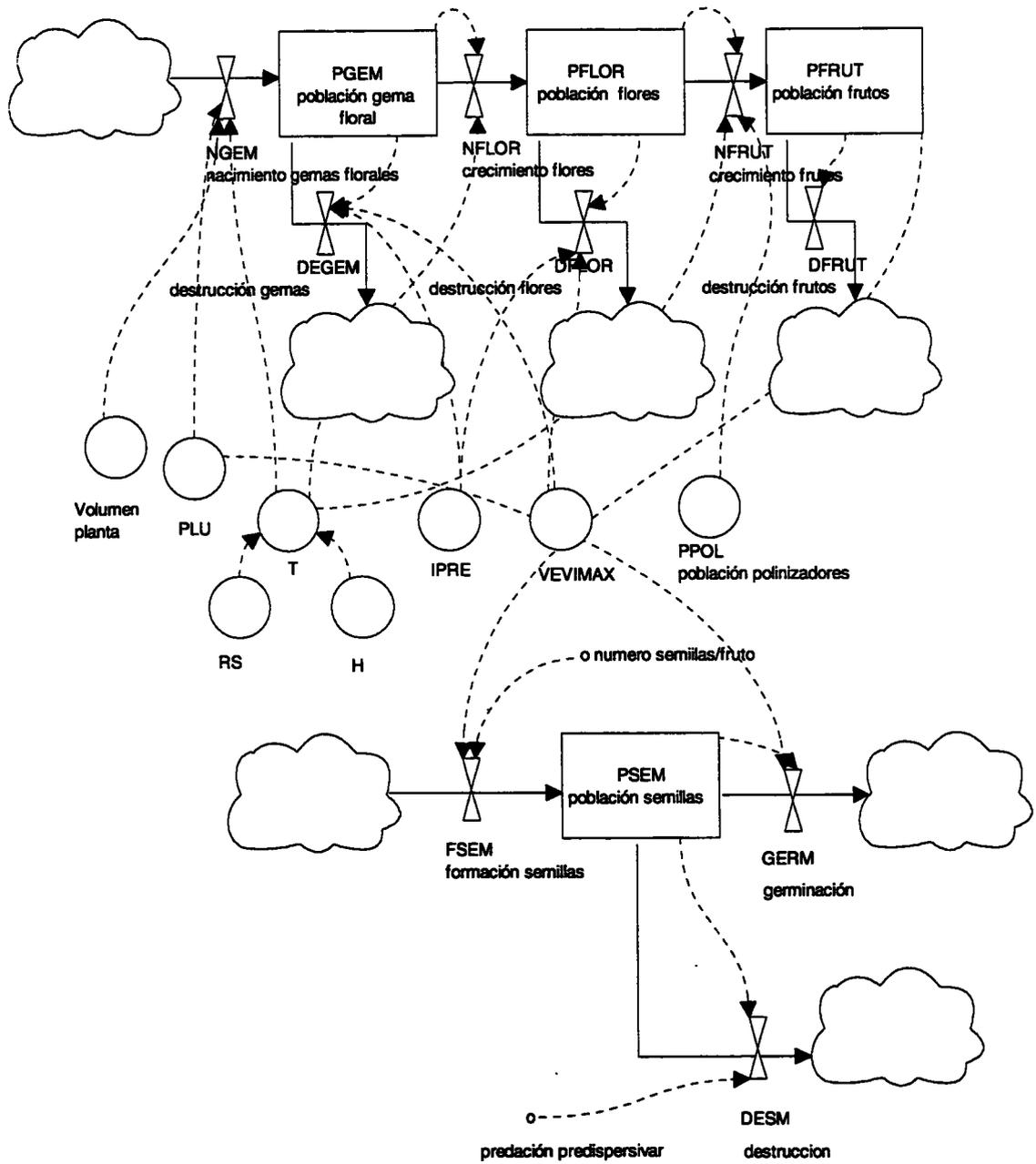
En esta versión del modelo, no se han tenido en cuenta la acción de los polinizadores ni de los dispersores, sustituyéndose dicha acción por tasas (TGERM, etc.).

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dPSEM}{dt} = NSEM.PFRUT - TAGERM.PSEM - TGERM.PSEM \\ \frac{dPGERM}{dt} = TGERM.PSEM - \left[ 0.000529H^2 + 0.000509HT + 0.000626DIVI.PLU - 0.006203PLU.PGERM + 424.924662e^{-0.1H} + 0.406379 \cos T - 3.362289 \right] \\ \frac{dPOB}{dt} = \left[ 0.000138HT + 0.000453DIVI.PLU - 2.158918e^{0.1PGERM} + 0.621070 \cos t + 3.073609 \right] - \left[ 0.002963H^2 - 0.000353T.DIVI + 0.000014DIVI^2 - 0.265975VEVI^2 + 0.054229VEVI.POB - 0.451820H + 16.812900 \right] \end{array} \right.$$



**SUBMODELO POBLACIONAL ULEX  
VERSIÓN 1**

Figura 4.7



**SUBMODELO POBLACIONAL ULEX  
VERSIÓN 2**

**Figura 4.8**

#### 4.5.- BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, F. (1970). *Ecological Studies in a Scanian woodland and meadow area, Southern Sweden. II. Plant biomass, primary production and turnover of organic matter.* Bot. Notiser, 123: 8-51.
- Aracil, J. (1986). *Introducción a la dinámica de sistemas.* Alianza Universidad Textos. Madrid. pp.398.
- Azmi, M., Razali, W., Mohd, W. & Fauzidah. A. (1991). *Characteristics and volume-weight relationship of four Malaysian bamboos.* J. Tropical Forest Sci. 4(1): 87-93.
- Ballini, C. & Bonin, G. (1995). *Nutrient cycling in some Ulex parviflorus Pourr. Scrubs in Provence (southeastern France). II. Nutrient release from decomposing litter.* Eur. J. Soil Biol, 31 (3): 143-151
- Bliss, L.C. (1986). *Plant productivity in alpine micro-environments on Mt. Washington, New Hampshire.* Ecol. Mongr.36: 125-155.
- Boutton, T.W. & Tieszen, L.L. (1983). *Estimation of plant biomass by spectral reflectance in a East African grassland.* J. Range Management, 36: 213-216.
- Canadell, J., Riba, M. & Andrés, P. (1988). *Biomass equations for Quercus ilex L. in the Montseny Massif, Northeastern Spain.* Forestry, 61(2): 137-147.
- Caselles, A. (1988). *SIGEM: A Realistic Models Generator Expert System.* In: Cybernetics and Systems'88. (Edit R. Trappl). Kluwer A.P. Dordrecht. 101-108.
- Caselles, A. & Usó, J.L. (1991). *REGRESSUS: A finder of functional relationship in a system.* In: Advances in information system research. (Editors G.E. Lasker, T. Koizumi and J. Pohl). The International Institute for Advanced Studies in Systems Research and Cybernetics. Windsor, Canada. 109-113.
- Constanza, R. & Sklar, F.H. (1985). *Articulation, accuracy and efectiveness of mathematical models: a review of freshwater wetland applications.* Ecological Modelling, 27: 45-69.
- Chapman, S.B. (1986). *Production ecology and nutrient budgets.* In: Methods in Plant Ecology (Editors P.D. Moore and S.B. Chapman). Blackwell, Oxford. 1-35.
- Forrester, J.W. (1961). *Industrial Dynamics.* Massachusetts Institute of Technology Press. Cambridge. Massachusetts.
- Gates, D.M. (1980). *Biophysical Ecology.* Springer-Verlag. New York.

- Gratiani, L. & Fiorentino, E. (1988). *Variations in leaf characteristics of Quercus ilex L. over microclimatic gradient*. *Photosynthetica*, 22: 228-231.
- Grier, C. H. & Running, S.W. (1977). *Leaf area of mature Northwestern coniferous forests. Relation to site water balance*. *Ecology*, 88: 893-899.
- Hussey, A. & Long, S. (1982). *Seasonal changes in weight of above –and below- ground vegetation and dead material in a salt marsh at Colne Point, Essex*. *J. Ecol.* 70: 757-772.
- Huxley, J.S. (1932). *Problems of relative growth*. The Dial Press, New York.
- Jensen, A. (1980). *Seasonal changes in near IR reflectance ratio and standing crop biomass in a salt marsh dominated by Halimione portulacoides*. *New Phytol.* 86: 57-68.
- Jorgensen, S.E. (1988). *Fundamentals of Ecological Modelling*. Elsevier. Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo, 391 pages.
- Kittredge, J. (1944). *Estimation of the amount of foliage of tress and stands*. *J. For.* 42: 905-912.
- Kozlowski, T., Kramer, P.J. & Pallardy, S.G. (1991). In: *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press Inc. San Diego.
- Kumar, N. & Monteith, J.L. (1982). *Remote sensing of crop growth*. In: *Plants and Daylight spectrum* (Editos H. Smith). 133-144.
- Mark, A.F. (1965). *The environment and growth rate of narrow-leaved snow tussock, Chionochloa rigida, in Otago*. *N.Z.J. Bot.* 3: 73-103.
- Mayhew, P.W., Burns, M.D. & Houston, D.C. (1984). *An inexpensive and simple spectrophotometer for measuring grass biomass in the field*. *Oikos*, 43: 62-67.
- McIntyre, G.I. (1987). *The role of water in the regulation of plant development*. *Can. J. Bot.* 65: 1287-1289.
- Miller, P.C. (1981). *Resource use by Chaparral and Matorral. A comparison of vegetation function in two Mediterranean type ecosystem*. Springer-Verlag. New York.
- Myers, B.J. & Landsberg, J. (1989). *Water stress and seedling growth of two eucalypt species for contrating habitat*. *Tree Physiol*, 5: 207-218.
- Naveh, Z. & Kutiel, P. (1989). *Changes in the Mediterranean vegetation of Israel in response to human habitation and land uses*. In: *The Earth in Transition. Patters and Process in Biotic impoverishment*. (Ed. Woodwell, G.M.) Cambridge Press. New York.

Naveh, Z. (1975). *The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region*. *Vegetatio*, 9: 199-206

Naveh, Z. (1984). The vegetation of the Carmel and Nahal Sefunim and the evolution of the cultural landscape. In: *The Sefunim Prehistoric Sites Mount Carmel Israel*. A. Ronen Bar Intern. Ser. 2310, Oxford.

Newbould, P.J. (1967). *Methods for estimating the primary production of forests*. IBP Handbook n° 2. Blackwell Scientific Productions. Oxford.

Osgood, C.E., Suci, G.J. & Tannenbaum, P.H. (1957). *The Measurement of Meaning*. University Press, Urbana, Illinois.

Ovington, J.D. & Madgwick, H.A.I. (1959). *The growth and composition of natural stands of birch. I. Dry matter production*, 10: 271-283.

Pastor, J., Aber, J.D. & Melillo, J.M. (1984). *Biomass prediction using generalized allometric regressions for some northeast tree species*. *Forest Ecol. Manag.* 7: 265-274.

Pearson, J.A., Knight, D.H. & Fahey, T.J. (1987). *Biomass and Nutrient Accumulation during Stand Development in Wyoming Lodgepole Pine Forests*. *Ecology*, 68(6): 1966-1973.

Scott, D. (1961). *Methods of measuring growth in short tussocks*. *N.Z.J agric Res.* 4: 282-285.

Steven, M.D., Biscoe, P.V. & Jaggard, K.W. (1983). *Estimation of sugar beet productivity from reflection in the red and infrared spectral bands*. *Int. J. Remote Sensing*, 4(2): 325-334.

Strasburger, E., Noll, F., Schenk, H. & Schimper, A.W.F. (1974). *Tratado de Botánica*. Edit. Marín. Barcelona.

Stübing, G., Peris, J.B. & Costa, M. (1989). *Los matorrales seriales termófilos valencianos*. *Phytocoenología*, 17: 1-69.

Trabaud, L. (1981). Man and fire: impacts on Mediterranean vegetation. In: *Mediterranean-Type Shrublands*, 26: 523-527. Eds. di Castri, F., Goodall.

Trocaud, L. (1977). *Matériaux combustibles et phytomasses aériennes du Midi méditerranéen français*. *Marti et Bosch*, 28(4): 18-49.

Ullmann, S. (1962). *Semantics*. Basil Blackwell. Oxford.

Usó, J.L., Villacampa, Y., Lloret, M. & Ramo, P. (1994). *Modelo Teórico para la simulación de Ecosistemas*. In: Modelado de sistemas en Oceanografía, Climatología y Ciencias Medioambientales (Aspectos matemáticos y numéricos. Vol 6. (Edit Valle A. & Parés C.). Grupo de Análisis Matemático Aplicado de la Universidad de Málaga. 225-230.

Usó-Domènech, J.L., Mateu, J., Karjalainen, T. & Salvador P. (1997a). *Allometric Regression Equations to Determine Aerial Biomass of Mediterranean Shrubs*. Plant Ecology, 132: 59-69.

Usó-Domènech, J. L., Mateu, J & López, J.A. (1997b). *Mathematical and Statistical formulation of an ecological model with applications*. Ecological Modelling, 101: 27-40

Usó-Domènech, J. L., Mateu, J., Villacampa, Y. & Salvador, P. (1997c). *Adjustment versus meaning?. Towards a quantic theory of ecological models*. In: Ecosystems and Sustainable Development (J.L. Usó, C. Brebbia and H. Power Editors).. Advances in Ecological Sciences. Vol I. Computational Mechanics Publications. Southampton-Boston. 375-393.

Usó-Domènech, J.L., Mateu, J. & López, J.A. (2000a). *MEDEA: software development for prediction of Mediterranean forest degraded areas*. Advances in Engineering Software 31, p 185-196.

Usó-Domènech, J.L., Villacampa, Y., Mateu, J., & Sastre-Vazquez, P. (2000b). *Uncertainty and Complementary Principles in Ecological Models*. Cybernetics and Systems, 31(2): 137-160.

Usó-Domènech, J.L., Villacampa, Y., Stübing G., Karjalainen, T. & Ramo, M.P. (1995). *MARIOLA: a model for calculating the response of Mediterranean bush ecosystem to climatic variations*. Ecological Modelling, 80: 113-129.

Westman, W.E. & Paris, J.F. (1987). *Detecting Forest structure and Biomass with C-borel multipolarisation radar: Physical model and fields tests*. Remote sensing of environment, 22: 249-269.

Whittaker, R.H. & Woodwell, G.M. (1968). *Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven Forest, New York* J. Ecol. 56: 1-25.

## CAPÍTULO V: VALIDACIÓN Y SIMULACIÓN

### 5.1.- INTRODUCCION

Los procesos de simulación son, posiblemente, las herramientas más poderosas y populares de la Teoría de Sistemas y de la Investigación de Operaciones para el conocimiento del sistema y la toma de decisiones.

*Simulación es un proceso numérico diseñado para experimentar el comportamiento de cualquier sistema en una computadora digital a lo largo de la dimensión tiempo. El comportamiento del sistema se presenta por medio de modelos matemáticos y lógicos, diseñados para tal fin. Se puede simular el comportamiento de sistemas económicos, sociales, ecológicos, administrativos, productivos, físicos, químicos, etc.*

La simulación es útil cuando se dificulta o imposibilita la resolución del modelo analítico o numérico requerido en un determinado problema. Comparados con los modelos analíticos y numéricos, los procesos de simulación presentan ventajas e inconvenientes.

Por un lado, permite estudiar al sistema real sin deformarlo. Los modelos analíticos o numéricos requieren la simplificación del sistema real de estudio, a fin de que se apegue a las condiciones que fundamentan la teoría del modelo en uso; por esto, finalmente muchos modelos analíticos y numéricos resuelvan un sistema deformado muy lejano al sistema real bajo estudio. Los procesos de simulación son herramientas muy efectivas al generar una visión macro y micro del sistema bajo estudio mucho más profunda y detallada que cualquier modelo analítico o numérico.

Sin embargo, los procesos de simulación no producen resultados óptimos, sino simplemente buenos. Son procesos muy costosos en cuanto al requerimiento del tiempo de computadoras, necesitan también mucho tiempo en el diseño, prueba y verificación de un modelo de simulación y se requieren estudios de campo intensivos para familiarizarse con el sistema real en estudio.

La simulación requiere la existencia de modelos para poder representar el comportamiento del sistema en una computadora. Independientemente de las definiciones teóricas dadas en capítulos anteriores, se comprende por modelo *el conjunto de información relativa a un sistema que permite su estudio.*

Los modelos propuestos en esta tesis, del cual MEDEA-ARGILAGA es una muestra, entran dentro de la clasificación de Modelo Matemático, Dinámico y Numérico, lo cual permite la existencia de la simulación.

**Definición 5.1:** *Simulación de un sistema es la aplicación del proceso de simulación para resolver problemas específicos del mismo.*

El objetivo inmediato de un modelo es representar esquemáticamente, pero de una manera precisa y útil, la historia y estado actual del sistema. Sin embargo, el fin último de la modelización es proyectar hacia el futuro cuáles pueden ser los diferentes estados del sistema, ante diferentes hipótesis o “escenarios”.

**Definición 5.2:** *Simulación es la generación de posibles estados del sistema (o "imágenes") por medio del modelo que lo representa.*

*La simulación se ha convertido en un procedimiento frecuente en la prospectiva de sistemas debido a las siguientes razones:*

- 1) *Ensayar sobre sistemas reales puede ser muy costoso.*
- 2) *Ensayar sobre sistemas reales puede ser destructivo.*
- 3) *En los estudios de determinados sistemas puede ser interesante el alterar las escalas de tiempo. En ocasiones, la simulación por computadora se utiliza para disminuir la velocidad del experimento.*

*Conviene distinguir entre tres conceptos: proyección, previsión y simulación.*

**Definición 5.3:** *Se entiende por proyección la extrapolación de la trayectoria histórica de una variable.*

*Si existiesen varias variables, las proyecciones respectivas se obtienen independientemente unas de otras. Los términos de proyección y tendencia son sinónimos.*

**Definición 5.4:** *Se entiende por previsión aquel tipo particular de simulación, en el que el modelo matemático que representa el sistema está constituido exclusivamente por ecuaciones de comportamiento determinísticas, se puede tener un control efectivo de las variables exógenas y de los parámetros, y las trayectorias futuras de las variables pueden ser pronosticadas con certeza.*

*Por lo tanto, puede preverse con un grado de exactitud controlada, los valores de las variables en cada instante de tiempo.*

**Definición 5.5:** *Se entiende por simulación cuando las ecuaciones de comportamiento son borrosas y/o no se tiene un control efectivo sobre todas las variables exógenas y parámetros, siendo posible generar posibles diversos estados futuros del sistema.*

**Definición 5.6:** *Se entiende por escenario el conjunto de hipótesis coherentes sobre las condiciones en que va a desenvolverse el sistema.*

**Definición 5.7:** *Se define como imagen a la situación en que se encontrará el sistema si se dan las circunstancias expresadas por un determinado escenario.*

*En el modelo de comportamiento y los de gestión, los objetivos son parcialmente incoherentes, y las instrucciones a veces son escasas e incompatibles. Puede suceder, que al acercarse demasiado a un objetivo suponga el separarse de otro en exceso. La solución final suele ser un compromiso entre los objetivos posibles.*

*Una imagen simulada no es la mejor dentro de lo posible (lo óptimo), sino antes de decidir cuál es la mejor hay que generarlas una a una y compararlas con los objetivos deseados o metas. Si se decide que la imagen es la adecuada, el proceso se detiene ahí. De*

lo contrario hay que generar otra, estableciendo un nuevo escenario de simulación y volver a verificar si el resultado es aceptable. La gran ventaja de la metodología utilizada, es que cada ejercicio de simulación puede hacerse en breve tiempo.

Se puede establecer el siguiente esquema:

- 1) **Factor O:** los niveles y algunas variables auxiliares.
- 2) **Factor IP:** Algunas variables exógenas, y algunas tasas, que pueden ser controladas.
- 3) **Factor CI:** Algunas variables exógenas, y algunas tasas, que no pueden ser controladas.
- 4) **Factor S:** Variables estocásticas no representadas explícitamente. Se traducirán en los márgenes con que son calculados los niveles, flujos y variables auxiliares.

## 5.2.- ANÁLISIS DEL MODELO

Vamos a proceder a un análisis aunque sea somero del modelo en sus diferentes submodelos.

### 5.2.1.- Análisis textual

#### a) Submodelo BIOARGILAGA

$$CRBT = -0.001575H.DIVI + 0.003424H.RS + 0.000612DIVI.RS - 171078760.103562 \frac{1}{RS} + 31314.528762e^{-0.1RS} - 171096308.636654arctgRS + 2687573.27184662$$

$$DBT = -0.158022T.RS + 1832545224.377605 \frac{1}{RS} - 361940.900437e^{-0.1RS} + 7428.767143arctgT + 1832706412.761186arctgRS - 2878818413.808010$$

$$CRFL = 0.157842HT - 0.051445T.RS + 0.000331DIVI^2 + 710072137.579425 \frac{1}{RS} - 137321.662847e^{-0.1RS} + 710138622.11609arctgRS - 1115482833.839448$$

$$CRFRUT = 0.151261HT - 0.049267T.RS + 0.000317DIVI^2 + 679790796.889057 \frac{1}{RS} - 131440.973861e^{-0.1RS} + 679854476.452949arctgRS - 1067912621.865067$$

$$CRLIT = 0.150288HT - 0.048942T.RS + 0.000315DIVI^2 + 675277655.115520 \frac{1}{RS} - 130567.956029e^{-0.1RS} + 675277655.115520arctgRS - 1060822736.275881$$

$$DLIT = 0.008296DIVI + 0.007945RS + 260847589.139905 \frac{1}{H} - 1968.712930 \ln H + 261041052.330878arctgH - 410031447.305832$$

$$DFL = -0.004611H^2 + 0.020724H.T - 0.001105RS.BT + 196614529.270695 \frac{1}{BT} - 39359.95392786e^{-0.1BT} + 196626439.675833arctgBT - 308860028.912146$$

$$DFRUT = 0.000704H^2 - 0.013933H.T - 1.388284BT^2 + 64.859319BT - 774.905060e^{-0.1BT} - 9.463135 \cos BT - 755.369054$$

Si hacemos una tabla de rango-frecuencia (Tabla 5.1):

**TABLA 5.1**

**Tabla de rango-frecuencia para el submodelo BIOARGILAGA**

| Transformada   | Rango | Frecuencia |
|----------------|-------|------------|
| $\frac{1}{RS}$ | 1     | 5          |
| $e^{-0.1RS}$   | 2     | 5          |
| $arctgRS$      | 3     | 5          |
| $T.RS$         | 4     | 5          |
| $H.T$          | 5     | 4          |
| $DIVI^2$       | 6     | 3          |
| $H^2$          | 7     | 2          |
| $e^{-0.1BT}$   | 8     | 2          |
| $H.DIVI$       | 9     | 1          |
| $H.RS$         | 10    | 1          |
| $DIVI.RS$      | 11    | 1          |
| $DIVI$         | 12    | 1          |
| $BT$           | 13    | 1          |
| $RS.BT$        | 14    | 1          |
| $H.T$          | 15    | 1          |
| $BT^2$         | 16    | 1          |
| $\frac{1}{H}$  | 17    | 1          |
| $\frac{1}{BT}$ | 18    | 1          |
| $arctgH$       | 19    | 1          |
| $arctgBT$      | 20    | 1          |
| $arctgT$       | 21    | 1          |
| $\cos BT$      | 22    | 1          |
| $\ln H$        | 23    | 1          |

Observaremos que determinadas funciones transformadas tales como, se repiten cinco veces,  $HT$  cuatro veces,  $DIVI^2$  tres veces y, dos veces. Si efectuamos una gráfica del resultado (Figura 5.1):

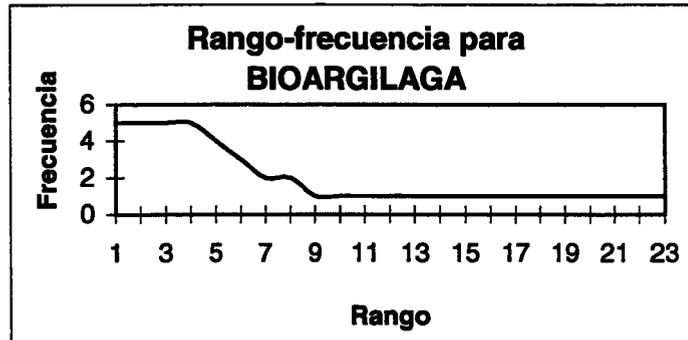


Figura 5.1

**b) Submodelo POBLARGILAGA**

$$NGEM = 0.028815H^2 - 0.274987HT + 0.004894H.DIVI + 0.065597H.VEVI - 3442.081547\frac{1}{T} - 24.466093 \ln DIVI - 3.188317\sqrt{BT} + 489.140451$$

$$NFLOR = 0.255629H^2 - 0.002933HT + 0.000755DIVI.RS + 575641632.645585\frac{1}{H} - 0.035504e^{0.1H} - 575913004.496804\arctg H + 904637494.901445$$

$$DFLOR = -0.000019H^2 - 0.000144HT + 0.000001H.DIVI - 0.004154H.VEVI + 0.000010PFLOR^2 - 2.287725e^{-0.1PFLOR} - 0.563307\arctg PFLOR + 2.895160$$

$$NFRUT = 0.302882H^2 + 0.002635HT - 0.000094DIVI.PFLOR - 660541528.335827\frac{1}{H} - 0.041808e^{0.1H} - 660860389.628429\arctg H + 1038071709.253941$$

$$DFRUT = 0.046645H^2 - 0.705822HT - 0.017749T.PFRUT + 0.000437PFRUT^2 - 11754.103208e^{-0.1H} + 361.791874\sqrt{T} - 879.398835$$

Si hacemos una tabla de rango-frecuencia (Tabla 5.2):

TABLA 5.2

Tabla de rango-frecuencia para el submodelo POBLARGILAGA

| Transformada    | Rango | Frecuencia |
|-----------------|-------|------------|
| $H$             | 1     | 5          |
| $HT$            | 2     | 5          |
| $H.DIVI$        | 3     | 2          |
| $H.VEVI$        | 4     | 2          |
| $\frac{1}{H}$   | 5     | 2          |
| $arctgH$        | 6     | 2          |
| $e^{0.1H}$      | 7     | 2          |
| $\frac{1}{T}$   | 8     | 1          |
| $\ln DIVI$      | 9     | 1          |
| $\sqrt{BT}$     | 10    | 1          |
| $DIVI.RS$       | 11    | 1          |
| $PFLOR^2$       | 12    | 1          |
| $e^{-0.1PFLOR}$ | 13    | 1          |
| $arctgPFLOR$    | 14    | 1          |
| $DIVI.PFLOR$    | 15    | 1          |
| $T.PFRUT$       | 16    | 1          |
| $PFRUT^2$       | 17    | 1          |
| $e^{-0.1H}$     | 18    | 1          |
| $\sqrt{T}$      | 19    | 1          |

Lo mismo que en el caso anterior, observaremos que determinadas funciones transformadas tales como  $H^2, HT$ , se repiten cinco veces, y  $H.DIVI, H.VEVI, \frac{1}{H}, e^{0.1H}, arctgH$ , dos veces. Si efectuamos una gráfica del resultado (Figura 5.2):

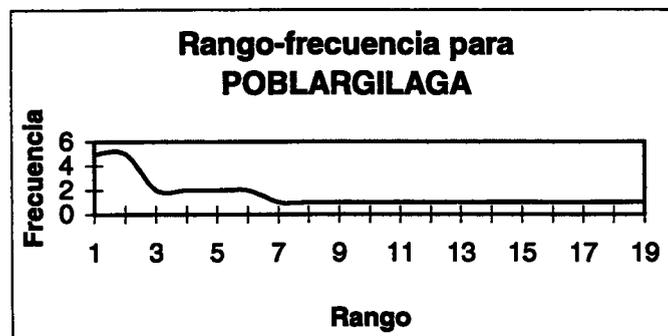


Figura 5.2

c) Submodelo de población de la planta

$$DISP = NSEM .PFRUT$$

$$AGERM = TAGERM .PSEM$$

$$GERM = TGERM .PSEM$$

$$ABORT = 0.000529H^2 + 0.000509HT + 0.000626DIVI.PLU - 0.006203PLU.PGERM + 424.924662e^{-0.1H} + 0.406379 \cos T - 3.362289$$

$$NAC = 0.000138HT + 0.000453DIVI.PLU - 2.158918e^{0.1PGERM} + 0.621070 \cos T + 3.073609$$

$$MORT = 0.002963H^2 - 0.000353T.DIVI + 0.000014DIVI^2 - 0.265975VEVI^2 + 0.054229VEVI.POB - 0.451820H + 16.812900$$

Si hacemos una tabla de rango-frecuencia (Tabla 5.3):

**TABLA 5.3**

**Tabla de rango-frecuencia para el submodelo de población**

| Transformada   | Rango | Frecuencia |
|----------------|-------|------------|
| $H^2$          | 1     | 2          |
| $DIVI.PLU$     | 2     | 2          |
| $HT$           | 3     | 1          |
| $PLU.PGERM$    | 4     | 1          |
| $e^{-0.1H}$    | 5     | 1          |
| $\cos T$       | 6     | 1          |
| $e^{0.1PGERM}$ | 7     | 1          |
| $\cos T$       | 8     | 1          |
| $DIVI$         | 9     | 1          |
| $DIVI^2$       | 10    | 1          |
| $VEVI^2$       | 11    | 1          |
| $VEVI.POB$     | 12    | 1          |
| $H$            | 13    | 1          |
| $NSEM .PFRUT$  | 14    | 1          |
| $TAGERM .PSEM$ | 15    | 1          |
| $TGERM .PSEM$  | 16    | 1          |

Si efectuamos una gráfica del resultado (Figura 5.3):

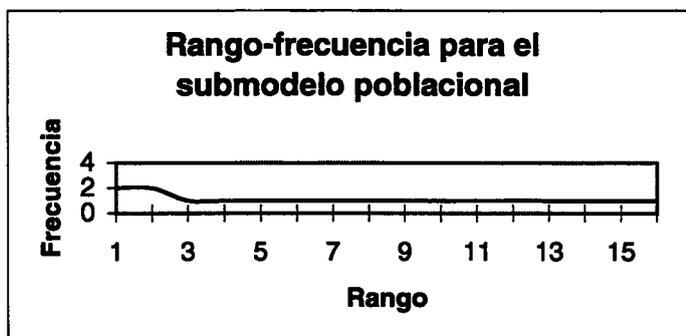


Figura 5.3

Las tres gráficas anteriores corresponden a la famosa ley de Zipf (Marcus, et al., 1978; Zipf, 1949). Un análisis lingüístico-matemático del modelo ARGILAGA es factible, obteniendo las entropías lingüísticas de sus diferentes submodelos (Sastre-Vázquez, et al., 1999, 2000; Usó-Domènech & Villacampa, 2001; Usó-Domènech et al., 2001; Villacampa & Usó-Domènech, 1999; Villacampa et al., 1999a, 1999b).

Algunos matemáticos piensan que la mayor frecuencia de algunas de las funciones transformadas de las ecuaciones de flujo, supone un comportamiento determinado de la variable transformada, comportamiento que viene expresado lingüísticamente en forma de dicha determinada función transformada. Sabemos que es difícil el interpretar semánticamente algunas de las funciones que forman las ecuaciones de flujo. Si para el matemático no tiene más importancia que el ser una determinada expresión analítica, no sucede así para el biólogo o el ecólogo, que encuentran una clara dificultad para entender el sentido biológico o ecológico de la expresión. Se abre la vieja polémica ajuste-comprensión, que ha conducido a principios de complementariedad y de incertidumbre en la modelización ecológica (Usó-Domènech et al., 2000b). Sin embargo, ha sido criterio de los autores el adoptar el eje del mayor ajuste, en tanto que ello facilita la predicción, sacrificando el entendimiento de la ecuación.

Se puede dar alguna explicación de dichas funciones transformadas, aunque sea a título somero (Daget, 1979). A saber:

- 1) El producto de dos variables significa la influencia mutua de las dos variables.
- 2) Una variable al cuadrado significa una influencia sobre sí misma.
- 3) La transformación raíz cuadrada de una variable estabiliza la varianza de la variable cuando  $\sigma^2 = k\mu$ .
- 4) Las transformaciones logarítmicas linealizan relaciones exponenciales, normalizan los datos que tienen una distribución log-normal y se recomiendan cuando existe entre la media y la varianza, relaciones del tipo  $\sigma^2 = k\mu^2$ ,  $\ln \sigma^2 = a \ln \mu + b$ , con  $a$  igual a 2 o cercano a 2.

- 5) Las transformaciones angulares tipo coseno o arcotangente, pueden utilizarse cuando la variable puede expresarse bajo forma de cociente comprendido entre 0 y 1.
- 6) Otro tipo de transformaciones son más difíciles de buscarle una explicación.

Como sea, el propio programa de selección, elige la función transformada que mejor ajusta la variable a la nube de datos, teniendo en cuenta estos criterios matemático-estadísticos y los de comportamiento en la trayectoria de la variable.

Las variables de flujo expresan procesos y comportamientos. Son a la vez función del comportamiento de otro tipo de variables (exógenas, internas). Las funciones transformadas son a la vez comportamientos determinados de dichas variables. Son palabras de una especie de vocabulario de la Naturaleza, expresado por signos y determinado por funciones matemáticas. ¿Por qué no pensar, que lo mismo que en un lenguaje natural se utilizan con más frecuencia determinadas palabras, en el lenguaje de signos de la Realidad, existen signos que se repiten unos más que otros?. ¿Por qué no pensar que la Naturaleza obedece a la Ley del Mínimo Esfuerzo, lo mismo que esa parte de la propia Naturaleza que es el Ser Humano?. Zipf (1949) ya lo intuyó así. Sospecho que este fenómeno existe y me apunto a esta idea. Parece que los modelos matemáticos, utilizando la metodología SDWTF conduce al refuerzo de lo que todavía no es más que una hipótesis.

### 5.3.- EL PROCESO DE VALIDACIÓN

Me pregunto: ¿los valores conseguidos por construcción del modelo, es decir, por su calibración, representan los verdaderos valores en el sistema?. El fin último de un modelo es que sea capaz de dar respuestas a cuestiones concretas. Una primera prueba de validez de un modelo la suministra la validación, o contraste entre las respuestas del modelo y los hechos observados.

**Definición 5.8** (Jorgensen, 1988): *Validación es el acto de probar parámetros o variables seleccionados por medio de un conjunto de datos independiente.*

Se puede decir que para que un modelo sea útil, o en pocas palabras, sea un buen modelo, es condición necesaria, aunque no suficiente, que sus resultados se ajusten razonablemente a los hechos observados.

Matemáticamente, se dirá que los resultados se ajustan a los hechos si cumplen una norma de convergencia preestablecida.

Sin embargo, debemos insistir que la validación sólo confirma el comportamiento del modelo dentro del rango de condiciones representadas por los datos disponibles. En consecuencia, es preferible validar el modelo utilizando los datos obtenidos en un periodo diferente, con condiciones distintas del periodo de tiempo utilizado para la obtención del conjunto de datos que han servido para la calibración (construcción) del modelo.

Si no se puede obtener una validación ideal, ello no implica que la construcción de modelos no sea usual. Como ya hemos indicado en capítulos anteriores, los modelos son herramientas multipropósitos, y si una validación perfecta no puede ser realizada, ello no implica que la validación no pueda ser hecha. Además, el modelo puede ser siempre

utilizado cómo herramienta de gestión, debido a que el modelizador presenta al gestor, las cuestiones del modelo que han quedado abiertas, y a medida que se va teniendo más y más experiencia en el uso de modelos, el número de cuestiones abiertas va quedando reducido.

El método de validación depende de los objetivos del modelo. Sin embargo, esto es a menudo insuficiente, ya que no interviene en los principales objetivos del modelo, sino únicamente de la capacidad del modelo para describir correctamente las variables de estado del sistema. Por ello es necesario el trasladar los objetivos principales del modelo a unos pocos criterios de validación. Este hecho no puede ser formulado generalmente, pero si individualmente, en unos pocos criterios de validación.

Cuando existe una situación de pobreza de datos, puede que sea imposible el encontrar un criterio de validación. Sin embargo, puede ser interesante el comparar situaciones medias, debido a que el modelo, y gracias a la calidad de datos disponible, no describe muy bien la dinámica del sistema, dando únicamente información de un nivel general o la media de las variables más importantes.

Normalmente, un modelo genera pronósticos para muchas variables a la vez. Para proceder a la validación, hay que examinar los ajustes relativos de todas las variables calculadas y observadas. Sin embargo, no hay porque establecer la misma norma de convergencia para todas las variables. Hay que pensar que no se puede tener las mismas exigencias para las diferentes variables, dependiendo ello de diversas circunstancias particulares. Así, cuando los instrumentos de medición tengan márgenes de error muy grandes, resultará absurdo establecer normas de convergencia más rigurosas que los márgenes de errores. Pero además, puede haber causas subjetivas, para acordar ser más estricto con unas que con otras variables, y estas causas dependerán de los principales objetivos del modelo, función a la vez, de la subjetividad del modelizador.

La discusión sobre la validación, puede resumirse en los siguientes criterios (Jorgensen, 1988):

- 1) La validación deberá hacerse siempre.
- 2) Los datos utilizados en el procedimiento de validación, deberán ser enteramente diferentes de los que han servido para la calibración o construcción del modelo.
- 3) Es necesario el obtener los datos a partir de un amplio rango de ecuaciones de flujo, que han venido definidas a partir de los objetivos del modelo.
- 4) Los criterios de validación han de ser formulados tomando como base los objetivos del modelo y la calidad de los datos.

### **5.3.1.- Criterios de validación para el modelo ARGILAGA**

La validación del modelo ARGILAGA se ha realizado en el espacio y en el tiempo. En el espacio, debido a que se eligió una parcela de validación en el paraje de la Serra d'En Garceràn, cercano al Desert de les Palmes, pero con algunas características diferentes. En el tiempo, ya que la colección de datos utilizada para la validación ha sido recogida dos años posteriores a la recolección de datos que han servido para la calibración del modelo.

Las parcelas estudiadas se encuentran dentro de la provincia de Castellón. La parcela de experimentación en el Desert de les Palmes y la parcela de validación en

Benlloch (Serra d' En Garceràn). Las áreas elegidas son de litología, suelos, topografía, climatología ... semejantes, en zonas diferentes pero que se han considerado representativas del ecosistema mediterráneo terrestre. La validación se realiza en espacio y tiempo.

Cada parcela es de 100 m<sup>2</sup> y se ha intentado que el número de plantas alrededor de *Ulex parviflorus* fuera el menor posible para poder realizar mejor la toma de muestras y reducir las interferencias. Se situaron en un plano todos los ejemplares presentes en el interior de la parcela.

### 5.3.1.1.- Características de la parcela de validación

Las características generales de la parcela de validación vienen dadas en el siguiente cuadro:

**TABLA 5.4**

#### Características de la parcela de validación

|                                | <b>Parcela de validación</b>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
|--------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Situación                      | Serra d' En Galzeràn (Sierra de Engarcerán)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| UTM                            | 30 T YK 5458                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| Altitud (m)                    | 500                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |
| Reforestación                  | No                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| Características climáticas (*) | Temperatura media anual: 14,8 °C<br>Temperatura media del mes más frío (Enero): 1,7 °C<br>Temperatura media del mes más cálido (Julio): 30,8 °C<br>Media anual pluviométrica: 619 mm                                                                                                                                                                                                                                               |
| Relación de plantas            | <i>Ulex parviflorus</i> Pourret<br><i>Cistus albidus</i> L.<br><i>Cistus clusii</i> Dunal<br><i>Erica multiflora</i> L.<br><i>Quercus coccifera</i> L.<br><i>Thymus vulgaris</i> L.<br><i>Rosmarinus officinalis</i> L.<br><i>Santolina chamaecyparissus</i> L.<br><i>Ononis natrix</i> L. subsp. <i>natrix</i><br><i>Lavandula latifolia</i> Medicus<br><i>Ruta angustifolia</i> Pers.<br><i>Helichrysum stoechas</i> (L.) Moench |

(\*)Las características climáticas, han sido obtenidas sobre la base de 33 años de observaciones (1941-1974).

## 1) Geomorfología:

La Serra d'En Garzeràn se encuentra dentro de la comarca de la Plana Alta, situada en la provincia de Castellón. Toda la comarca de la Plana Alta se encuentra situada en una zona fallada, es decir, con gran cantidad de fallas. Los saltos de falla son en algunos puntos muy importantes. Los hay hasta de 1.000 m. llegando a ponerse en contacto el Carbonífero con el Aptiense superior (Cretácico). La dirección dominante de las fallas principales es NE-SW, influyendo decisivamente en el modelado del relieve. En efecto, se suceden grandes bloques levantados y hundidos, formando una red intrincada de pilares, que constituyen las sierras, y de fosas, en los corredores.

La Serra d'En Galzeràn, topónimo coincidente con el único pueblo de la comarca ubicado en esta sierra, que se comparte con la comarca de l'Alt Maestrat. Se encuentra en el extremo noroccidental de la Plana Alta, disponiéndose como el resto de las sierras en dirección NE-SW. Los montes más elevados sobrepasan los 1.000 m. de altitud, destacando el Saragossa (1.081 m.s.n.m.). Otros montes que destacan por sobrepasar los 900 m. de altitud, son el Coll (959 m.) y la Vila (951 m.). El Corredor perilitoral (fosa tectónica originada en la fase distensiva del final del plegamiento alpino que dio origen al Sistema Ibérico) de Vilafamés - Sant Mateu, esta limitado al oeste por la Serra d'En Galzeràn y al este por la alineación montañosa de las sierras del Desert

## 2) Litología:

### a) Era Paleozoica

Los materiales representados corresponden a los periodos Carbonífero y Pérmico. Procedentes de la orogenia herciniana que constituyen el zócalo sobre el que se han depositado los sedimentos mesozoicos. Estos materiales se encuentran presentes al este de la Serra, donde forman el suelo y el subsuelo de tierra de cultivo.

### b) Era Mesozoica

#### *Periodo Jurásico*

Se encuentra materiales del periodo Jurásico correspondiente a calizas de Malm en zonas poco elevadas de la Serra, cerca de La Torre dels Domenges y, al otro lado en los alrededores del Mas de Racó.

También se observa el tránsito del Jurásico al Cretácico (Portlandiense-Valangiense). Las calizas y las dolomías de dicho tránsito afloran en el este y el oeste de la Serra.

#### *Periodo Cretácico*

El cretácico es un periodo geológico muy representado en esta zona y que tiene un gran peso en el paisaje.

#### *Cretácico inferior*

El Cretácico inferior se inicia con las calizas y margas del Hauberviense al que sucede una capa de calizas Barrenienses.

La base del Aptiense está caracterizada por una capa de areniscas calizas que se alternan con margas. Esta capa es de unos 10 m. como máximo en la Serra y alcanza una potencia máxima de 50 m. más al sur. Sobre estas areniscas se depositan sucesivas capas de calizas, calizas margosas y margas, pudiendo aparecer dolomías en el techo Aptiense. El grosor de los depósitos Aptienses puede llegar a ser de unos 50 m. Los materiales Aptienses afloran en la zona más elevada de la Serra, incluyendo EL Saragossa.

El Albiense inferior está constituido principalmente por areniscas calizas con algunas margas y calizas, siendo el Albiense superior netamente calizo. Las calizas y margas de la base del Albiense ocupan una superficie importante en la Serra d'En Galceràn, en lugares como El Coll y El Tossal Gros.

También en el techo del Aptiense y la base del Albiense son frecuentes calizas, no acompañadas de margas. Estas calizas afloran de modo importante al sur de la Serra.

#### *Cretácico superior*

El cretácico superior es eminentemente calizo. Está representado por las calizas y margas Cenomanienses, con las que se inicia, en contacto con las areniscas albienses. Afloran en grandes extensiones en los alrededores del pueblo Serra d'En Galceràn.

### c) Era Cenozoica

#### *Terciario y Cuaternario*

El final del Cretácico superior se caracteriza por la retirada general y definitiva de las aguas y, por lo tanto, las rocas que se formarán a continuación son de origen continental. Estos materiales se encuentran próximos a terrazas fluviales, depósitos de pie de monte, abanicos aluviales...

### 3) Edafología:

Corresponde a ambientes de las sierras carbonatadas separadas por depresiones colmatadas, cubriendo casi por completo la Serra d'En Garceràn.

Comprende la mayoría de los relieves formados por calizas, dolomías y margas del Mesozoico. Se trata de una serie de sierras no muy elevadas en las que la red de drenaje encajada, ha sido colmatada en parte por los propios sedimentos. La distribución típica de los suelos en dicho ambiente es la siguiente:

**Luvisoles crómicos (terra rosa)** en las calizas masivas carbonatadas con pendientes iguales o menores a 25° - 30°. Cuando en estas situaciones afloran margas, los suelos que se desarrollan son **rendzinas xéricas**, las cuales vuelven a aparecer cuando las pendientes de las calizas superan los límites mencionados. En los cinglos y cañones donde la pendiente es muy elevada encontraremos **litosoles**.

El **luvisol crómico** es uno de los suelos más evolucionados de la comarca. Se caracteriza por la presencia de uno o más de los horizontes B argílicos situados inmediatamente debajo del horizonte A<sup>h</sup> superficial y con una saturación de bases del 50%.

Si bien la génesis de luvisoles sobre caliza es un tema en discusión, son muchos los autores que explican la formación de un horizonte B argílico por el ataque químico del  $\text{CO}_2$  que transforma el carbonato cálcico en bicarbonato soluble. Así, la eliminación de estas y otras sustancias solubles origina una acumulación de arcillas junto con óxidos de hierro y otros metales. Las rocas madre que pueden intervenir en este proceso edafogenético son las calizas y calizas dolomíticas del mesozoico, aunque también se pueden dar sobre calizas lacustres y conglomerados miocénicos. La pendiente del terreno debe ser inferior al 30 %, que determinaría la pérdida de sedimentos por arrastre. Respecto al clima, son necesarias unas condiciones de pluviométrica elevada, alternándose con una estación cálida y seca para que se produzca la argilización y la rubefacción. Las condiciones climáticas no se dan en la actualidad en el territorio por lo que se mantiene la discusión sobre si se trata de paleosuelos o si bastaría con la hidrólisis y lavado que puede producirse en los años de mayor humedad.

Las **rendzinas** son suelos forestales con un horizonte A, que contiene el 40% o más de Carbonato cálcico, o que está de inmediato sobre el material calcáreo, y cuyo espesor es menor de 50 cm. Tienen una importante incorporación de materia orgánica pero que poseen un bajo grado de evolución. Este tipo de suelos se desarrolla sobre materiales calizos o dolomíticos consolidados del Secundario o Terciario, sobre materiales margosos o margo-arcillosos de la misma época y sobre coluvios calizos de ladera. La topografía de este tipo de suelos es muy homogénea, situándose en los primeros dos tercios de la ladera, por lo que las pendientes son moderadas o altas. Esta es la razón de que los procesos erosivos son patentes en algunos de estos suelos. El clima influye sobre todo en el grado de lavado de carbonatos, tendiendo a descalcificarse los de las zonas de mayor precipitación. La influencia de la vegetación se manifiesta en la cantidad y la calidad de los aportes de materia orgánica. Su grado de humificación varía sobre todo en función del contenido de carbonatos y la relación C/N de los materiales orgánicos aportados, así como del efecto de los incendios.

Los **litosoles** son suelos incipientes sobre material geológico consolidado y coherente. Poseen como máximo 10 cm. de espesor y representan el primer paso evolutivo hacia los suelos desarrollados. No obstante, la presencia de litosoles en la comarca es causa, con frecuencia, de la actuación de fuertes procesos de denudación que han afectado a una gran parte del suelo, aflorando la roca y obligando a un nuevo inicio del proceso de adafización. Se presentan en zonas de pendientes muy altas (más del 45%) donde los procesos morfogenéticos dominan por completo sobre los edafogenéticos. Los encontraremos, por tanto, en cañones, barrancos, paredones y cinglos. También aparecen asociados a luvisoles en planicies kársticas. Su evolución está muy limitada por la exportación de materiales ladera abajo y las zonas de elevada pendiente y poca vegetación, pero cuando la pendiente es menor y la cobertura vegetal se hace importante puede evolucionar hacia Rendzinas. En zonas más o menos llanas de roca caliza o dolomítica su evolución teórica es hacia luvisoles, pero en las condiciones climáticas actuales no está claro que pueda culminarse dicha evolución (García-Fayos, 1987)

En las áreas de colmatación y sedimentación se desarrollan **regosoles calcáreos** y **cambisoles crómicos y cálcicos**. Los regosoles son suelos poco evolucionados, originados a partir de materiales geológicos no consolidados, exceptuando los depósitos aluviales

recientes. Tienen muy poca diferenciación morfológica, alcanzando el máximo con la presencia de un horizonte superficial ócrico. Debido a ello, sus propiedades físicas y químicas son heredadas prácticamente de las del material originario, siendo irrelevante la intervención del resto de los factores edafogenéticos. Así, la diferenciación en tipos de regosoles se hace a partir de los materiales geológicos. En el caso de los regosoles calcáreos, material geológico de origen comprende todas las litologías no consolidadas (margas, arcillas y limos) desde el Mesozoico hasta el Cuaternario, exceptuando las propias de los fluvisoles y las argilitas y areniscas del Buntsandstein y del Keuper, siendo más frecuentes a partir de los materiales miocénicos. Estos regosoles son calcáreos entre los 20 y 50 cm. de profundidad por lo menos.

Estos suelos en el caso de que cese la acción antrópica en las zonas agrícolas o se detengan los procesos erosivos en las zonas forestales, pueden evolucionar hacia cambisoles, y por aumento de la edafización se desarrollan **cambisoles cálcicos**. Los cambisoles son suelos bastante evolucionados en los que la edafogénesis se aprecia bien, tanto morfológicamente como analíticamente. Se caracterizan por la presencia de un horizonte A ócrico superficial y un horizonte B cámbico. En los cambisoles cálcicos el horizonte B es cálcico y se ha formado por la acumulación secundaria de carbonato cálcico. Son suelos de gran permeabilidad, muy ricos en carbonatos solubles, sobre todo el carbonato cálcico que da origen a costras dentro del perfil del suelo. Son suelos muy pedregosos, sobre todo en superficie, cuando la erosión superficial es elevada. Debido a la ausencia de limitaciones, excepto por la presencia de costras que impiden el desarrollo radicular en profundidad, son áreas tradicionalmente dedicadas a la agricultura de secano. Por ello su flora es casi exclusiva de hábito ruderal o arvense.

Respecto a la **flora**, la única originalidad que puede encontrarse en los **Luvisoles crómicos**, en los cuales el grado de descarbonatación es comparable a algunos de los suelos más básicos de los suelos de materiales silíceos, por lo que pueden aparecer taxones típicos de aquellos como el *Cistus monspeliensis* o *Cistus salvifolius*.

La **flora** asociada a las **Rendzinas, Regosoles y Cambisoles** es la propia del fondo común de especies calcícolas. Entre las más características se encuentran: *Rosmarinus officinalis*, *Thymus vulgaris*, *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pistacia lentiscus*, *Ulex parviflorus*, *Rhamnus alaternus*, *Rhamnus lyciodes*, *Viburnum tinus*, *Lonicera implexa*, *Smilax aspera*, *Erica multiflora*, *Daphe gnidium*, *Genista scorpius*, *Thymelaea tinctoria*, *Cistus clusii*, *Globularia alypum*, etc.

En la parcela de validación se han repetido prácticamente todo el trabajo de campo que se ha realizado en la parcela de experimentación.

#### 5.3.1.2.- Criterios matemáticos de validación

Los criterios de validación que se han establecido han sido dos:

- a) Gráficamente: utilizando un análisis comparativo de las siluetas gráficas de las series de valores observados y calculados.

b) Analíticamente: utilizando una variante de la norma clásica de convergencia (Martínez & Requena, 1986), a través de la siguiente expresión:

$$CV = \left| \frac{\bar{X}^o - \bar{X}^c}{\bar{X}^o} \right| \cdot 100 \leq \varepsilon$$

Siendo: CV el criterio de validación,  $\bar{X}^o$  la media aritmética de los valores observados de la variable X,  $\bar{X}^c$  la media aritmética de los valores calculados de la variable X por medio del modelo, y  $\varepsilon$  un valor absoluto arbitrario predeterminado. Si se verifica esta regla, el modelo se considera validado. Es el mismo criterio de validación utilizado en el modelo MARIOLA (Usó-Domènech et al., 1995).

### 5.3.1.3.- Normas de validación para el modelo ARGILAGA

Consideraremos como variables de salida, es decir, aquellas que deben ser validadas o contrastadas, las variables de estado de cada uno de los submodelos. Se han elegido 5 ejemplares de la planta con diferentes tamaños y por lo tanto, con diferentes biomazas. La validación se ha realizado durante 10 semanas. El valor de  $\varepsilon$  se considera del 15%.

### 5.3.2.- Validación del submodelo BIOARGILAGA

Las variables de salida del submodelo BIOARGILAGA son: BT, BFL, BFRUT y BLIT.

#### a) Biomasa total BT

Los gráficos de comparación se observarán en las figuras: 5.4, 5.5, 5.6, 5.7 y 5.8.

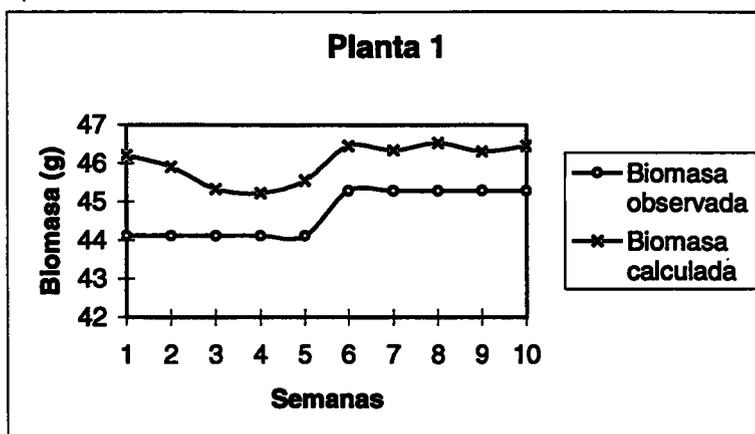


Figura 5.4

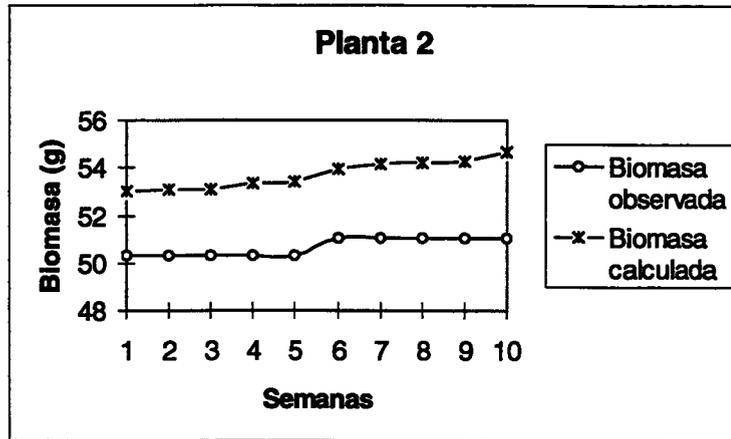


Figura 5.5

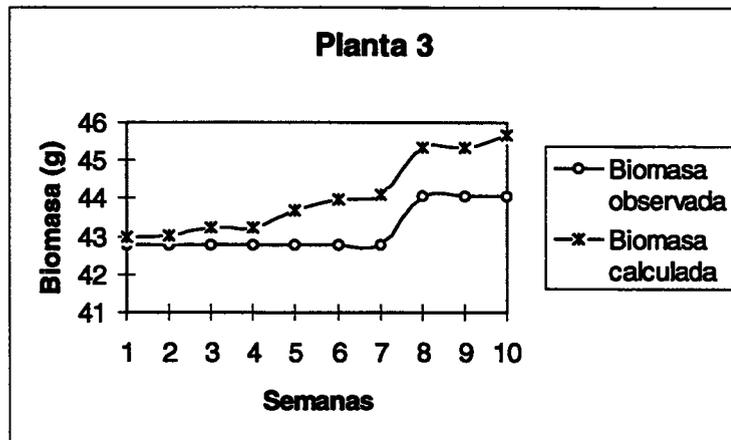


Figura 5.6

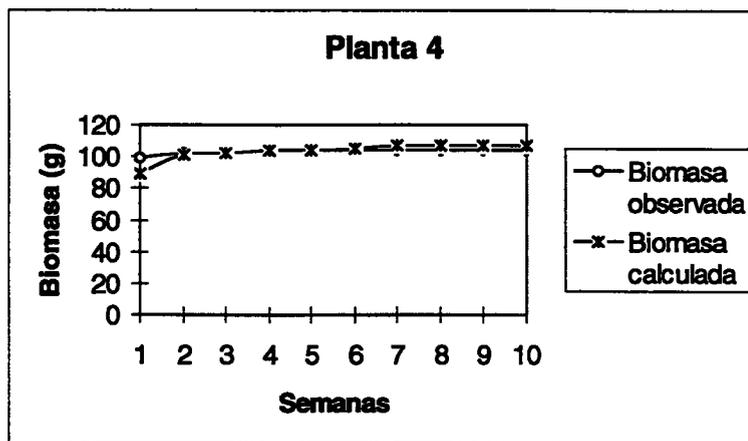


Figura 5.7

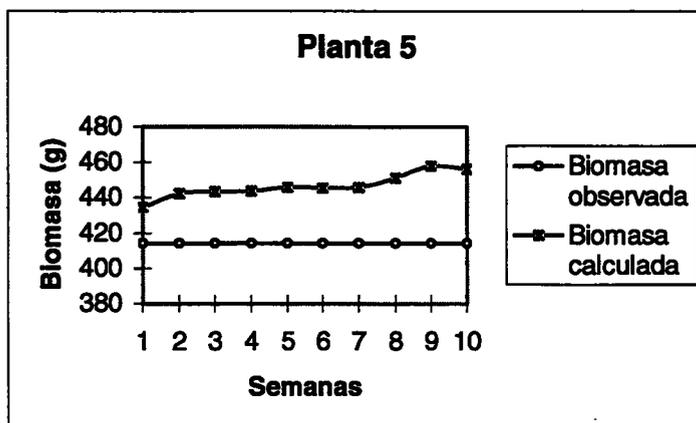


Figura 5.8

Los criterios de validación son los siguientes:

CV (planta 1) = 2.98

CV (planta 2) = 6

CV (planta 3) = 2.12

CV (planta 4) = 0.24

CV (planta 5) = 7.81

**b) Biomasa floral BFL**

Los gráficos de comparación vienen dados en las figuras: 5.9, 5.10, 5.11, 5.12, 5.13.

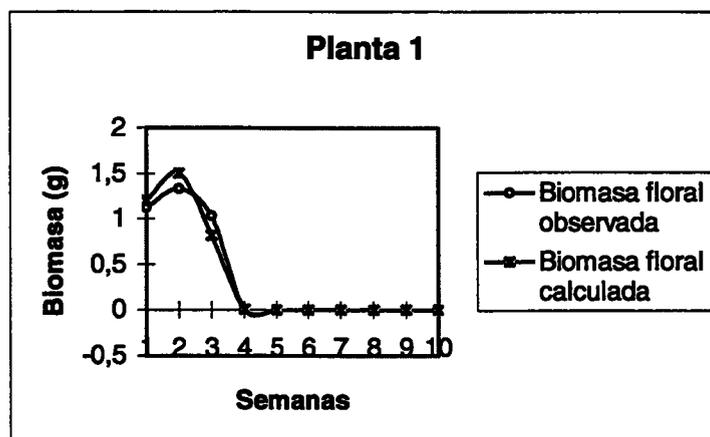


Figura 5.9

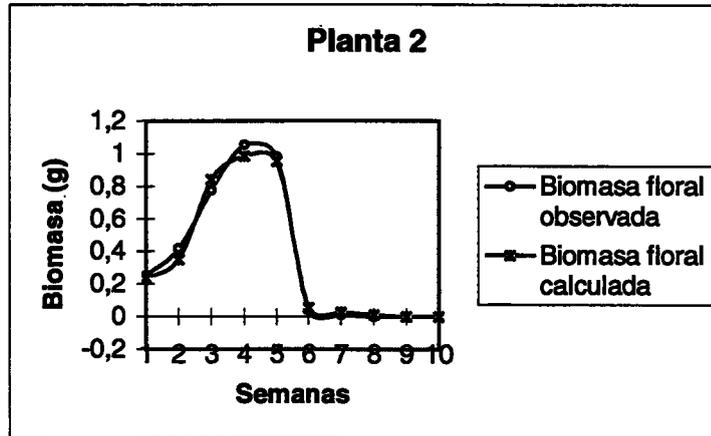


Figura 5.10

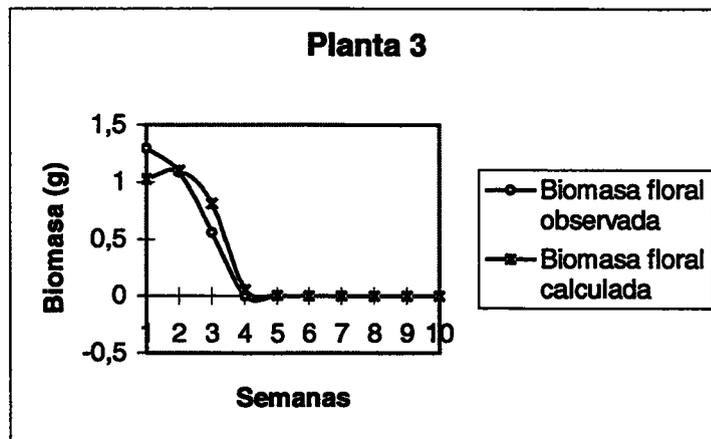


Figura 5.11

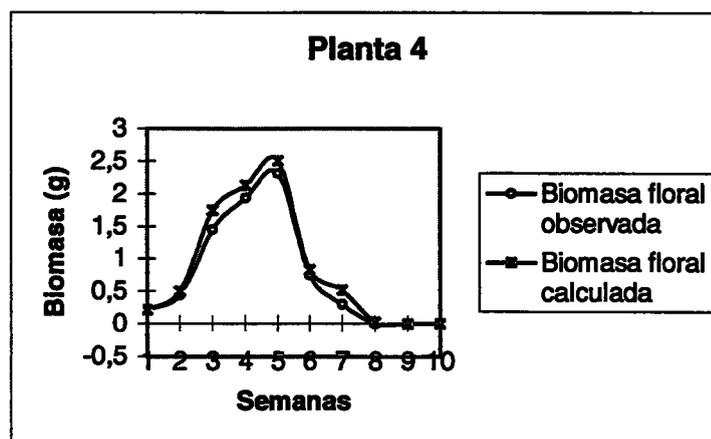


Figura 5.12

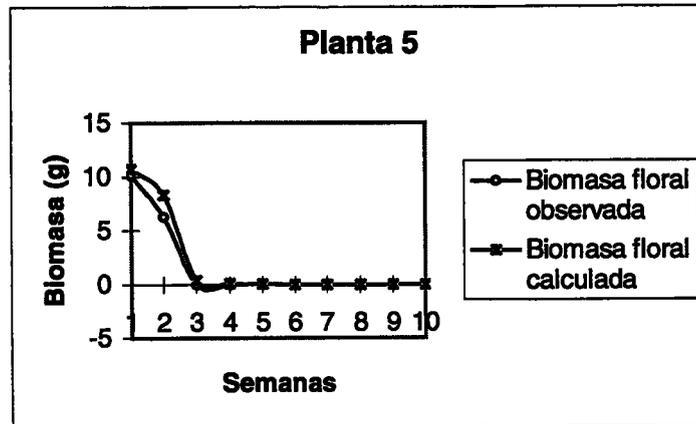


Figura 5.13

Los criterios de validación son los siguientes:

- CV (planta 1) = 0.89
- CV (planta 2) = 2.14
- CV (planta 3) = 1.94
- CV (planta 4) = 14.48
- CV (planta 5) = 18.90

Observaremos que la planta 5 es la única que no obedece los criterios de validación establecidos. A pesar de todo, los resultados pueden ser considerados como buenos, debido a que si observamos las gráficas, de esta última planta (figura 5.13) las líneas son prácticamente paralelas, es decir, el comportamiento es similar entre lo observado y lo calculado.

**c) Biomasa frutal BFRUT**

Los gráficos de comparación vienen dados en las figuras: 5.14, 5.15, 5.16, 5.17, 5.18.

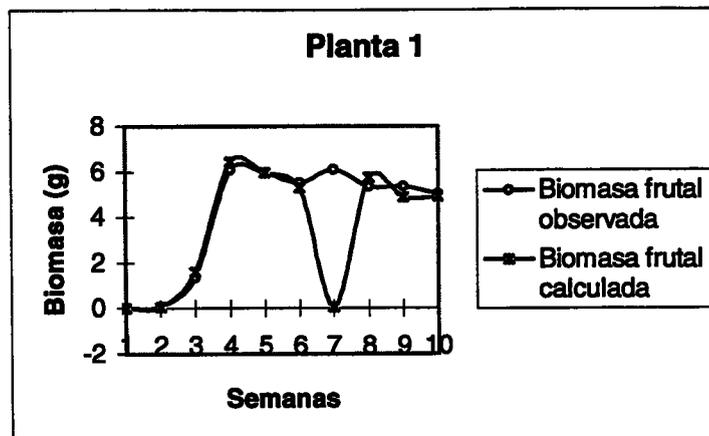


Figura 5.14

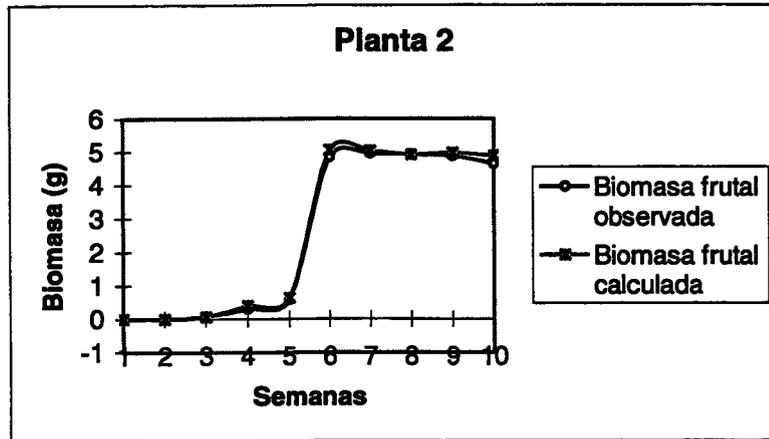


Figura 5.15

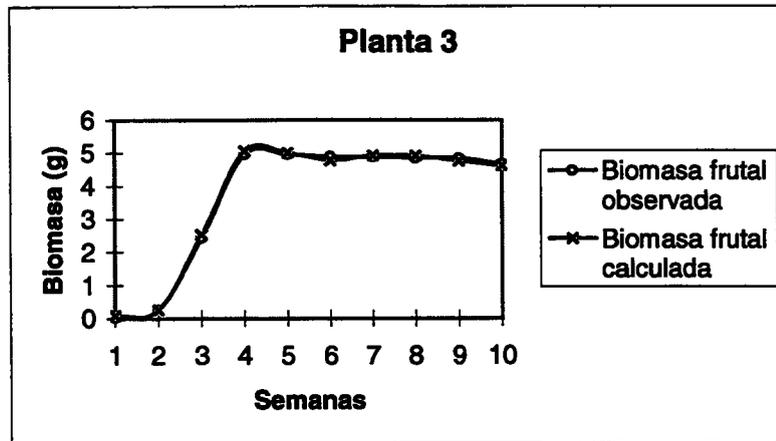


Figura 5.16

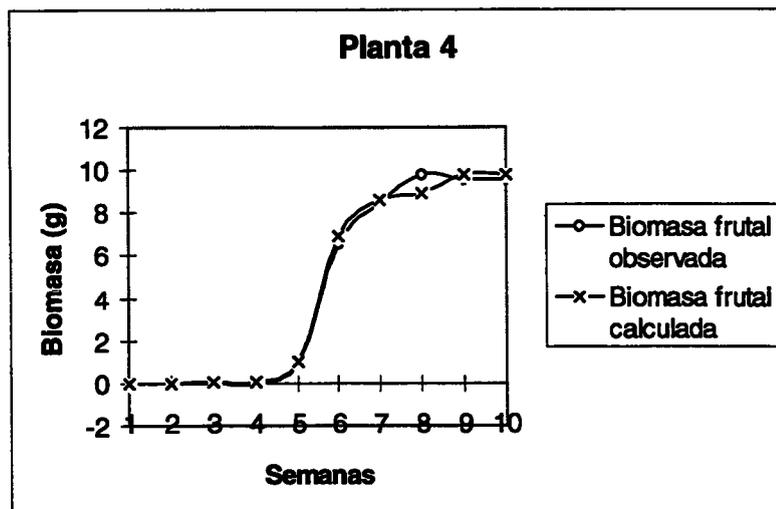


Figura 5.17

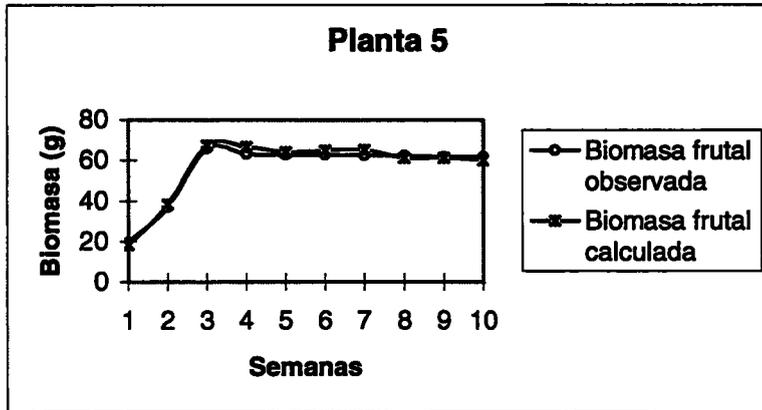


Figura 5.18

Los criterios de validación son los siguientes:

- CV (planta 1) = 14.45
- CV (planta 2) = 2.91
- CV (planta 3) = 0.49
- CV (planta 4) = 0.86
- CV (planta 5) = 1.49

**d) Biomasa acumulada en el suelo BLIT**

Los gráficos de comparación vienen dados en las figuras: 5.19, 5.20, 5.21, 5.22, 5.23.

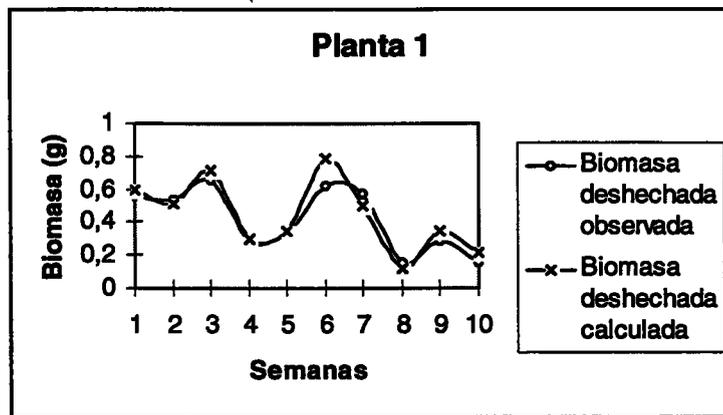


Figura 5.19

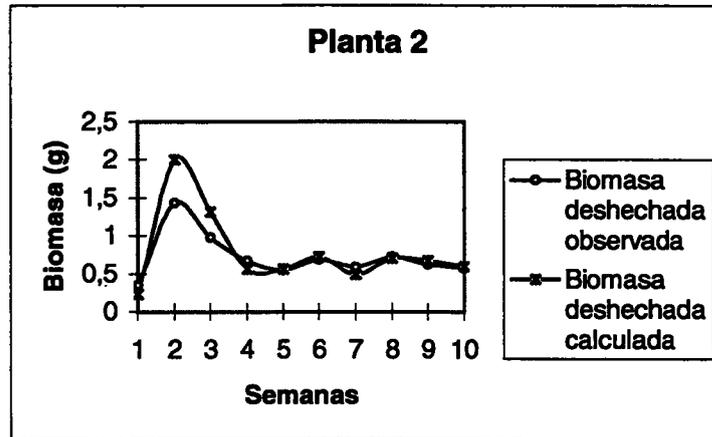


Figura 5.20

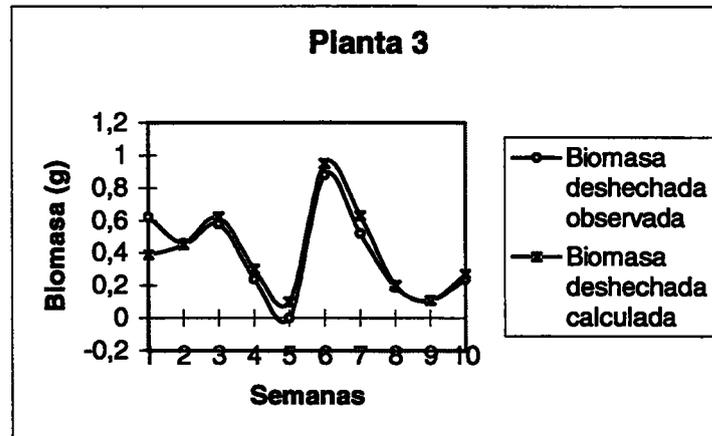


Figura 5.21

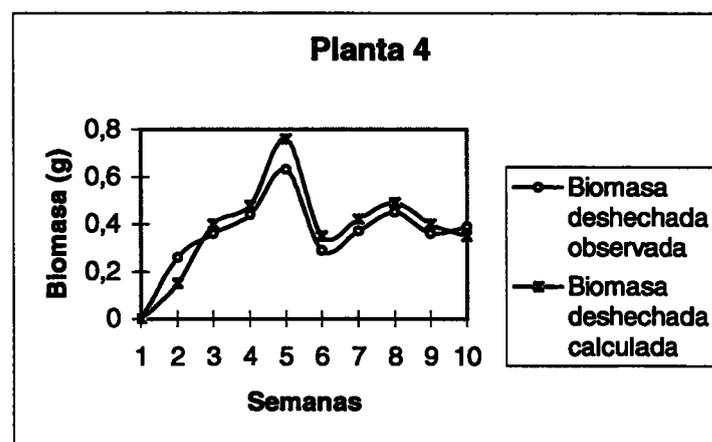


Figura 5.22

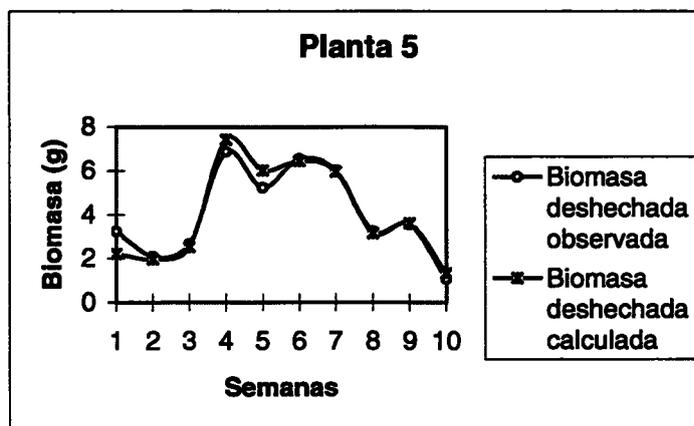


Figura 5.23

Los criterios de validación son los siguientes:

CV (planta 1) = 5.74

CV (planta 2) = 9.28

CV (planta 3) = 4.68

CV (planta 4) = 7.04

CV (planta 5) = 0.37

### 5.3.3.- Validación del submodelo POBLARGILAGA

Las variables de salida del submodelo POBLARGILAGA son: PGEM, PFLOR y PFRUT. Validaremos únicamente estas dos últimas

#### a) Población de flores PFLOR

Los gráficos de comparación vienen dados en las figuras: 5.24, 5.25, 5.26, 5.27, 5.28.

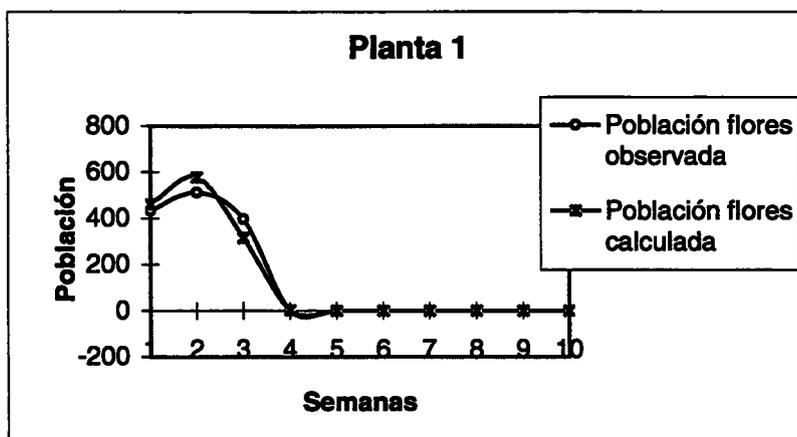


Figura 5.24

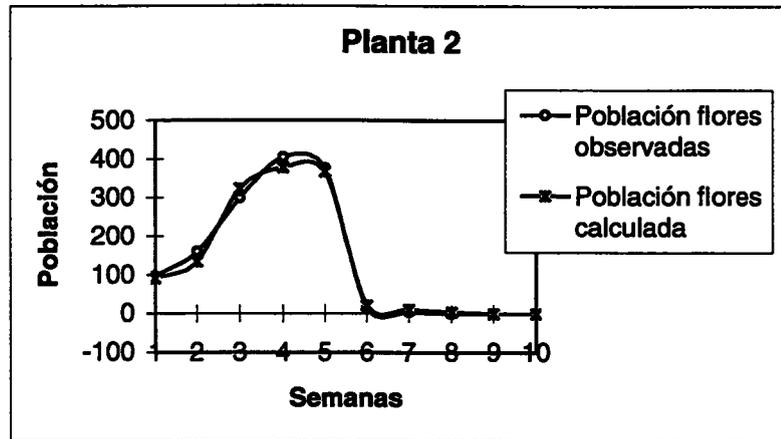


Figura 5.25

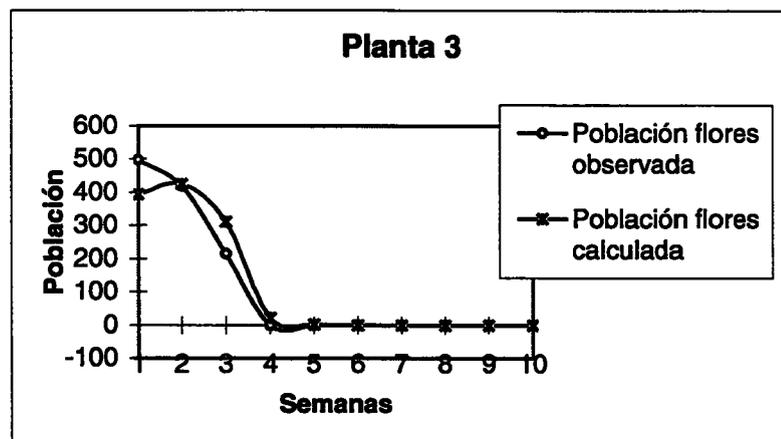


Figura 5.26

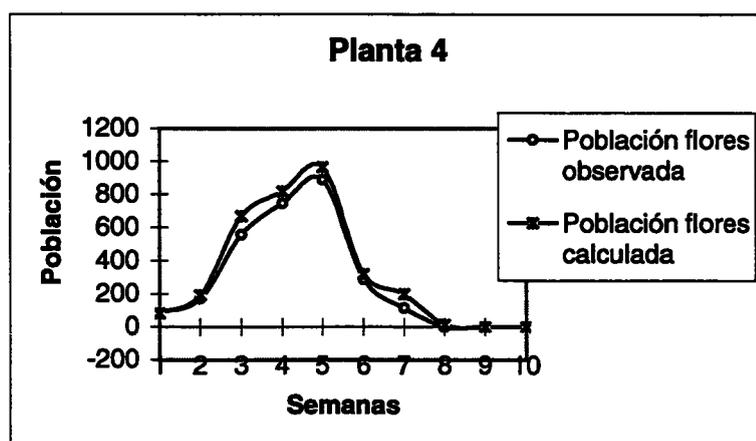


Figura 5.27

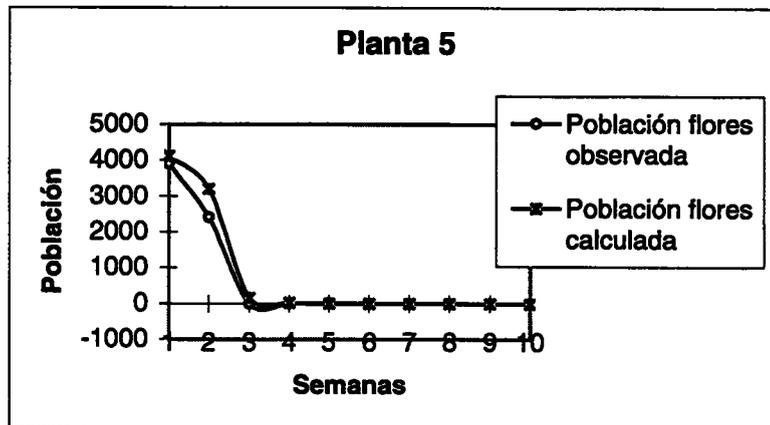


Figura 5.28

Los criterios de validación son los siguientes:

CV (planta 1) = 0.89

CV (planta 2) = 2.14

CV (planta 3) = 1.94

CV (planta 4) = 14.48

CV (planta 5) = 18.90

**b) Población de frutos PFRUT**

Los gráficos de comparación vienen dados en las figuras: 5.29, 5.30, 5.31, 5.32, 5.33.

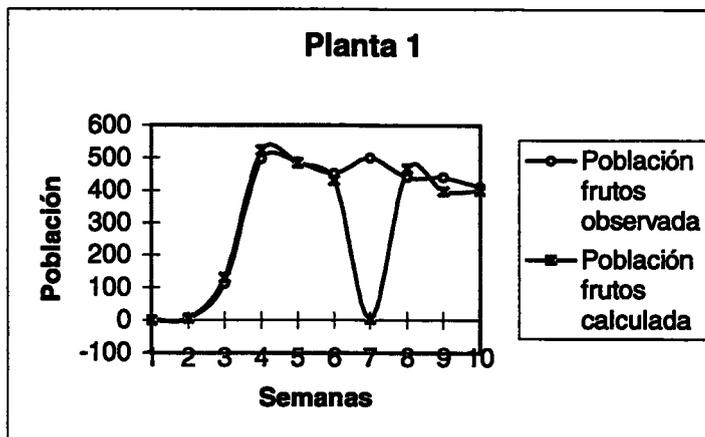


Figura 5.29

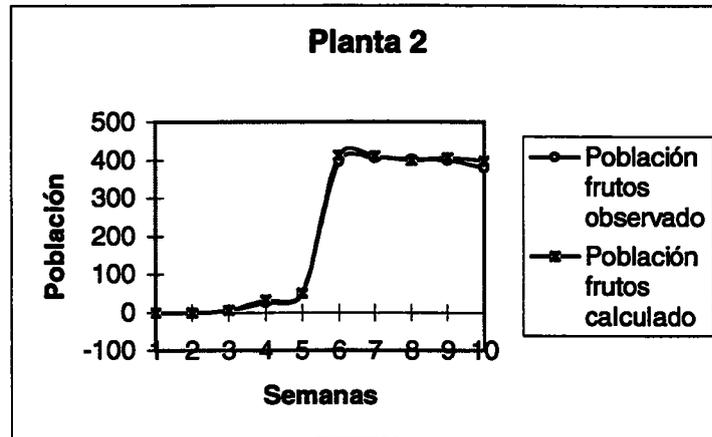


Figura 5.30

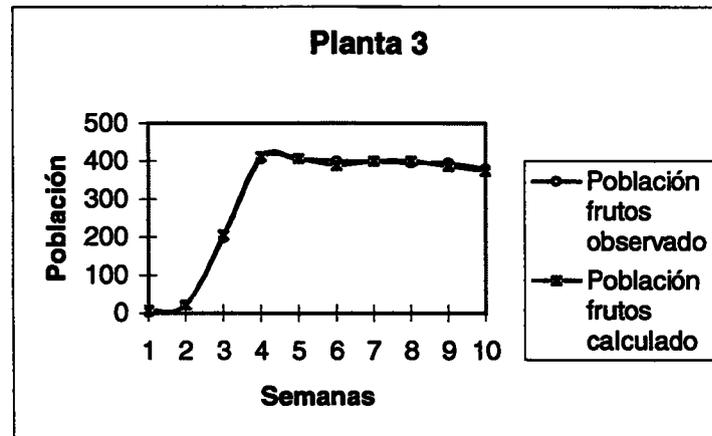


Figura 5.31

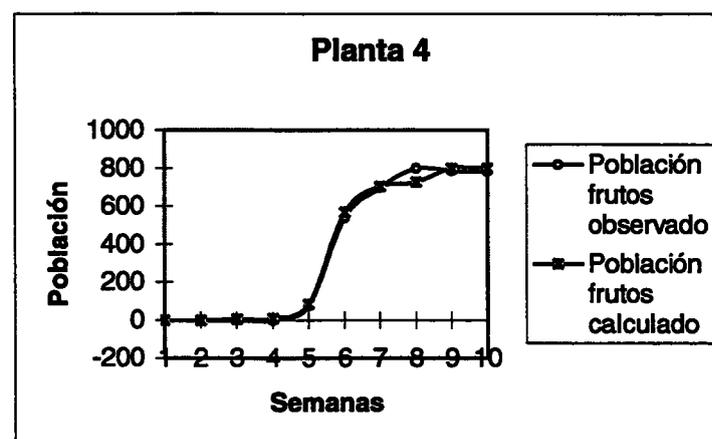


Figura 5.32

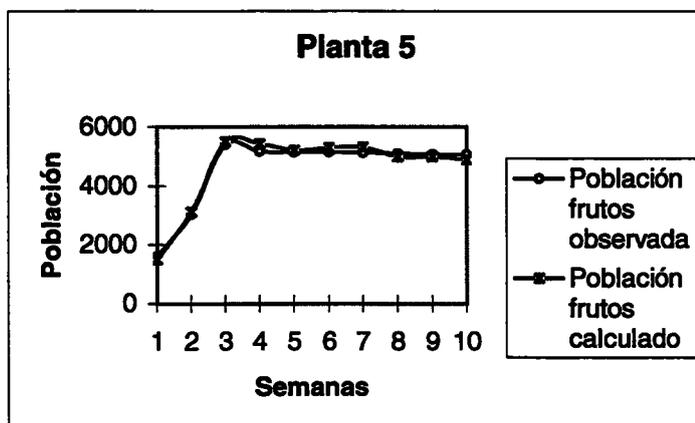


Figura 5.33

Los criterios de validación son los siguientes:

CV (planta 1) = 14.8

CV (planta 2) = 2.47

CV (planta 3) = 0.07

CV (planta 4) = 3.13

CV (planta 5) = 1.57

#### 5.3.4.- Validación del submodelo de población.

No se ha podido validar este submodelo debido a la no disposición de datos, ya que se hubiese tenido que experimentar durante un año más.

En resumen, podemos decir que el grado de ajuste es alto. Podemos considerar, por lo tanto, el modelo como validado.

#### 5.4.- SIMULACIÓN EN CONDICIONES DE DESERTIFICACIÓN

El término desertificación fue primeramente definido por Aubreville (Molina & Sanroque, 1996) como la reducción de la vegetación, descendiendo la productividad de la tierra por debajo de su potencial primitivo. El término desertificación ha sido utilizado con muy diferentes significados (Le Houérou, 1990). En el mismo sentido que el autor anterior, Dregne (1978) incluye el hombre como agente de desertificación. De acuerdo con este autor, la desertificación puede ser medida por medio del decrecimiento en la productividad vegetal, alteraciones negativas de la biomasa y diversidad de la flora, alteraciones en las poblaciones microbianas y la fauna, aceleración de la degradación del suelo y riesgos para la ocupación humana del territorio.

Italia y España son los países que tienen afectadas más grandes zonas de territorio de toda la Unión Europea. Ello es debido generalmente a los fuegos forestales. Concretamente en España, en el sector mediterráneo, en donde la Comunidad Valenciana ocupa un lugar importante, los fuegos incontrolados han producido efectos ecológicos

devastadores y grandes pérdidas materiales. La superficie quemada durante el periodo 1980-1990 fue de 1.867 ha/año. Sin embargo, el año 1991 fue especialmente nefasto, ya que el área quemada fue cercana a 30000 ha.

En el Mediterráneo, existen dos factores naturales que son los principales causantes de los incendios forestales: el clima y la vegetación. El clima mediterráneo tiene fuertes contrastes estacionales y una gran variabilidad a través de los años. Las precipitaciones se concentran generalmente en Otoño, muchas veces en unos pocos episodios altamente erosivos, y también en Primavera. El resto del año es seco. Un verano largo, caluroso y extremadamente seco convierte al suelo y a la vegetación en material sin humedad. Estas características son las condiciones favorables para la producción de incendios. Como resultado de estos procesos climáticos, la vegetación presenta determinadas características, tales como hojas esclerólicas, resinas y aceites esenciales, acumulación de biomasa muerta en el suelo, etc. Todo ello aumenta extraordinariamente la inflamabilidad del territorio.

Estas condiciones climáticas aún pueden endurecerse más si cabe debido al cambio climático global. Un aumento de las temperaturas medias en varios grados, una disminución de la humedad ambiental y un cambio de la dirección de los vientos, provocarán la aceleración de los procesos anteriormente descritos con un aumento de los incendios forestales. La pérdida de la biomasa acarrea como consecuencia y por medio de un proceso de retroalimentación, más aumento de temperatura, más disminución de la humedad, etc., en un ciclo infernal, que acaba lógicamente convirtiendo en un apéndice del Sahara lo que antes eran ricas tierras de labor y ecosistemas mediterráneos de montaña.

Es con este presupuesto, como se ha establecido la simulación en el modelo ARGILAGA. Para ello estableceremos, durante un periodo de 24 semanas las siguientes condiciones:

- a) Temperaturas atmosféricas anormalmente altas (un aumento medio de 2-3°C).
- b) Humedad ambiental anormalmente baja (Un máximo de 60% y un mínimo de 20%).
- c) Pluviometría casi inexistente.
- d) La velocidad del viento no cambia.
- e) Las direcciones del viento cambian mayoritariamente a los 180° y 270°.
- f) La radiación solar se considera constante.

Escogeremos como variables de salida las siguientes: Biomasa total (BT), población de flores (PFLOR) y población de frutos (PFRUT). Se han escogido estas tres variables y no otras, debido a ser consideradas como variables-objetivo del modelo, es decir, el estudio del comportamiento de la planta bajo condiciones de cambio climático con tendencia a desertificación. Aunque se han simulado con diferentes plantas con distinto tamaño, incluiremos aquí tres ejemplares que consideraremos significativos.

No se ha simulado el modelo de población. Y se ha hecho conscientemente, debido a que el nacimiento de la planta puede depender de la población de hormigas, que son las principales dispersoras secundarias. No sabemos como puede afectar estas condiciones

climáticas a dicha especie animal. Por ello, simular lo que podría pasar en la población del *Ulex parviflorus* en las condiciones de desertificación no pasaría de ser una mera elucubración. El estudio del modelo ampliado con tasa de germinación dependiente de la población de hormigas es motivo de otro estudio.

Es difícil precisar la fiabilidad de las predicciones realizadas sobre las biomases totales, y las poblaciones de flores y frutos. Sin embargo, se puede también ejercer el derecho de la duda. La polinización de las flores depende mayoritariamente de la presencia de abejas. Tampoco se puede saber como afectaría a las condiciones de vida de esta especie, el cambio climático, y por lo tanto a la polinización y producción de frutos.

Cómo sea, los resultados obtenidos parecen lógicos y más comparándolos con los obtenidos por el modelo MARIOLA (Usó-Domènech et al., 1995) al simular en varias especies arbustivas mediterráneas con las mismas condiciones establecidas para el modelo ARGILAGA.

### 1) Simulación de la biomasa total (BT)

El comportamiento de la biomasa total viene especificado en las figuras: 5.34, 5.35 y 5.36.

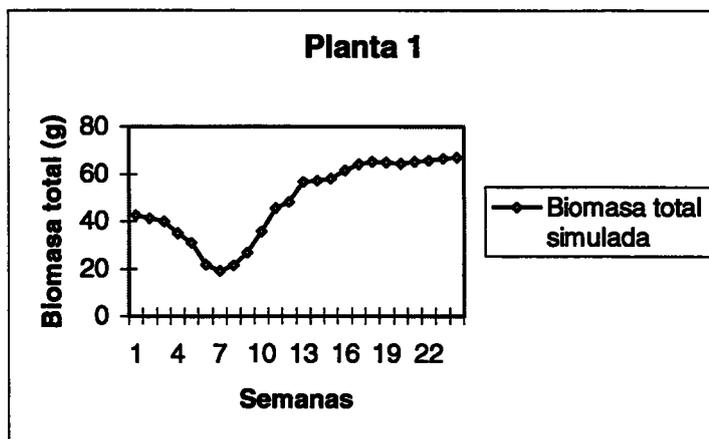


Figura 5.34

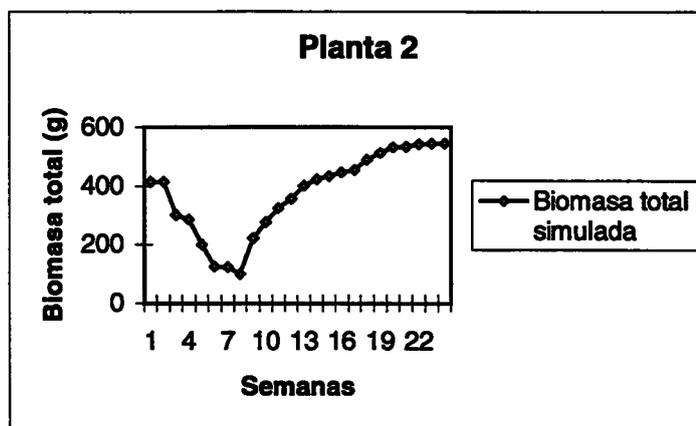


Figura 5.35

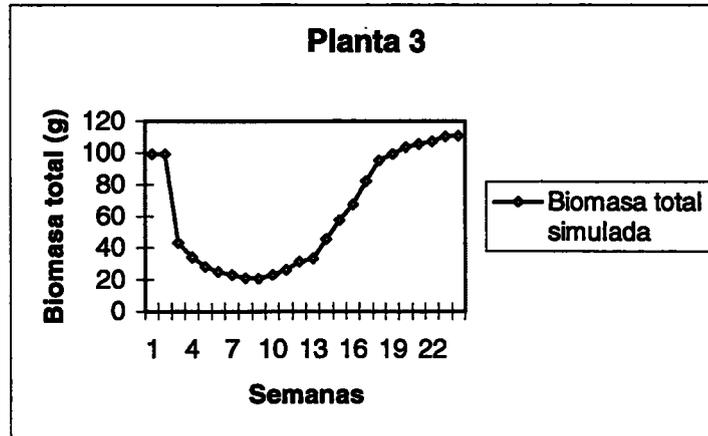


Figura 5.36

Observaremos un brusco descenso de la biomasa entre el mes 1 y el mes 9. A partir de este mes, empieza a aumentar la biomasa, alcanzando el nivel primitivo sobre el mes 13, y a partir de éste, aumenta hasta superar la biomasa inicial. En la planta 3, la igualación se produce en el mes 17. La posible explicación a este hecho es una pérdida de la biomasa verde (espinas) ante condiciones adversas y un aumento de la biomasa leñosa (tronco y ramas) como respuesta del vegetal ante la disminución de humedad, procedente sobre todo de la falta de lluvias y del giro del viento a situación de vientos del Sur y de Poniente. Un hecho similar se observó en la simulación realizada para el *Cistus albidus* con el modelo MARIOLA (Usó-Domènech et al., 1995), con la diferencia que allí las plantas de más pequeño tamaño morían, cosa que aquí no sucede. Posiblemente la condición de planta colonizadora después de un incendio, y su característica de pirófito, sean una posible explicación del fenómeno.

## 2) Simulación de la población de flores (PFLOR)

El comportamiento de la población de flores viene especificado en las figuras: 5.37, 5.38 y 5.39.

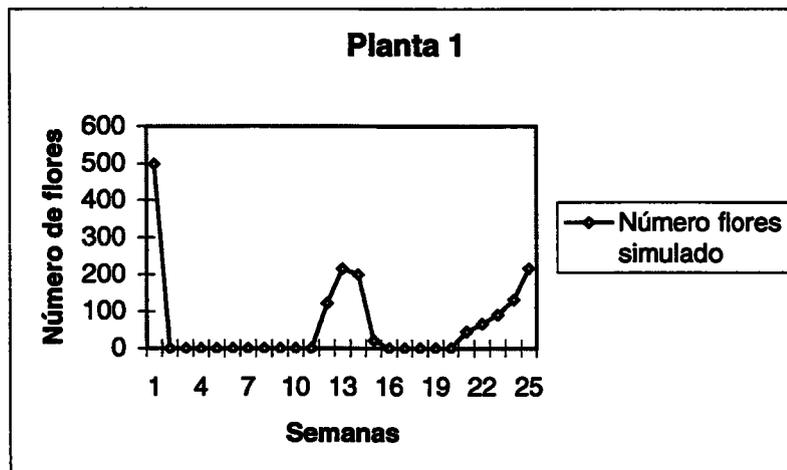


Figura 5.37

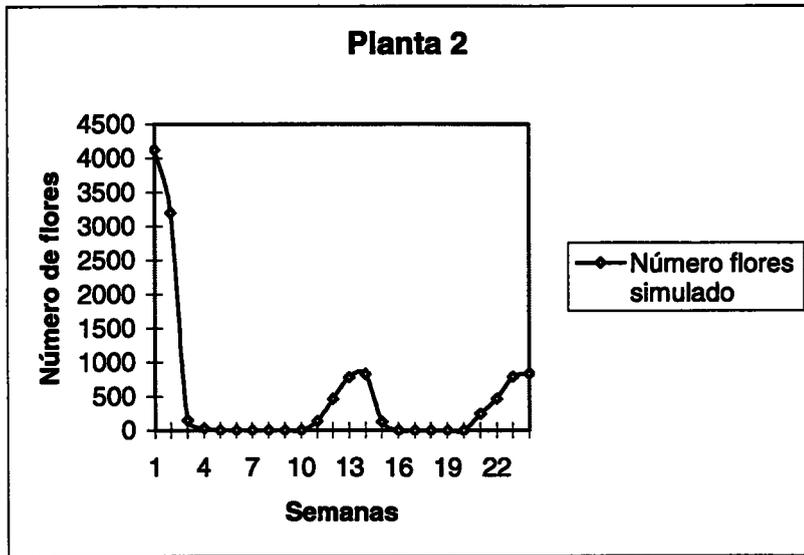


Figura 5.38

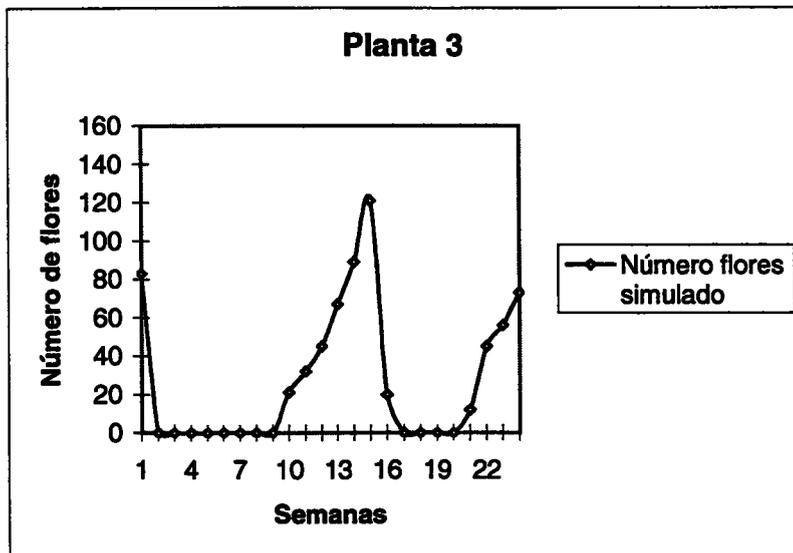


Figura 5.39

### 3) Simulación de la población de frutos (PFRUT)

El comportamiento de la población de flores viene especificado en las figuras: 5.40, 5.41 y 5.42.

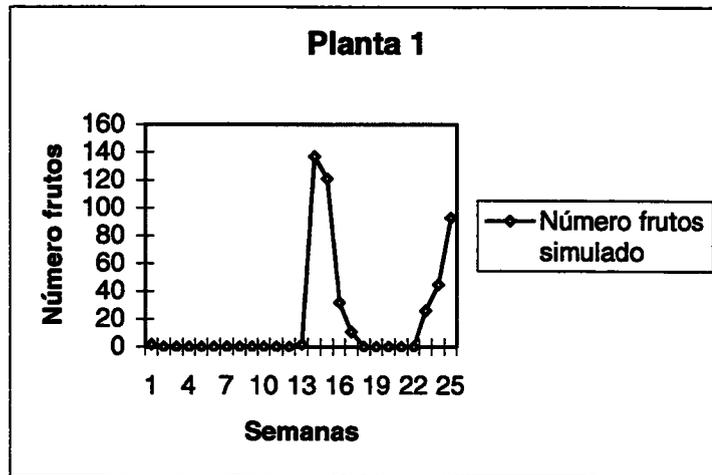


Figura 5.40

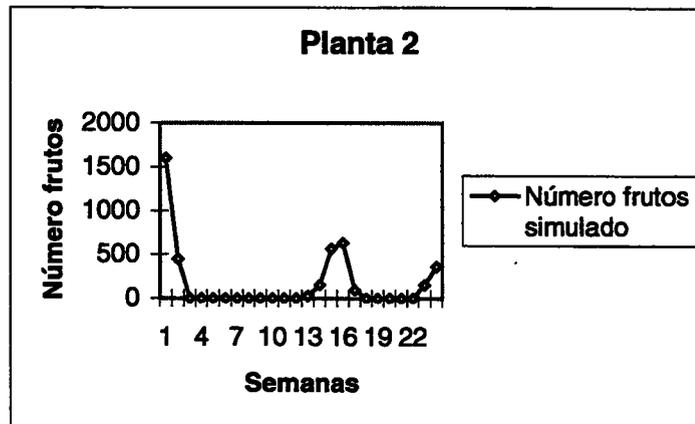


Figura 5.41

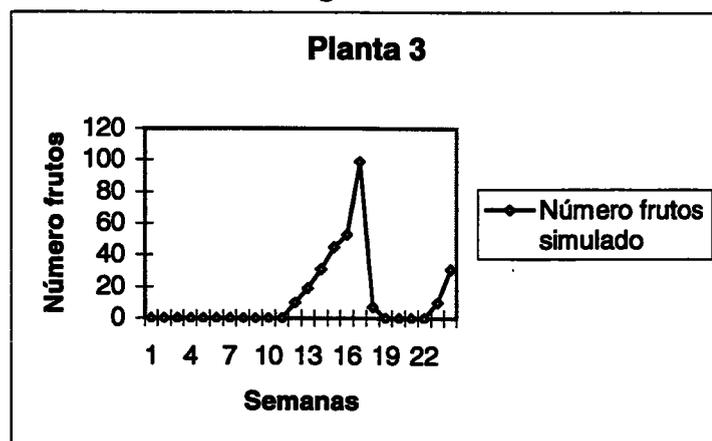


Figura 5.42

Observaremos, tanto en la simulación de la población floral como en la frutal, una caída brusca de elementos reproductivos en la segunda semana. Sin embargo, a partir de la semana 12 empieza una recuperación que alcanza su punto máximo en las semanas 16 a

18. Se producen dos periodos sucesivos de floración y fructificación. Sin embargo, el número de elementos reproductivos no alcanza el nivel existente en condiciones normales.

### **5.5.- CONCLUSIONES**

El modelo ARGILAGA ha permitido, en aquellos submodelos validados, calcular con bastante fiabilidad toda una serie de variables que determinan el comportamiento de una planta pirófito mediterránea.

El modelo permite, no solamente seguir la evolución del comportamiento a nivel de ecosistema, sino que se puede utilizar en el seguimiento del comportamiento de cada individuo en condiciones naturales.

Sin embargo, el modelo no es completo. Para que este completo, se tendría que extender el modelo a todas las especies significativas del ecosistema en estudio. Ello significa tres cosas: personal especializado, tiempo y dinero. Hay que reconocer que no se dispone de ninguna de las tres cosas. Sin embargo se puede esbozar un plan de trabajo, que consistiría en los siguiente pasos:

- 1) Reconocimiento y clasificación de todas las especies vegetales que componen el ecosistema en estudio.
- 2) Reconocimiento y clasificación de todas las especies animales que interaccionan con los productores primarios.
- 3) Obtención de las ecuaciones de biomasa de cada una de las especies vegetales.
- 4) Experimentación de campo de las principales variables que componen el modelo.
- 5) Toma de muestras y análisis del suelo en diferentes niveles de 50 cm de profundidad. En dichos análisis químicos se obtendrían los factores limitantes más importantes, es decir, el nitrógeno, potasio, fósforo, magnesio y en aquellos terrenos que no tuvieran substrato calizo, el calcio.
- 6) Medición de otros parámetros edafológicos tales como pH, capacidad de campo, intercambio iónico, volumen de los poros, etc.
- 7) Estimación de la población animal por medio de métodos estadísticos.
- 8) Estudio de las plagas y enfermedades que afectan a las especies vegetales y el cálculo de la biomasa afectada por la plaga y/o enfermedad.

Solamente llevando a cabo este ambicioso plan de experimentación con un equipo humano adecuado y con material idóneo, podría el modelo MEDEA (ARGILAGA) desarrollar la totalidad de sus capacidades. Sin embargo, en aquellos submodelos en los que hemos experimentado, calibrado y simulado, creo haber demostrado satisfactoriamente que ARGILAGA es un buen modelo.

## 5.6.- BIBLIOGRAFÍA

- Daget, J. (1979). *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson. Paris, New York, Barcelona, Milan.
- Dregne, H.E. (1978). *Desertification: Man's abuse of the land*. Journal of Soil and Water Conservation, 33: 11-14.
- García-Fayos, P. (1987). *Aplicación de la cartografía básica (escala 1:25.000) a la comarca de la Olla de Buñol*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia.
- Jorgensen, S.E. (1988). *Fundamentals of Ecological Modelling*. Development in Environmental Modelling, 9. Elsevier. Amsterdam, Oxford, New York, Tokio.
- Le Houérou, H.N. (1990). *Ecological guidelines to control land degradation in European Mediterranean countries*. In: Strategies to combat desertification in Mediterranean Europe (J.L. Rubio and R.J. Rickson Eds.). Commission of the European Communities. Brussels. 331-360.
- Marcus, S., Nicoalu, E. & Stati, S. (1978). *Introducción a la lingüística matemática*. Editorial Teide. Barcelona.
- Martínez, S. & Requena, A. (1986). *Dinámica de Sistemas. I. Simulación por ordenador*. El libro de Bolsillo. Alianza Editorial. Madrid.
- Molina, M.J. & Sanroque, P. (1996). *Impact of Forest Fires on Desertification Proceses: A Review in Relation to Soil Erodibility*. In: Soil Degradation and Desertification in Mediterranean Environments. Geofoma Ediciones. Logroño. 145-163.
- Sastre-Vazquez, P., Usó-Domènech, J.L., Villacampa, Y., Mateu, J. & Salvador, P. (1999). *Statistical Linguistic Laws in Ecological Models*. Cybernetics and Systems, 30(8): 697-724.
- Sastre-Vazquez, P., Usó-Domènech, J.L. & Mateu, J. (2000). *Adaptation of linguistics laws to ecological models*. Kybernetes, 29 (9/10): 1306-1323.
- Usó-Domènech, J.L., Villacampa, Y., Stübing, G., Karjalainen, T. & Ramo, M.P. (1995). *MARIOLA: a model for calculating the response of mediterranean bush ecosystem to climatic variations*. Ecological Modelling, 80: 113-129.
- Usó-Domènech, J.L., Villacampa, Y., Mateu, J. & Sastre-Vazquez, P. (2000b). *Uncertainty and Complementary Principles in Ecological Models*. Cybernetics and Systems, 31(2): 137-160.
- Usó-Domènech, J.L. & Villacampa, Y. (2001). *Semantics of Ccomplex Structural Systems: Presentation and Representation. A synchronic vision of language L(MT)*. Int. Journal of General Systems, 30(4): 479-501.

Usó-Domènech, J.L., Sastre-Vazquez, P. & Mateu, J. (2001). *Syntax and First Entropic Approximation of L(MT): A Language for Ecological Modelling*. *Kybernetes*, 30(9/10): 1304-1318.

Villacampa, Y. & Usó-Domènech, J.L. (1999). *Mathematical Models of Complex Structural systems. A Linguistic Vision*. *Int. Journal of General Systems*, 28(1): 37-52.

Villacampa, Y., Usó-Domènech, J.L., Mateu, J. Vives, F. & Sastre, P. (1999a). *Generative and Recognoscitive Grammars in Ecological Models*. *Ecological Modelling*, 117: 315-332.

Villacampa-Esteve, Y., Usó-Domènech, J.L., Castro-Lopez-M, A. & Sastre-Vazquez, P (1999b). *A Text Theory of Ecological Models*. *Cybernetics and Systems*, 30 (7): 587-607.

Zipf, G. K. (1949). *Human Behavior and the Principle of Least Effort*. Cambridge. Mass.

## CAPÍTULO VI: MODELO ESPACIAL

### 6.1.- PRELIMINARES

Un proceso puntual es un modelo estocástico que gobierna las localizaciones de sucesos  $\{s_i\}$  en un cierto conjunto  $X$ . Hablamos de proceso puntual marcado si a cada localización se le añade medidas asociadas o marcas. De forma genérica,  $X$  puede ser cualquier espacio Hausdorff localmente compacto cuya topología tenga una base contable (Cressie, 1985). Ejemplos de procesos puntuales: arbustos de un bosque, ciudades en una región geográfica, o epicentros de terremotos. Las correspondientes marcas podrían ser, respectivamente, biomasa, población o magnitud de los terremotos. Asumimos que las localizaciones de los sucesos  $\{s_i\}$  y sus correspondientes marcas  $\{Z(s_i)\}$  son una realización de un proceso estocástico de la forma  $\{Z(s) : s \in D\}$ , donde  $Z(\cdot)$  y  $D$  son aleatorios.

La definición teórica de un proceso puntual no marcado es la siguiente. Sea  $(X, \mathcal{X}, \nu)$  un espacio medible con  $\nu(X) < \infty$ , y sea  $\mu$  proceso de Poisson en  $X$  con medida de intensidad  $\lambda$ . Estamos interesados en aquellos procesos que tengan densidades con respecto a  $\mu$ . Sea  $X^n = X \times X \times \dots \times X$  ( $n$  factores) el conjunto de las colecciones de  $n$  elementos (no necesariamente distintos) de  $X$ . Sea  $X^0 = \phi$ . Además, si  $n \neq k$ , entonces  $X^n$  y  $X^k$  son disjuntos. Sea  $X_e$  la unión disjunta de todos los productos Cartesianos finitos  $X^n$ ,

$$X_e = \bigcup_{n=0}^{\infty} X^n$$

Cada conjunto  $B \in X_e$  se puede expresar de forma única como la unión de conjuntos disjuntos, es decir,  $B = \bigcup_{n=0}^{\infty} B^{(n)}$ , donde  $B^{(n)} = B \cap X^n$ . Sea  $\mathcal{X}^{(n)}$  la menor  $\sigma$  álgebra en  $X^n$  que contiene todos los conjuntos producto  $B_1 \times B_2 \times \dots \times B_n$ , tales que  $B_i \in \mathcal{X}$ ,  $i = 1, \dots, n$ . Sea  $\mathcal{X}_e$  la clase de todos los conjuntos  $\bigcup_{n=0}^{\infty} B^{(n)}$  en  $X_e$ , tales que  $B^{(n)} \in \mathcal{X}^{(n)}$ ,  $n = 0, 1, \dots$ . Por tanto,  $\mathcal{X}_e$  es la menor  $\sigma$  álgebra de los conjuntos en  $X_e$  generados por los conjuntos  $B^{(n)}$ . El par  $(X_e, \mathcal{X}_e)$  se llama *espacio exponencial* (Carter & Prenter, 1972).

Sea  $\nu^n$  el producto de la variedad  $n$ -ésima de  $\nu$  sobre  $X^n$  para  $n \geq 1$  y sea  $\lambda^0$  la medida sobre  $X^0$  que proporciona probabilidad uno al punto  $\phi$ . Entonces,  $\mu$  definido por

$$\mu(B) = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{\nu^n(B \cap X^n)}{n!}, \quad B \in \mathcal{X}_e$$

es una medida de probabilidad en  $(X_e, \mathcal{X}_e)$ . Un elemento  $\phi \in X^n$  representa un patrón de  $n$  puntos en  $X$ . El elemento  $\phi = X^0$  representará un patrón sin puntos.

Por otra parte, un proceso puntual marcado se define en los siguientes términos. Sea  $(\Omega, \Lambda, \rho)$  un espacio de medida tal que  $\rho(\Omega) < \infty$ . Sea  $\Omega = X \times F$  con  $X \subset \mathfrak{R}^d$  y  $F \subset \mathfrak{R}$ ,  $\Lambda = \mathcal{X} \times \xi$ , donde  $\mathcal{X}$  es la  $\sigma$ -álgebra de Borel de  $X$  y  $\xi$  es un conjunto de Borel de  $F$ . Finalmente,  $\rho = \nu \times \pi$ , donde  $\nu$  es una medida finita en  $X$  (normalmente, la medida de Lebesgue) y  $\pi$  es una medida en  $F$  correspondiente a la distribución de las marcas. Sea  $\mu$  la medida de Poisson marcada con intensidad  $\rho$ . El espacio exponencial será denotado por  $\Omega_e$  con su correspondiente  $\sigma$  álgebra  $\Lambda_e$ .

Tanto los procesos marcados como los no marcados pueden ser definidos por medio de medidas aleatorias. En lo siguiente suponemos que disponemos de un proceso marcado teniendo en cuenta que en el caso no marcado basta con no considerar los elementos asociados a las marcas. Sea  $\Phi$  una medida de conteo en  $X \times F$ . Entonces,  $\Phi(A \times B)$  es el número de sucesos en  $A$  con marcas pertenecientes a  $B$ , donde  $A \in \mathcal{X}$  y  $B \in \xi$ . Además, sea  $(\Omega, \Lambda, P)$  un espacio de probabilidad y  $\Phi$  una colección de medidas de conteo finitas en  $X \times F$ . Definimos en  $\Phi, N$  como la menor  $\sigma$  álgebra generada por conjuntos de la forma  $\{\phi \in \Phi : \phi(A \times B) = n\}, \forall A \in \mathcal{X}, \forall B \in \xi$  y  $\forall n \in \{0, 1, 2, \dots\}$ . Entonces, un *proceso puntual marcado*  $N$  es un proceso puntual en  $X \times F$ , es decir, una función medible  $(\Omega, \Lambda, P)$  en  $(\Phi, N)$ . Un proceso puntual marcado definido sobre  $(\Omega, \Lambda, P)$  induce una medida de probabilidad  $\prod_N(Y) = P(N \in Y), \forall Y \in N$ . Esta será la distribución de un proceso puntual marcado.

En este trabajo, un proceso puntual marcado será denotado por

$$N = [s, Z(s)] = \{[s_1, Z(s_1)], [s_2, Z(s_2)], \dots, [s_n, Z(s_n)]\}$$

y el proceso puntual no marcado correspondiente por  $N_0$ . Dos conceptos importantes en la teoría de procesos puntuales son los de estacionariedad e isotropía. Decimos que un proceso puntual marcado es *estacionario* si su distribución es invariante frente a traslaciones, es decir,  $N$  y  $N_s = \{[s + t, Z(s+t)]\}$  tienen la misma distribución para todo  $t$  en  $X$ . Diremos que un proceso puntual marcado es *isotrópico* si su distribución es invariante frente a rotaciones, es decir,  $N$  y  $N_r = \{[rs, Z(rs)]\}$  tienen la misma distribución para cualquier rotación  $r$  con respecto al origen. Si el proceso es tanto estacionario como isotrópico, decimos que es *invariante frente a movimientos* y en este caso el proceso trasladado tendrá la misma distribución que la del proceso original para cualquier movimiento Euclideo de los puntos.

La teoría de procesos puntuales ofrece varias características para la descripción cuantitativa de la interacción entre individuos (por ejemplo, árboles en un bosque). Una de ellas es la función *pair-correlation*, la cual es en cierto aspecto análoga a la función de correlación de un proceso estocástico. Caracteriza la variabilidad del sistema espacial. La correlación entre las marcas viene descrita por la función *mark correlation*. Esta función caracteriza las relaciones entre las marcas de diferentes localizaciones condicionando a las distancias entre los puntos.

Estas dos funciones, la pair correlation y mark correlation son importantes pues pueden resolver por lo menos tres problemas de interés en, por ejemplo, el campo de la estadística forestal: (1) Para el análisis exploratorio de la interacción entre árboles (e.g., tipo de interacción, determinación del rango de la interacción y estimación de su influencia); (2) Para modelizar y simular comportamientos forestales; (3) Para determinar la fiabilidad de estimadores de características globales tales como la densidad o el área basal.

## 6.2.- CARACTERÍSTICAS DE SEGUNDO ORDEN PARA PROCESOS PUNTUALES

### 6.2.1.- Medidas momento y función de intensidad

Las medidas momento de un proceso puntual espacial tienen una interpretación análoga a los momentos para variables o vectores aleatorios. Sea un proceso puntual  $N_0$  y un conjunto de Borel  $A$ , entonces el número de puntos en  $A$ ,  $N(A)$ , es una variable aleatoria con primer momento,

$$\mu_{N_0}(A) = E(N(A)) = \int_{\mathcal{D}} \phi(A) \Pi_{N_0}(d\phi).$$

La medida  $\mu$  de  $N_0$  se llama *medida media* o *medida primer momento* de  $N_0$ . La *medida momento k-ésima* del proceso  $N_0$  viene dada por

$$\begin{aligned} \mu_{N_0}^{(k)}(A_1 \times \dots \times A_k) &= E(N(A_1)N(A_2)\dots N(A_k)) = \int_{\mathcal{D}} \phi(A_1)\phi(A_2)\dots\phi(A_k) \Pi_{N_0}(d\phi) \\ &= \int_{\mathcal{D}} \sum_{s_1, \dots, s_k \in \phi} I(s_k \in A_k) \Pi_{N_0}(d\phi) \\ &= E\left[\sum_{s_1, \dots, s_k \in \phi} I(s_1 \in A_1)\dots I(s_k \in A_k)\right] \end{aligned}$$

donde  $A_1, \dots, A_k \in \mathcal{X}$ . Hay que hacer notar que  $\mu_{N_0}^{(k)}$  es una medida en el espacio  $(\mathcal{X}^k, \mathcal{X}^{(k)})$ .

La medida de covarianza de un proceso puntual viene dada por

$$C_{N_0}(A_1 \times B_2) = \mu_{N_0}^{(2)}(A_1 \times A_2) - \mu_{N_0}(A_1)\mu_{N_0}(A_2) \text{ where } A_1, A_2 \in \mathcal{X}$$

Sean  $ds$  y  $du$  dos pequeñas regiones situadas en las posiciones  $s$  y  $u$  respectivamente. Definimos la *intensidad de primer orden* como

$$\lambda_0(s) = \lim_{v(ds) \rightarrow 0} \frac{\mu_{N_0}(ds)}{v(ds)}$$

siempre y cuando el límite exista. De la misma forma, la *intensidad de segundo orden* viene dada por

$$\lambda_{0,2}(s, t) = \lim_{\substack{\nu(ds) \rightarrow 0 \\ \nu(dt) \rightarrow 0}} \frac{\mu_{N_0}^{(2)}(ds \times dt)}{\nu(ds) \times \nu(dt)}$$

Por facilidad en la notación, usamos  $\lambda(\cdot)$  en lugar de  $\lambda_{N_0}(\cdot)$ . La densidad de covarianza vendrá dada por  $\beta(s, t) = \lambda_{0,2}(s, t) - \lambda(s)\lambda(t)$ . Si el proceso puntual es invariante frente a movimientos, entonces la función de intensidad es constante y escribiremos  $\lambda(s) = \lambda_0$  y  $\lambda_{0,2}(\cdot, \cdot) = \lambda_0^2$ . Consecuentemente,  $\beta(s, t) = 0$ .

La  $k$ -ésima medida momento factorial de  $N_0$  se define como

$$\begin{aligned} \alpha_{N_0}^{(k)}(A_1 \times \dots \times A_K) &= \int_{\Phi} \sum_{\substack{s_1, \dots, s_k \in \Phi \\ \text{distinctos}}} I(s_1 \in A_1) \dots I(s_k \in A_k) \prod_{N_0}(d\phi) \\ &= E \left[ \sum_{\substack{s_1, \dots, s_k \in \Phi \\ \text{distinctos}}} I(s_1 \in A_1) \dots I(s_k \in A_k) \right] \end{aligned}$$

Particularmente, para  $k = 2$ , tenemos que  $\alpha_{N_0}^{(2)}(A_1 \times A_2) = \mu_{N_0}^{(2)}(A_1 \times A_2) - \mu_{N_0}(A_1 \cap A_2)$ . Por tanto,  $\alpha_{N_0}^{(2)}(A_1 \times A_2)$  representa el número medio de pares de puntos en los que uno de los puntos están en  $A_1$  y el otro en  $A_2$ .

Para cualquier función medible no negativa  $f(s_1, s_2)$ , se cumple que

$$E \left[ \sum_{s_1} \sum_{s_2} f(s_1, s_2) \right] = \int f(s_1, s_2) \mu_{N_0}^{(2)}(ds_1 \times ds_2)$$

y que

$$E \left[ \sum_{s_1} \sum_{s_2 \neq s_1} f(s_1, s_2) \right] = \int f(s_1, s_2) \alpha_{N_0}^{(2)}(ds_1 \times ds_2) E.$$

Frecuentemente  $\alpha_{N_0}^{(2)}$  tiene una función de densidad asociada  $I_{N_0}^{(2)}$  llamada *densidad producto de segundo orden*,

$$\alpha_{N_0}^{(2)}(A_1 \times A_2) = \int \int_{A_1 \times A_2} I_{N_0}^{(2)}(s, t) ds dt. \tag{6.1}$$

Para regiones infinitésimas  $ds$  y  $dt$ ,  $l_{N_0}^{(2)}(s,t)dsdt$  puede ser interpretado como la probabilidad de que haya un punto del proceso puntual en cada una de las dos especificadas regiones infinitesimales con áreas  $ds$  y  $dt$ , respectivamente. Si el proceso puntual  $N_0$  es homogéneo entonces  $l_{N_0}^{(2)}(s,t)$  depende sólo de la diferencia  $h = t - s$ . En algunas ocasiones es conveniente utilizar coordenadas polares  $h = (r, \varphi)$  con  $0 \leq \varphi \leq \pi$ . En el caso homogéneo tendremos  $l_{N_0}^{(2)}(s,t) = l_{N_0}^{(2)}(\tau, \varphi) = l_{N_0}^{(2)}(h)$ . Además, en el caso isotrópico, la dirección de la línea a través de  $s$  y  $t$  no es interesante. En este caso, la densidad producto sólo dependerá de la distancia  $r$  entre los puntos  $s$  y  $t$  y escribiremos  $l_{N_0}^{(2)}(r)$ . Usualmente  $l_{N_0}^{(2)}$  se normaliza dividiendo por el cuadrado de la densidad de primer orden para definir, bajo isotropía, la función *pair-correlation*  $g$ ,

$$g(r) = \frac{l_{N_0}^{(2)}(r)}{\lambda_0^2} \tag{6.2}$$

A partir de (6.1) y (6.2) tenemos que

$$\alpha_{N_0}^{(2)}(A_1 \times A_2) = \lambda_0^2 \int_{A_1} \int_{A_2} g(r) dr.$$

Para un proceso puntual aleatorio  $g(r) = 1$ . Valores de la función pair correlation superiores a 1 indican que las distancias entre los puntos alrededor de  $r$  son relativamente más frecuentes que en el caso de proceso aleatorio, lo que es típico de un proceso cluster. Por otra parte, valores de  $g(r)$  más pequeños que 1 indican que las correspondientes distancias son menos frecuentes, y esto es típico de los patrones de inhibición. La función pair correlation puede tomar cualquier valor entre cero e infinito y para valores grandes de  $r$  tiende a uno.

En mecánica estadística, el cociente  $\frac{\lambda_{0,2}(r)}{\lambda_0^2}$  es conocido como la *función de distribución radial*, aunque no sea una función de distribución en el sentido estricto. Tenemos que  $g(r) = \frac{\lambda_{0,2}(r)}{\lambda_0^2}$ , i.e. la función pair correlation tiene la misma interpretación que la función de distribución radial.

### 6.2.2.- Distribución de Palm y medida momento reducida de segundo orden

La definición de las distribuciones de Palm está basada en las medidas de Campbell. La medida de Campbell de un proceso puntual  $N_0$  es una medida en  $\mathcal{X} \times N$  definida por

$$C_{N_0}(A \times Y) = \int_Y \phi(A) \Pi_{N_0}(d\phi), A \in \mathcal{X}, Y \in \mathcal{N}$$

Como  $C_{N_0}$  es absolutamente continua con respecto a  $\mu_{N_0}$ , por el teorema de Radon-Nikodym, existen medidas únicamente determinadas  $P_{N_0,s}$  en  $(\Phi, \mathcal{N})$  tales que

$$C_{N_0}(A \times Y) = \int_B P_{N_0,s}(Y) \mu_{N_0}(ds)$$

La medida  $P_{N_0,s}$  se llama *distribución de Palm* de  $N_0$  con respecto a  $s$ .

La medida reducida de Campbell de un proceso puntual  $N_0$  es una medida en  $\mathcal{X} \times \mathcal{N}$  definida por

$$C'_{N_0}(A \times Y) = \int_{\Phi} \int_B \mathbb{I}[(\phi - \delta_s) \in Y] \phi(ds) \Pi_{N_0}(d\phi), A \in \mathcal{X}, Y \in \mathcal{N}$$

Para un suceso de  $\phi$  en  $s$ ,  $\phi - \delta_s$  representa el patrón puntual  $\phi$  menos el suceso en  $s$ . Para cada realización  $\phi \in \Phi$ , la integral  $\int_B \mathbb{I}[(\phi - \delta_s) \in Y] \phi(ds)$  cuenta el número de sucesos  $s$  de  $\phi$ , contenidos en  $B$ , de tal forma que  $\phi - \delta_s \in Y$ . Claramente se cumple que  $0 \leq C'_{N_0}(A \times Y) \leq C_{N_0}(A \times Y) \leq \mu_{N_0}(A)$ , por tanto  $C'_{N_0}$  es absolutamente continuo con respecto a  $\mu_{N_0}$ . Por tanto, por el teorema de Radon-Nikodym tenemos que

$$C'_{N_0}(A \times Y) = \int_B P'_{N_0,s}(Y) \mu_{N_0}(ds)$$

donde  $P'_{N_0,s}$  es la *distribución reducida de Palm* del proceso  $N_0$  con respecto a  $s$ .  $P'_{N_0,s}$  puede ser interpretada como la distribución condicional de  $N_0$  sobre el conjunto  $X - \{s\}$ , dado que existe un suceso en  $s \in X$ . El proceso puntual en  $X - \{s\}$  con medida de probabilidad  $P'_{N_0,s}$  suele ser llamado *proceso de Palm reducido*  $N_0$ .

Las medidas momento reducidas de segundo orden ilustran la utilidad de las distribuciones de Palm reducidas y son tremendamente importantes en la modelización de los procesos puntuales estacionarios. Supongamos que el proceso  $N_0$  es estacionario con intensidad  $\lambda_0$ . Entonces, *medida momento reducida de segundo orden*  $K_{N_0}$  viene dada por

$$\lambda_0 K_{N_0}(A) = \int_{\Phi} \phi(A) P'_{N_0,0}(d\phi) = \int_{\Phi} \phi(A - \{0\}) P'_{N_0,0}(d\phi), A \in \mathcal{X}$$

donde  $P_{N_0,0}^*$  es la distribución de Palm reducida definida en el origen. Si denotamos por  $A = b(0, h)$ , la bola cerrada de radio  $h$  centrada en el origen, entonces  $K_{N_0}(b(0, h))$  se denota por  $K_{N_0}(h)$  y representa la función  $K$ .  $\lambda_0 K_{N_0}(h)$  determina el número esperado de sucesos extra de  $N_0$  dentro de una distancia  $h$  respecto a un suceso de  $N_0$ .

Bajo estacionariedad tenemos que

$$\lambda_0^2 K_{N_0}(dh) = \ell_{N_0}^{(2)}(h)dh$$

y bajo isotropía

$$\lambda_0^2 dK_{N_0}(r) = 2\pi r \ell_{N_0}^{(2)}(r)dr \tag{6.3}$$

A partir de (6.2) y (6.3) obtenemos

$$g(r) = \frac{1}{2\pi r} \frac{d}{dr} K_{N_0}(r) \tag{6.4}$$

o, alternativamente,

$$K_{N_0}(r) = \int_0^r g(u) 2\pi u du, \quad r > 0$$

Para un proceso estacionario de Poisson  $K_{N_0}(r) = \pi r^2$ . En la práctica se suele usar una transformación de la función  $K$  dada por  $L_{N_0}(r) = \sqrt{K_{N_0}(r)/\pi}$ . Para un proceso de Poisson  $L(r) = r$ , una línea recta de pendiente 1. La transformación  $K \rightarrow L$  tiene también la ventaja que para un proceso de Poisson la varianza del estimador de  $L(r)$  es aproximadamente constante para cualquier distancia  $r$ . En estadística espacial, la función pair correlation suele ser usada para análisis exploratorio, mientras que la función  $K$  o  $L$  para contraste estadístico.

### 6.3.- CARACTERÍSTICAS DE SEGUNDO ORDEN EN PROCESOS PUNTUALES MARCADOS

#### 6.3.1.- Medidas momento y características de segundo orden

Las medidas momento de un proceso puntual marcado  $N$ , pueden ser definidas de dos formas. La primera es una simple extensión de las correspondientes medidas momento de los procesos no marcados. La *medida media*, el número medio de puntos en  $A$  con marcas definidas en  $B$ , viene definida por

$$\mu_N(A \times B) = E(N(A \times B)) = E \left[ \sum_{s_i, Z(s_i) \in \Phi} I(s_i \in A) I(Z(s_i) \in B) \right] = \int_{\Phi} \phi(A \times B) \Pi_N(d\phi)$$

y se trata de una medida en  $(X \times F, \mathcal{X} \times \xi)$  donde  $\mathcal{X} \times \xi$  es la menor  $\sigma$ -álgebra generada por los conjuntos de la forma  $A \times B$ ,  $A \in \mathcal{X}$  y  $B \in \xi$ . De la misma forma, la *medida momento k-ésima* de  $N$  viene dada por

$$\begin{aligned} \mu_N^{(k)}((A_1 \times B_1) \times \dots \times (A_k \times B_k)) &= E(N(A_1 \times B_1) \dots N(A_k \times B_k)) = \\ &= \int_{\Phi} \phi(A_1 \times B_1) \dots \phi(A_k \times B_k) \prod_N(d\phi) \end{aligned}$$

donde  $A_1, \dots, A_k \in \mathcal{X}$  y  $B_1, \dots, B_k \in \xi$ . Hay que hacer notar que  $\mu_N^{(k)}$  es una medida en  $(X^k \times F^k, \mathcal{X}^{(k)} \times \xi^{(k)})$ , donde  $\mathcal{X}^{(k)} \times \xi^{(k)}$   $\sigma$ -álgebra generada por los conjuntos de la forma  $(A_1 \times B_1) \times \dots \times (A_k \times B_k)$ ,  $A_i \in \mathcal{X}$  y  $B_i \in \xi, i = 1, 2, \dots, k$ .

La *medida momento factorial k-ésima* de  $N$  se define como

$$\begin{aligned} \alpha_N^{(k)}((A_1 \times B_1) \times \dots \times (A_k \times B_k)) &= \sum_{\substack{\phi \\ s_1, \dots, s_k \in \phi \\ \text{distintos}}} I(s_1 \in A_1, Z(s_1) \in B_1) \dots \\ &I(s_k \in A_k, Z(s_k) \in B_k) \prod_N(d\phi). \end{aligned} \tag{6.5}$$

Particularmente, para  $k = 2$ ,  $\alpha_N^{(2)}((A_1 \times B_1) \times (A_2 \times B_2))$  es el número medio de pares en los que uno de los puntos está en  $A_1$  con marcas en  $B_1$ , y el otro está en  $A_2$  con marcas en  $B_2$ .

Para un proceso puntual marcado  $N$ , definimos la *medida de Campbell* como una medida en  $\mathcal{X} \times \xi \times N$  dada por

$$C_N((A \times B) \times Y) = \int_Y \phi((A \times B) \times Y) \prod_N(d\phi)$$

Para todo  $Y \in N$ , la medida  $A \times B \rightarrow C_N((A \times B) \times Y)$  es absolutamente continua con respecto  $\mu_N$ . Por el teorema de Radon-Nikodym, existen medidas  $P_{N,s}^z$  en  $(\Phi, N)$  tales que

$$C_N((A \times B) \times Y) = \int_{A \times B} P_{N,s}^z(Y) \mu_N(ds \times dz) \tag{6.6}$$

La medida  $P_{N,s}^z$  *distribución de Palm* con respecto a  $s$  y  $z$  (Stoyan, 1984). Una definición análoga puede ser dada en función de la medida reducida de Campbell. Si  $s$  y  $z$  son fijos,  $P_{N,s}^z$  es una distribución de probabilidad. De hecho, se trata de la probabilidad de  $Y$  dado que  $N$  tiene un punto en  $s$  con marca en  $z$ . En el caso estacionario, basta con considerar  $P_{N,0}^z$ , y por tanto la expresión anterior toma la forma

$$C_N((A \times B) \times Y) = \lambda_0 \int_A \int_B P_{N,0}^z(Y_{-s}) M(dz) \nu(ds) \quad (6.7)$$

donde  $\lambda_0$  es la intensidad del proceso puntual no marcado  $N_0$ ,  $M$  es la *distribución de las marcas* o también la *medida de probabilidad de las marcas* de  $N$  y  $Y_s = \{[t-s; z]: [t; z] \in Y\}$ . Puede ser interpretada la medida que proporciona la distribución de una marca dado que existe un suceso localizado en el punto  $s$ .

Sin embargo vamos a seguir otro camino más práctico para definir las características de segundo orden.

Supongamos que tenemos **marcas reales continuas**. Sea  $f(z_i, z_j)$  una función no negativa que depende de las marcas  $z_i = Z(s_i)$  y  $z_j = Z(s_j)$  de dos puntos  $s_i$  y  $s_j$ . Ejemplos de  $f(z_i, z_j)$  pueden ser:

1.  $f_1(z_i, z_j) = z_i \cdot z_j$ ,  $f_2(z_i, z_j) = z_j$ ,  $f_3(z_i, z_j) = z_i^2$  utilizadas cuando las marcas describen los tamaños de los objetos representados por los puntos marcados.
2.  $f_4(z_i, z_j) = \min\{|z_i - z_j|, \pi - |z_i - z_j|\}$ ,  $f_5(z_i, z_j) = \sin^2(|z_i - z_j|)$ , función adaptada al caso en el que las marcas son ángulos entre 0 y  $\pi$ . Describen orientaciones en partículas. Si dos líneas tienen direcciones  $z_i$  y  $z_j$  (i.e. ángulos con el eje  $x$ ) entonces paralelismo viene indicado por valores pequeños de  $f_4(z_i, z_j)$ .
3.  $f_6(z_i, z_j) = \frac{1}{2}(z_i - z_j)^2$  utilizada para obtener el variograma marcado.
4.  $f_7(z_i, z_j) = k_\epsilon(m_i - m_j)z_i z_j$ , definida por Penttinen & Stoyan (1989), es utilizada para tener en cuenta condicionamientos sobre las marcas.  $k_\epsilon$  es el Kernel de Epanecnikov y  $m$  son marcas, obtenidas mediante kriging, asociadas a cada localización. Esta función nos permite estudiar las correlaciones entre las marcas  $z$  dentro de valores similares de  $m$ .
5.  $f_8(z_i^k, z_j^l) = z_i^k |z_j^l - \hat{z}_j^l| + z_j^l |z_i^k - \hat{z}_i^k|$ , para explorar correlaciones cruzadas entre las marcas en un espacio multidimensional de marcas. En este caso,  $\hat{z}_j^l$  es el valor predicho para  $\hat{z}_j^l$  mediante, por ejemplo, un modelo lineal o un método de regresión con Kernel.
6.  $f_9(z_i^k, z_j^l) = I(z_i^k \in M_1)I(z_j^l \in M_2)$ ,  $f_{10}(z_i^k, z_j^l) = z_i^k z_j^l I(z_i^k \in M_1)I(z_j^l \in M_2)$  donde  $M_1$  y  $M_2$  son dos conjuntos del espacio de marcas, por ejemplo,  $\{z_i^k < Q_1(z^k)\}$ ,  $\{Q_1(z^k) < z_i^k < Q_3(z^k)\}$  y  $\{z_i^k > Q_3(z^k)\}$  donde  $Q_1(z^k)$ ,  $Q_3(z^k)$  son los cuartiles superior e inferior de la marca  $z^k$ .

7.  $f_{11}(z_i^k, z_j^l) = k_\alpha(z_i^k - z_j^k)^{1/2} k_\alpha(z_i^l - z_j^l)^{1/2}$  donde  $k_\epsilon$  es una función kernel, se utiliza normalmente para detectar correlaciones entre marcas parecidas.

Stoyan (1984) define la *medida de suma de marcas* de  $\phi \in \Phi$  como

$$\phi_m(A) = \sum_{(s, Z(s)) \in \phi} Z(s) I(s \in A)$$

La medida momento de primer orden viene dada por

$$\mu_m(A) = E_N[\phi_m(A)] = \int_{\Phi} \sum_{(s, Z(s)) \in \phi} Z(s) I(s \in A) \Pi_N(d\phi)$$

mientras que la de segundo orden

$$\begin{aligned} \mu_f^{(2)}(A_1 \times A_2) &= \int_{\Phi} \sum_{(s_1, Z(s_1)) \in \phi} \sum_{(s_2, Z(s_2)) \in \phi} f(Z(s_1), Z(s_2)) I(s_1 \in A_1) I(s_2 \in A_2) \Pi_N(d\phi) \\ &= E \left[ \sum_{s_1 \in \phi} \sum_{s_2 \in \phi} f(Z(s_1), Z(s_2)) I(s_1 \in A_1) I(s_2 \in A_2) \right] \end{aligned}$$

Si, por ejemplo, utilizamos  $f_1(z_i, z_j)$ , entonces

$$\mu_{f_1}^{(2)}(A_1 \times A_2) = \int_{\Phi} \left\{ \sum_{(s_1, Z(s_1)) \in \phi} Z(s_1) I(s_1 \in A_1) \right\} \left\{ \sum_{(s_2, Z(s_2)) \in \phi} Z(s_2) I(s_2 \in A_2) \right\} \Pi_N(d\phi)$$

La correspondiente *medida momento factorial de segundo orden*,  $\alpha_f^{(2)}(A_1 \times A_2)$ , viene dada por

$$\alpha_f^{(2)}(A_1 \times A_2) = E \left[ \sum_{\substack{s_1 \in \phi \\ s_2 \in \phi \\ s_2 \neq s_1}} f(Z(s_1), Z(s_2)) I(s_1 \in A_1) I(s_2 \in A_2) \right]. \quad (6.8)$$

Además, existe una medida  $K_f$  definida en la  $\sigma$ -álgebra de Borel de  $X$  con

$$\int g(s, t) \alpha_f^{(2)}(ds \times dt) = \lambda_0^2 \int \int g(s, s+h) k_f(h) ds, \quad (6.9)$$

para cada función medible no negativa  $g$  (Penttinen & Stoyan, 1989). Por otra parte, si  $K_f(r) = K_f(b(0, r))$ , entonces

$$K_f(r) = \int_0^r \int_{F \times F} f(Z(s_1), Z(s_2)) M_u(ds_1, ds_2) dk_{N_0}(u), \quad (6.10)$$

donde  $M_u$  se corresponde con la distribución de marcas bivalente.

Si la función  $\alpha_f^{(2)}$  es continua, su correspondiente función de densidad viene dada por  $I_f^{(2)}(s, t)$  y se llama *f-densidad producto de segundo orden*.

El cociente

$$k_f(s, t) = \frac{I_f^{(2)}(s, t)}{I_{N_0}^{(2)}(s, t)} \quad (6.11)$$

lo interpretamos como una media condicional, i.e. como la media de  $f(z_i, z_j)$  dado que hay un punto del proceso  $N$  en ambas localizaciones con marcas  $z_i$  y  $z_j$ . En el caso estacionario, se pueden utilizar coordenadas polares y trabajar con la función  $k_f(r, \varphi)$ , mientras que en el caso isotrópico, esta función sólo depende de la distancia entre puntos dando lugar a  $k_f(r)$ .

Normalmente normalizamos la función  $k_f(r)$  para que cumpla con las condiciones de una función de correlación. De esta forma la dividimos por el valor que toma la función para distancias infinitas, i.e. cuando las marcas son independientes. Como resultado obtenemos la *función de correlación de marcas*,

$$\tilde{h}_f(r) = \frac{k_f(r)}{k_f(\infty)} \quad (6.12)$$

que tiene el siguiente significado: valores pequeños (comparados con el 1) son indicativos de correlación negativa entre las marcas que se encuentran a una distancia de  $r$  (inhibición mutua), mientras que valores superiores a 1 son indicativos de correlación positiva entre las marcas (atracción mutua). En el caso en el que las marcas sean espacialmente independientes, tenemos que  $\tilde{h}_f(r) = 1$ .

La cantidad  $k_f(\infty)$  se puede calcular por medio de la *distribución de marcas*, asumiendo que para distancias grandes las marcas son independientes,

$$k_f(\infty) = \iint f(z_1, z_2) M(dz_1) M(dz_2)$$

o, en el caso que exista una función de densidad  $m$  para  $M$ ,

$$k_f(\infty) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} f(z_1, z_2) m(z_1) m(z_2) dz_1 dz_2. \quad (6.13)$$

Por ejemplo, si utilizamos  $k_{f_1}(z_i, z_j)$ , entonces  $k_{f_1}(\infty) = \mu_z^2$  (cuadrado de la media de las marcas) y la función de correlación se denota por  $\hat{h}_{zz}(r)$ . En el caso en que utilizemos  $f_4(z_i, z_j)$ , entonces, bajo isotropía,  $k_{f_4}(\infty) = \pi/4$  y la correspondiente función de correlación de marcas se denota por  $\hat{h}_d(r)$ . Para  $f_5(z_i, z_j)$ ,  $k_{f_5}(\infty) = 1 - 1/\pi$ , también bajo isotropía.

Bajo anisotropía, la fórmula (6.13) tiene que ser resuelta numéricamente para cada función  $f$ . Por tanto si, por ejemplo,  $m(z)$  es una densidad uniforme en  $[c - a, c + a]$  y  $0 < a < \pi/4$ ,  $k_{f_5}(\infty) = 2a/3$ , independientemente de  $c$ , con  $f_4(z_i, z_j)$ .

Para el contraste de hipótesis, suele usarse una versión acumulativa de  $k_f(r)$  definida por

$$k_f = \int_0^r k_f(u) g(u) 2\pi u du, r > 0 \quad (6.14)$$

Sin embargo, teniendo en cuenta que  $k_f(u) g(u) = \frac{l_f^{(2)}(u) l_{N_0}^{(2)}(u)}{l_{N_0}^{(2)}(u) \lambda_0^2} = \frac{l_f^{(2)}(u)}{\lambda_0^2}$ , tenemos que

$$k_f = \int_0^r \frac{l_f^{(2)}(u)}{\lambda_0^2} 2\pi u du, r > 0 \quad (6.15)$$

Una transformación simple proporciona la función,

$$L_f(r) = \sqrt{k_f(r) / (\pi k_f(\infty))}, r > 0 \quad (6.16)$$

que para un proceso de Poisson con marcas independientes se tiene que  $L_f(r) = r$ .

Si el proceso  $N$  es estacionario e isotrópico, la *función de covarianza marcada* es una función que depende sólo de la distancia entre los sucesos y viene dada por

$$C^0(r) = \text{cov}(Z(s), Z(s+r)) = E(Z(s)Z(s+r)) - E^2(Z(s)) = k_{f_1}(r) - \mu_z^2 \quad (6.17)$$

En términos de la función de distribución de las marcas tenemos que

$$\mu_z = E(Z(s)) = \int_F zM(dz)$$

y  $k_{f_1}(r)$  puede ser expresado en términos de la función de distribución  $M_r$  como

$$k_{f_1}(r) = E(Z(s)Z(s+r)) = \int_{F^2} z_1 z_2 M_r(dz_1 \times dz_2) \quad (6.18)$$

Además de la función de covarianza marcada, el *variograma marcado* puede ser definido como

$$\gamma^0(r) = \frac{1}{2} \text{Var}(Z(s) - Z(s+r)) = C^0(0) - C^0(r),$$

donde el cálculo de la varianza se hace condicionando a la presencia de sucesos en  $s$  y  $s+r$ . El variograma marcado también puede ser definido en función de  $M_r$  como

$$2\gamma^0(r) = \int_{F^2} (z_1 - z_2)^2 M_r(dz_1 \times dz_2).$$

Supongamos ahora que tenemos un *vector multidimensional de marcas*  $Z(s) = (Z^1(s), \dots, Z^p(s))$ . En este caso, el vector medio viene dado por  $\mu = (\mu^1, \dots, \mu^p)$  y una posible función  $f$  a utilizar será el producto de las marcas  $j$  y  $k$ -ésimas. Ahora  $\ell_f^{(2)}(s, t) = \ell_{z^j z^k}^{(2)}(s, t)$  y  $k_f(\infty) = k_{z^j z^k}(\infty) = \mu^j \mu^k$ . Además, la *función de correlación de marcas cruzadas* viene dada por

$$\hat{h}_{z^j z^k}(r) = \frac{k_{z^j z^k}(r)}{\mu^j \mu^k}.$$

Un ejemplo interesante de un vector de marcas bivalente es el *proceso puntual de líneas*, para el cual se tiene que  $Z(s) = (Z^1(s), Z^2(s))$ , con  $Z^1(s) = \alpha$  (direcciones) y  $Z^2(s) = m$  (longitudes). Para este proceso se utiliza la función  $f_4$  (o  $f_5$ ) y las ecuaciones (6.15) y (6.16) pasan a ser

$$K_d(r) = \int_0^r k_d(u) g(u) 2\pi u du = \int_0^r \frac{l_f^{(2)}(r)}{l_{N_0}^{(2)}(r)} \frac{l_{N_0}^{(2)}(r)}{\lambda_{N_0}^2} 2\pi u du = \int_0^r \frac{l_f^{(2)}(r)}{\lambda_{N_0}^2} 2\pi u du, \quad (6.19)$$

y

$$L_d(r) = \sqrt{\frac{K_d(r)}{\pi \frac{\pi}{4} m^2}} = \sqrt{\frac{\int_0^r l_f^{(2)}(r) 2\pi u du}{\lambda_{N_0}^2 \pi \frac{\pi}{4} m^2}} \quad (6.20)$$

En aquellos casos en los que sólo disponemos de direcciones sin longitudes de las líneas, basta escribir  $m = 1$  en las ecuaciones anteriores.

Supongamos ahora que tenemos **marcas discretas**. En este caso, cada punto tiene una marca en el conjunto de los enteros  $\{1, \dots, q\}$ . Las funciones adecuadas son las funciones indicatrices dadas por

$$f(z_i, z_j) = f(l, m) = I(s_i \text{ tiene marca } l) \cdot I(s_j \text{ tiene marca } m).$$

Ahora definimos la cantidad

$$k_{lm}(s, t) = \frac{l_{lm}^{(2)}(s, t)}{l_{N_0}^{(2)}(s, t)} \quad (6.21)$$

que puede ser interpretada como la probabilidad condicional de que uno de los puntos  $s$  es un  $l$ -punto y el otro,  $t$ , es un  $m$ -punto, bajo la condición de que ambos son puntos del proceso  $N$ . En el caso isotrópico utilizamos la función

$$k_{lm}(r) = \frac{l_{lm}^{(2)}(r)}{l_{N_0}^{(2)}(r)} \quad (6.22)$$

Para cualquier  $r$  tenemos que

$$\sum_{l=1}^q \sum_{m=1}^l k_{lm}(r) = 1.$$

Para definir la correspondiente función de correlación de marcas en el caso discreto, normalizamos (6.22) para obtener

$$\hat{h}_{lm}(r) = \frac{k_{lm}(r)}{k_{lm}(\infty)}, \quad (6.23)$$

donde

$$k_{lm}(\infty) = \frac{2\lambda_l \lambda_m}{\lambda_{N_0}^2} \quad l \neq m$$

y

$$k_{ii}(\infty) = \frac{\lambda_1^2}{\lambda_{N_0}^2}.$$

### Características en procesos marcados bivalentes

Otro caso particular de vector de marcas multidimensional, es aquel caso en el que disponemos de  $Z(s) = (Z^1(s), Z^2(s))$ , con  $Z^1(s) =$  variable de marca (a partir de ahora denotada por  $z$ ) y  $Z^2(s) =$  una marca discreta bivalente ( $q = 2$ ). Supongamos que se cumplen las hipótesis de homogeneidad e isotropía. Sea  $r$  la distancia entre los puntos  $s$  y  $t$ .

Para la descripción de la interacción entre dos especies, disponemos de dos funciones,  $g_{12}(r)$  y  $L_{12}(r)$ , análogas a las funciones pair correlation y  $L$ . Ahora tenemos puntos de tipo 1 y tipo 2 con densidades  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$ , respectivamente (por comodidad eliminamos el subíndice 0). Consideremos ahora dos pequeños círculos de áreas  $ds$  y  $dt$  con distancia  $r$ . Si  $P_{12}(r)$  representa la probabilidad de que cada círculo contenga un punto, uno de ellos del tipo 1 y el otro del tipo 2, entonces,

$$P_{12}(r) = \lambda_1 \lambda_2 g_{12}(r) ds dt.$$

La función  $g_{12}(r)$  se llama *función bivalente pair correlation* y se trata de una función de la distancia entre puntos  $r$ . También puede ser expresada en términos de la densidad producto bivalente  $\ell_{12}^{(2)}(r)$ ,

$$g_{12}(r) = \frac{\ell_{12}^{(2)}(r)}{\lambda_1 \lambda_2}. \quad (6.24)$$

Una medida de segundo orden acumulativa es la función  $L_{12}$ , la cual puede obtenerse de la misma forma que la función  $L$ , reemplazando la función  $g$  por  $g_{12}$  y  $\lambda_0^2$  por  $\lambda_1 \lambda_2$ . Así,

$$K_{12}(r) = \int_0^r g_{12}(u) 2\pi u du, \quad r > 0 \quad (6.25)$$

es la K-función bivalente (Stoyan 1987, Diggle, 1983).

Bajo estacionariedad e isotropía, podemos definir la intensidad bivalente de segundo orden como

$$\lambda_{1,2}(u) = \lim_{|ds|, |dt| \rightarrow 0} \left\{ \frac{E[N_1(ds)N_2(dt)]}{|ds||dt|} \right\}$$

donde las regiones infinitésimas  $ds$  y  $dt$  están centradas sobre los puntos  $s$  y  $t$ , los cuales están a una distancia de  $u$ . Los supuestos de estacionariedad e isotropía implican que  $\lambda_{1,2}(u) = \lambda_{2,1}(u)$ . Además tenemos que  $g_{12}(u) = \frac{\gamma_{1,2}(u)}{\lambda_1 \lambda_2}$ . Si definimos la *densidad de covarianza cruzada* como, entonces tenemos la siguiente relación entre la función de correlación cruzada y la función bivalente pair correlation

$$\rho_{12}(u) = \frac{\gamma_{12}(u)}{\lambda_1 \lambda_2} = g_{12}(u) - 1$$

Una hipótesis de trabajo usual es que el proceso puntual esté formado por dos componentes independientes. El concepto de independencia es análogo al concepto de aleatoriedad espacial completa para un patrón univariante en el sentido que proporciona una referencia clave para la caracterización de una estructura bivalente. Si los procesos son independientes (incorrelados), entonces  $\lambda_{1,2}(u) = \lambda_1 \lambda_2$ , lo que significa que  $g_{12}(u) = 1$ . Valores positivos de la función de densidad de la covarianza cruzada ( $\gamma_{12}(u) > 0 \Rightarrow g_{12}(u) > 1$ ) indican una correlación positiva, mientras que valores negativos ( $\gamma_{12}(u) < 0 \Rightarrow g_{12}(u) < 1$ ) son indicativos de una correlación negativa.

Para estudiar correlaciones entre especies en relación a alguna marca, debemos introducir una nueva función análoga a la función de correlación de marcas  $\hat{h}_f(r)$ . Consideremos pares de individuos, uno de ellos del tipo 1 y el otro del tipo 2. Definimos la *función de correlación bivalente bi-marca* como

$$\hat{h}_f^{12}(r) = \frac{k_f^{12}(r)}{k_f^{12}(\infty)}. \quad (6.26)$$

Las correspondientes funciones acumulativas son

$$K_f^{12}(r) = \int_0^r k_f^{12}(u) g_{12}(u) 2\pi u du, r > 0 \quad (6.27)$$

$$L_f^{12}(r) = \sqrt{\frac{k_f^{12}(r)}{\pi k_f^{12}(\infty)}}. \quad (6.28)$$

En el caso particular en el que  $f(\dots) = f_1(z_i, z_j) = z_i \cdot z_j$ , consideremos dos círculos infinitésimamente pequeños de áreas  $ds$  y  $dt$  con distancia entre los centros de  $r$ . Sea  $MP_{12}(r)$  la media del producto de las marcas asociadas: un punto es del tipo 1 y el otro de tipo 2. Entonces, definimos una nueva función  $K_z^{12}(r)$  como

$$MP_{12}(r) = \lambda_1 \lambda_2 g_{12}(r) k_z^{12}(r) dsdt .$$

La versión normalizada se obtiene a través de  $\mu_{z1}$  y  $\mu_{z2}$ , donde  $\mu_{z1}$  y  $\mu_{z2}$  son las medias de las marcas de tipo 1 y 2, respectivamente. La *función de correlación bivalente bi-marca*,  $\hat{h}_z^{12}(r)$ , se define como

$$\hat{h}_z^{12}(r) = \frac{k_z^{12}(r)}{\mu_{z1} \mu_{z2}} . \tag{6.29}$$

Esta función se utiliza para detectar interacciones (correlaciones) entre ambas especies con respecto a las marcas. Valores de  $\hat{h}_z^{12}(r)$  superiores a 1 indican atracción, mientras que valores pequeños indican inhibición.

Las correspondientes funciones acumulativas son

$$\kappa_z^{12}(r) = \int_0^r k_z^{12}(u) g_{12}(u) 2\pi u du , \quad r > 0 \tag{6.30}$$

$$L_z^{12}(r) = \sqrt{\frac{\kappa_z^{12}(r)}{\pi \mu_{z1} \mu_{z2}}} \tag{6.31}$$

## 6.4.- ESTADÍSTICOS PARA PATRONES PUNTUALES HOMOGÉNEOS

### 6.4.1.- Estimación de la medida reducida de segundo orden y de la función k

En toda esta sección, asumimos que disponemos de  $n$  puntos,  $s = \{s_1, s_2, \dots, s_n\}$  observados en una ventana  $X$ . Cada punto viene dado por  $s_i = (x_i, y_i), i = 1, 2, \dots, n$ . Normalmente, primero estimamos  $\lambda_0^2 K_{N_0}(r)$  y  $\lambda_0^2 K_{N_0}(A)$ , y los estimadores de  $K_{N_0}(r)$  y  $\kappa_{N_0}(A)$  se obtienen dividiendo por  $\hat{\lambda}_0^2 = \left(\frac{n}{v(X)}\right)^2$  (a menudo,  $v(X) = |X|$ , la medida de Lebesgue). Para obtener los estimadores, debemos distinguir entre el caso anisotrópico y el isotrópico. Además, la función  $L$  puede estimarse por

$$\hat{L}_{N_0}(r) = \sqrt{\hat{K}_{N_0}(r)/\pi} .$$

Supongamos en primer lugar que estamos en el caso más general, i.e., bajo la hipótesis de isotropía. Un estimador  $k_{N_0}(r)$  de  $\lambda_0^2 K_{N_0}(r)$  viene dado por

$$k_{N_0}(r) = \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{1_{b(0,r)}(s_j - s_i)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})} \quad (6.32)$$

$X_{s_j}$  representa la ventana  $X$  trasladada por  $s_j$ . Obsérvese que

$$v(X_{s_j} \cap X_{s_i}) = v(X \cap X_{s_i - s_j}) = v(X \cap X_{s_j - s_i}).$$

De la misma forma,  $\lambda_0^2 K_{N_0}(A)$  puede ser estimado por

$$k_{N_0}(A) = \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{1_A(s_j - s_i)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})} \quad (6.33)$$

Además si  $X$  es un rectángulo de lados  $a$  y  $b$ , entonces  $v(X_{s_j} \cap X_{s_i}) = |a - |x_i - x_j|| |b - |y_i - y_j||$ .

De forma particular, para el caso en el que  $A = S(r, \varphi), K(r, \varphi)$   $0 \leq \varphi \leq \pi$ , puede ser estimado utilizando coordenadas polares por medio de

$$\lambda^2 \hat{K}(r, \varphi) = \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{1_{[0,r]}(d(s_i, s_j)) 1_{[0,\varphi]}(\varphi(s_i, s_j))}{v(X_{d(s_i, s_j)} \cap X_{\varphi(s_i, s_j)})}. \quad (6.34)$$

Sea  $d(s_i, s_j) = r$  y  $\varphi(s_i, s_j) = \gamma$  y sea  $(x, y)$  las coordenadas cartesianas asociadas a  $(r, \gamma)$ . Entonces  $v(X_{d(s_i, s_j)} \cap X_{\varphi(s_i, s_j)}) = |a - x| |b - y|$  en el caso de una región rectangular de lados  $a$  y  $b$ .

En el caso **homogéneo e isotrópico** tenemos los siguientes estimadores. El estimador de Ohser para  $\lambda_0^2 K_{N_0}(r)$  (Ohser, 1983) viene dado por

$$K_{N_0}^O(r) = \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{1_{[0,r]}(\|s_j - s_i\|)}{c_X(\|s_j - s_i\|)}, \quad (6.35)$$

donde  $c_X(r)$  es la función de covarianza de conjuntos isotropizada para la ventana  $X$ . En general, para  $h = (r, \varphi)$ ,  $c_X(r)$  es una media sobre  $\varphi$  de la función de covarianza (o covariograma geométrico)  $\gamma_X(h) = \nu(X \cap X_h)$ ,

$$c_X(h) = \frac{1}{\pi} \int_0^\pi \gamma_X(r, \varphi) d\varphi.$$

$c_X(r)$  puede ser considerado como un factor de corrección de borde, que toma las siguientes formas:

1. Si  $X$  es un círculo de diámetro  $d$ ,

$$c_X(r) = \begin{cases} \frac{d^2}{2} \left[ \arccos\left(\frac{r}{d}\right) - \frac{r}{d} \left(1 - \left(\frac{r}{d}\right)^2\right)^{1/2} \right] & \text{Si } 0 < r \leq d \\ 0 & \text{Si } r > d \end{cases} \quad (6.36)$$

2. Si  $X$  es un rectángulo de lados  $a$  y  $b$   $a < b$ , entonces (Osher, 1983 y Osher & Stoyan, 1981)

- (a) Si  $0 < r < a$ ,

$$c_X(r) = ab - r(2a + 2b - r)/\pi \quad (6.37)$$

- (b) Si  $a \leq r < b$ ,

$$c_X(r) = \left\{ ab \left( \pi - 2 \arccos \frac{a}{r} \right) - a^2 - 2br \left( 1 - \left( 1 - \left( \frac{a}{r} \right)^2 \right)^{1/2} \right) \right\} / \pi$$

- (c) Si  $b \leq r < (a^2 + b^2)^{1/2}$ ,

$$c_X(r) = \left\{ ab \left( 2 \arcsin \frac{b}{r} - 2 \arccos \frac{a}{r} \right) \right\} / \pi + \left\{ 2r \left[ a \left( \left( 1 - \left( \frac{b}{r} \right)^2 \right)^{1/2} - \frac{a}{r} \right) - b \left( \left( 1 - \left( \frac{a}{r} \right)^2 \right)^{1/2} - \frac{b}{r} \right) \right] + a^2 + b^2 - r^2 \right\} / \pi$$

- (d) En otro caso,  $c_X = 0$ .

El estimador de Ripley para  $\lambda_0^2 K_{N_0}(r)$  (Ripley, 1976, Osher, 1983) viene dado por

$$k_{N_0}^R(r) = \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{1_{[0,r]}(\|s_j - s_i\|) b_{ij}}{\nu(X^{\|s_j - s_i\|})},$$

para  $0 \leq r \leq r^* = \sup\{r : \nu(X^r) > 0\}$ , donde  $X^r = \{s \in X : b(s,r) \cap X \neq \emptyset\}$  y  $b_{ij} = 2\pi / \alpha_{ij}$ , donde  $\alpha_{ij}$  es la suma de todos los ángulos centrales que pertenecen a arcos del círculo centrado en  $s_i$  de radio  $\|s_j - s_i\|$  y que se encuentran en  $X$ . Para  $r$  pequeño y  $X$  convexo,  $X^r = X$  y  $r^*$  es igual a la longitud de la diagonal.

#### 6.4.2.- Estimación de la función de pair-correlation

En este caso, estimamos en primer lugar la densidad producto  $l_{N_0}^{(2)}(r)$ , y el estimador de la función pair correlation,  $\hat{g}(r) = \frac{l_{N_0}^{(2)}(r)}{\hat{\lambda}_0^2}$ , se obtiene dividiendo por  $\hat{\lambda}_0^2$ . El estimador se construye por medio de funciones kernel. De forma particular, nos centramos en el uso del kernel de Epanecnikov dado por

$$k_\varepsilon(h) = \begin{cases} (1 - h^2/\varepsilon^2) \frac{3}{4\varepsilon}, & -\varepsilon \leq h \leq \varepsilon \\ 0, & \text{en otro caso} \end{cases} \quad (6.38)$$

0, en otro caso

El parámetro  $\varepsilon$  determina la suavidad de la estimación. Si aumentamos  $\varepsilon$  el sesgo aumenta, aunque suavizamos la estimación. Por experiencias en cuanto a computación, se sabe que una buena elección del parámetro  $\varepsilon$  es

$$\varepsilon = 0.1 \sqrt{\nu(X) / \lambda_0}.$$

En el caso **homogéneo e isotrópico** tenemos que

$$\hat{l}_{N_0}^{(2)}(r) = \frac{1}{2\pi r} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{\nu(X_{s_j} \cap X_{s_i})}. \quad (6.39)$$

Obsérvese que  $-\varepsilon \leq r - \|s_i - s_j\| \leq \varepsilon$  es equivalente a decir  $r - \varepsilon \leq \|s_i - s_j\| \leq r + \varepsilon$ .

Los correspondientes estimadores de la densidad producto  $l_{N_0}^{(2)}(2)$  dados por Ripley y Osher son

$$\hat{l}_{N_0}^{(2),R}(r) = \frac{1}{2\pi r} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|) b_{ij}}{\nu(X_{s_j} \cap X_{s_i})}, \quad (6.40)$$

y

$$\hat{l}_{N_0}^{(2),\circ}(r) = \frac{1}{2\pi r c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|). \quad (6.41)$$

Por ejemplo, el estimador para la función pair correlation mediante (6.41) es

$$\hat{g}(r) = \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|) / (\hat{\lambda}_0^2 2\pi r c_X(r)), r > 0 \quad (6.42)$$

En el caso de **anisotropía**, y para  $(r, \varphi)$ , un punto dado en coordenadas polares,  $(r \geq 0, 0 \leq \varphi < \pi)$ , tenemos el siguiente estimador para la función pair correlation anisotrópica

$$\hat{l}_{N_0}^{(2)}(r, \varphi) = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{K(s_j - s_i, (r, \varphi)) + K(s_j - s_i, (r, \varphi + \pi))}{\nu(X_{s_j} \cap X_{s_i})}, \quad (6.43)$$

donde

$$K(s_j - s_i, (r, \varphi)) = \frac{1}{r} k_{\varepsilon_r}(\|s_i - s_j\| - r) k_{\varepsilon_\varphi}(\alpha(s_i, s_j) - \varphi). \quad (6.44)$$

$K_{\varepsilon_r}(\cdot)$  y  $K_{\varepsilon_\varphi}$  son kernels de Epanecnikov y  $\alpha(s_i, s_j)$  denota el ángulo entre la línea que pasa por  $s_i$  hacia  $s_j$  y el eje  $x$ . Por tanto,

$$\hat{g}(r, \varphi) = \frac{\hat{l}_{N_0}^{(2)}(r, \varphi)}{\hat{\lambda}_0^2} \quad (r \geq 0, 0 \leq \varphi \leq \pi). \quad (6.45)$$

### 6.4.3.- Estimación de las funciones de mark correlation

La función de correlación de marcas puede ser estimada por

$$\hat{h}_f(r) = \frac{\hat{k}_f(r)}{\hat{k}_f(\infty)}, \quad (6.46)$$

donde

$$\hat{k}_f(r) = \frac{\hat{\ell}_f^{(2)}(r)}{\hat{\ell}_{N_0}^{(2)}(r)} \quad (6.47)$$

Las fórmulas (6.39), (6.40) y (6.41) proporcionan estimadores para la densidad producto  $\hat{\ell}_{N_0}^{(2)}(r)$ , el cual a su vez, puede ser estimado por  $\hat{\ell}_{N_0}^{(2)}(r) = \hat{\lambda}_0^2 \hat{g}_{N_0}(r)$ . De forma análoga, tenemos los siguientes posibles estimadores de la  $f$ -densidad producto  $\hat{\ell}_f^{(2)}(r)$ :

1. asociado a (6.39)

$$\hat{i}_f^{(2)}(r) = \frac{1}{2\pi r} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{f(z_i, z_j) k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})}, \quad (6.48)$$

2. asociado a (6.40)

$$\hat{i}_f^{(2),R}(r) = \frac{1}{2\pi r} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{f(z_i, z_j) k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|) b_{ij}}{v(X^{\|s_j - s_i\|})}, \quad (6.49)$$

3. asociado a (6.41)

$$\hat{i}_f^{(2),O}(r) = \frac{1}{2\pi r c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n f(z_i, z_j) k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|). \quad (6.50)$$

Utilizando un estimador del tipo de Stoyan (1991), a partir de (6.39) y (6.48), viene dado por

$$\hat{k}_f(r) = \frac{\hat{\ell}_f^{(2)}(r)}{\hat{\ell}_{N_0}^{(2)}(r)} = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{f(z_i, z_j) k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})}}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})}}. \quad (6.51)$$

Mediante un estimador del tipo de Ohser, una estimación de (6.47), a partir de (6.41) y (6.50), viene dada por

$$\hat{k}_f(r) = \frac{\hat{\ell}_f^{(2)}(r)}{\hat{\ell}_{N_0}^{(2)}(r)} = \frac{\frac{1}{c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n f(z_i, z_j) k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{\frac{1}{c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}. \quad (6.52)$$

Si  $f(z_i, z_j) = f_1(z_i, z_j) = z_i z_j$ , entonces (6.51) y (6.52) pasan a ser

$$\hat{k}_{f_1}(r) = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{z_i z_j k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})}}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})}}. \quad (6.53)$$

$$\hat{k}_{f_1}(r) = \frac{\frac{1}{c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n z_i z_j k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{\frac{1}{c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}, \quad (6.54)$$

y la función de covarianza se estima mediante  $\hat{C}^0(r) = \hat{k}_{f_1}(r) - \rho_z^2$ . Si utilizamos  $f(z_i, z_j) = \frac{1}{2}(z_i - z_j)^2$ , obtenemos un estimador para el variograma marcado,

$$2\hat{\gamma}^0(r) = \frac{\frac{1}{c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n (z_i - z_j)^2 k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{\frac{1}{c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}. \quad (6.55)$$

Para tener un estimador de la *función de correlación de orientaciones*,  $\hat{k}_d(r)$ , basta con utilizar  $f(z_i, z_j) = d(\alpha_i, \alpha_j)$  para obtener el siguiente estimador

$$\hat{k}_d(r) = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{f(\alpha_i, \alpha_j) k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})}}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})}}. \quad (6.56)$$

Para una función general  $f(z_i, z_j)$ , disponemos del siguiente estimador para la función de correlación de marcas

$$\hat{h}_f(r) = \frac{1}{\hat{\lambda}_0^2 \hat{z}_f 2\pi c_X(r) \hat{g}(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|) f(z_i, z_j), \quad (6.57)$$

donde  $\hat{z}_f = \frac{1}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n f(z_i, z_j)$ . En el caso en el que  $f(Z^m, Z^t) = h(Z^m)g(Z^t)$ ,

$$\hat{z}_f = \hat{z}_h \hat{z}_g, \text{ donde } \hat{z}_h = \frac{1}{n} \sum_i h(z_i^m) \text{ y } \hat{z}_g = \frac{1}{n} \sum_i g(z_i^t).$$

Si utilizamos la función  $f(z_i, z_j) = z_i z_j$ , entonces mediante por ejemplo (6.50) tenemos que

$$\hat{h}_{zz}(r) = \sum_{i \neq j} k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|) Z(s_i) Z(s_j) / (\hat{\lambda}_0^2 \hat{\mu}_z^2 2\pi c_X(r) \hat{g}(r)), \quad r > 0 \quad (6.58)$$

Para el caso de un vector de marcas multivariante, disponemos del siguiente estimador para la función de correlación de marcas cruzadas

$$\begin{aligned} \hat{h}_{z^l z^k}(r) &= \frac{1}{2\pi c_X(r) \hat{g}(r) \hat{\lambda}_0^2 \hat{\mu}^l \hat{\mu}^k} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n Z^l(s_i) Z^k(s_j) k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|) = \\ &= \frac{\frac{1}{c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n Z^l(s_i) Z^k(s_j) k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{\frac{\hat{\mu}^l \hat{\mu}^k}{c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}. \end{aligned} \quad (6.59)$$

Un estimador de la *f-densidad producto anisotrópica*,  $l_f^{(2)}(r, \varphi)$  puede ser obtenido de la siguiente forma

$$\hat{l}_f^{(2)}(r, \varphi) = \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{K(s_j - s_i, (r, \varphi)) f(z_i, z_j)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})}, \quad 0 \leq \varphi \leq \pi \quad (6.60)$$

donde  $K$  es como en (6.44). Por tanto, la *función de correlación de marcas anisotrópica* viene dada por

$$\hat{k}_f(r, \varphi) = \frac{\hat{l}_f^{(2)}(r, \varphi)}{\hat{l}_{N_0}^{(2)}(r, \varphi)}, \quad 0 \leq \varphi \leq \pi \quad (6.61)$$

Para las funciones acumuladas  $\hat{\kappa}_f(r)$ , podemos considerar los siguientes estimadores corregidos por borde,

$$\hat{\kappa}_f(r) = \sum_{0 < \|s_i - s_j\| \leq r} \frac{f(z_i, z_j)}{\hat{\lambda}_0^2 C_X(\|s_i - s_j\|)} \quad (6.62)$$

o bien

$$\hat{\kappa}_f(r) = \sum_{0 < \|s_i - s_j\| \leq r} \frac{f(z_i, z_j)}{\hat{\lambda}_0^2 \nu(X_{s_j} \cap X_{s_i})} \quad (6.63)$$

Particularmente, para  $f(z_i, z_j) = z_i z_j$ , (6.63) pasa a ser

$$\hat{\kappa}_{zz}(r) = \sum_{0 < \|s_i - s_j\| \leq r} \frac{Z(s_i)Z(s_j)}{\hat{\lambda}_0^2 \nu(X_{s_j} \cap X_{s_i})} \quad (6.64)$$

y para  $f(\varphi_i, \varphi_j)$ ,

$$\hat{\kappa}_d(r) = \sum_{0 < \|s_i - s_j\| \leq r} \frac{f(\varphi_i, \varphi_j)}{\hat{\lambda}_0^2 \nu(X_{s_j} \cap X_{s_i})} \quad (6.65)$$

para un  $r > 0$  suficientemente pequeño. El sumatorio funciona para cualquier par de puntos con distancia Euclídea no superior a  $r$ . Las transformadas habituales vienen dadas por

$$\hat{L}_f(r) = \sqrt{\hat{\kappa}_f(r) / (\pi \hat{\kappa}_f(\infty))}, \quad (6.66)$$

y

$$\hat{L}_{zz}(r) = \sqrt{\hat{\kappa}_{zz}(r) / (\pi \hat{\mu}_z^2)} \quad (6.67)$$

o

$$\hat{L}_d(r) = \sqrt{\hat{\kappa}_d(r) / \left(\pi \frac{\pi}{4}\right)} \quad (6.68)$$

para  $r > 0$ .

Para el proceso de segmentos o líneas, en el que también disponemos de marcas de longitud, las expresiones (6.65) y (6.68) son

$$\hat{\kappa}_d^l(r) = \sum_{0 < \|s_i - s_j\| \leq r} \frac{f(\varphi_i, \varphi_j) l_i l_j}{\hat{\lambda}_0^2 v(X_{s_j} \cap X_{s_i})} \quad (6.69)$$

y

$$\hat{L}_d^l(r) = \sqrt{\hat{\kappa}_d^l(r) / \left(\pi \frac{\pi}{4} l^{-2}\right)} \quad (6.70)$$

Finalmente, hay que hacer notar que  $\bar{l} = \sum_{i=1}^n l_i / n$  y  $\hat{\lambda}_0^2 = \frac{n(n-1)}{v(X)^2}$ .

En el caso bivalente discreto, en el que  $f(z_i, z_j) = I^{12}(i, j) = I(s_i \text{ tiene marca } 1) \cdot I(s_j \text{ tiene marca } 2)$ , tenemos que

1. correspondiente a (6.48),

$$\hat{l}_{12}^{(2)}(r) = \frac{1}{2\pi r} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{I^{12}(i, j) k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|)}{v(X_{s_j} \cap X_{s_i})} \quad (6.71)$$

2. correspondiente a (6.50),

$$\hat{l}_{12}^{(2),0}(r) = \frac{1}{2\pi r c_X(r)} \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n I^{12}(i, j) k_\varepsilon(r - \|s_i - s_j\|). \quad (6.72)$$

A partir de (6.72) podemos deducir el correspondiente estimador para la *función bivalente pair correlation*,

$$\hat{g}_{12}(r) = \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n k_\varepsilon \left( r - \|s_{1i} - s_{2j}\| \right) / \left( \hat{\lambda}_1 \hat{\lambda}_2 2\pi r c_X(r) \right), \quad r > 0 \quad (6.73)$$

La correspondiente función acumulada de la función bivalente pair correlation, la  $K$ -función bivalente,  $\hat{K}_{12}(r)$  puede ser encontrada en Diggle (1983, p.107-108) y la que proponemos aquí viene dada por

$$\hat{K}_{12}(r) = \sum_{0 < \|s_{1i} - s_{2j}\| \leq r} \frac{1}{\hat{\lambda}_1 \hat{\lambda}_2 c_X(\|s_{1i} - s_{2j}\|)}$$

Por tanto,  $\hat{L}_{12}(r) = \sqrt{\frac{\hat{K}_{12}(r)}{\pi}}$ .

El contraste estadístico de la independencia se realiza mediante test de Monte Carlo test condicionado por los patrones marginales (Silverman, 1986). La idea del test es la de mantener los puntos del tipo 1 fijos mientras se realizan rotaciones aleatorias sobre los puntos del tipo 2. Entonces, se calcula la función  $L_{12}$  así como las correspondientes envolturas.

Para obtener la correspondiente *función de correlación bivalente bi-marcada*, se debe considerar la siguiente  $f$ -función,  $f(z_1, z_2) = I^y z_1 z_2$ , que nos lleva al estimador

$$\hat{h}_{zz}^{12}(r) = \sum_{i=1}^n \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n k_\varepsilon \left( r - \|s_{1i} - s_{2j}\| \right) Z(s_{1i}) Z(s_{2j}) / \left( \hat{\lambda}_1 \hat{\lambda}_2 \hat{\mu}_{1z} \hat{\mu}_{2z} 2\pi r c_X(r) \hat{g}_{12}(r) \right), \quad r > 0. \quad (6.74)$$

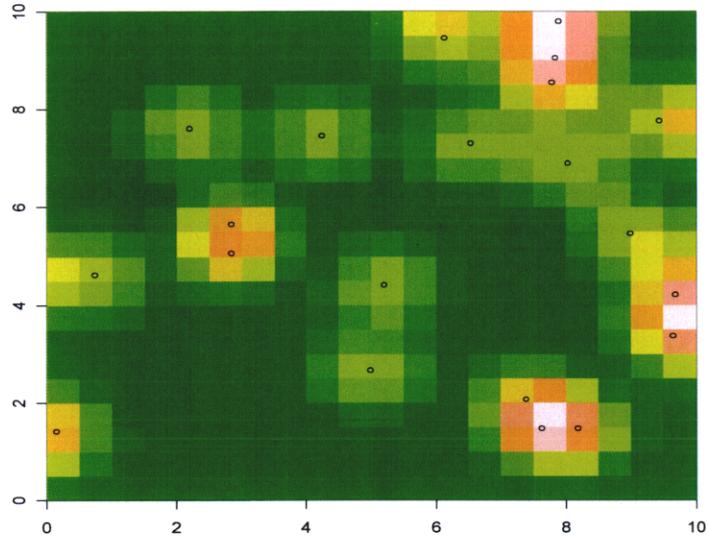
Los estimadores correspondientes a las funciones acumuladas son

$$\hat{\kappa}_{zz}^{12}(r) = \sum_{0 < \|s_{1i} - s_{2j}\| \leq r} \frac{Z(s_{1i}) Z(s_{2j})}{\hat{\lambda}_1 \hat{\lambda}_2 c_X(\|s_{1i} - s_{2j}\|)} \quad (6.75)$$

y

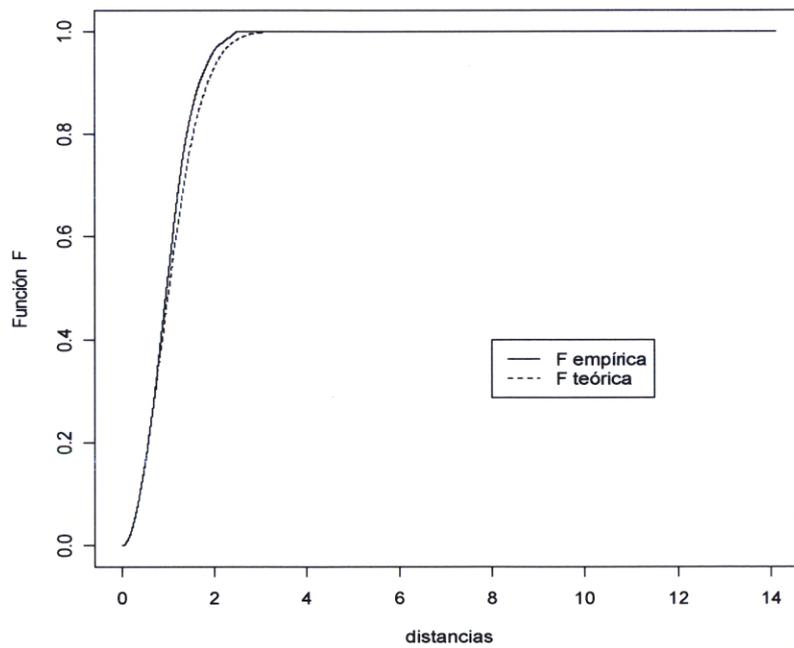
$$\hat{L}_{zz}^{12}(r) = \sqrt{\hat{\kappa}_{zz}^{12}(r) / (\pi \hat{\mu}_{1z} \mu_{2z})}. \quad (6.76)$$

### 6.5.- RESULTADOS DEL MODELO ESPACIAL

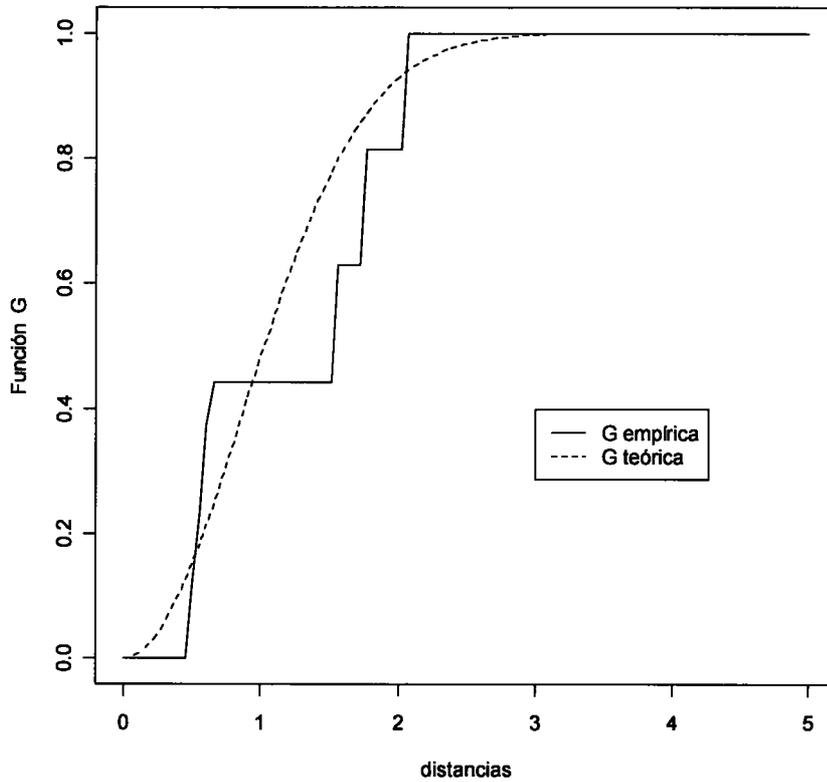


**Figura 6.1.** Estimación kernel de la función de intensidad

La Figura 6.1. representa una estimación por kernel (núcleo) de la función de intensidad (número de elementos por unidad de área) del patrón puntual dado por las posiciones de los 21 *Ulex* en la región cuadrangular de 100 metros cuadrados.



**Figura 6.2.** Funciones F teórica (bajo Poisson) y empírica



**Figura 6.3.** Funciones G teórica (bajo Poisson) y empírica

Las Figuras 6.2. y 6.3. representan ciertas características de funciones que dependen de ciertos tipos de distancias. Bajo la hipótesis de aleatoriedad (proceso de Poisson) ambas funciones tienen ciertas formas específicas y viene representadas en ambas figuras. Se observa que no difieren mucho las funciones empíricas asociadas a las posiciones de los 21 *Ulex* de las teóricas, lo que indicaría una cierta aleatoriedad en la estructura espacial de los *Ulex*.

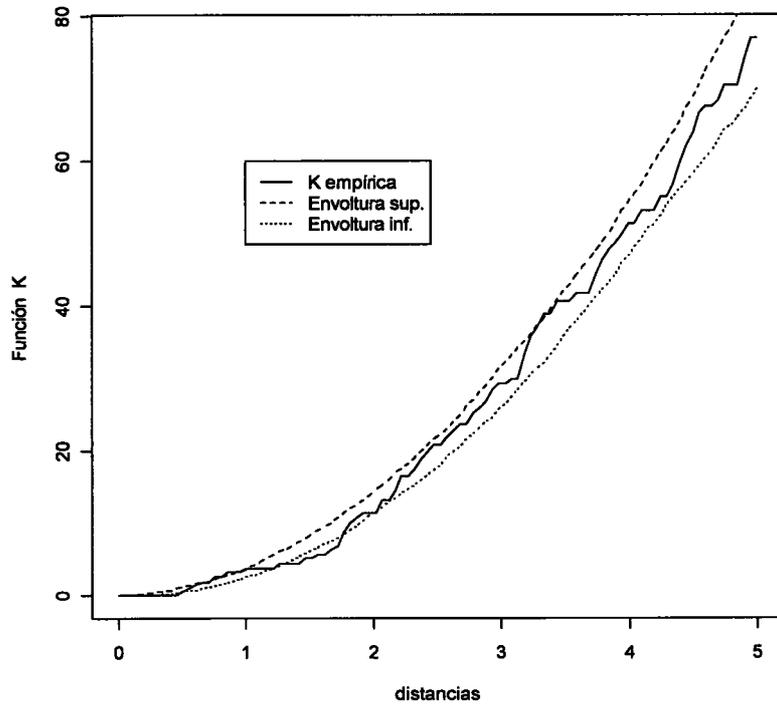


Figura 6.4. Funciones K teórica (bajo Poisson) y empírica. Envolturas bajo Poisson.

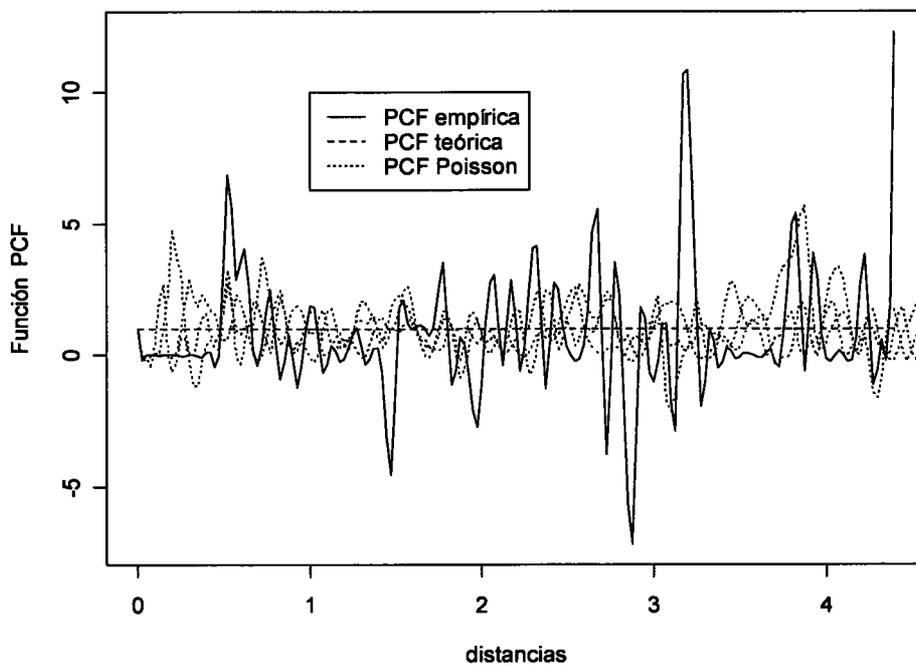


Figura 6.5. Funciones PCF teórica (y bajo Poisson) y empírica

Sin embargo, esta hipótesis queda rechazada al evaluar la función de Ripley o K-función, que representa una característica de segundo orden, es decir, analiza la estructura de interdependencias entre las localizaciones. En la Figura 6.4. se representa la función K empírica calculada sobre los datos de los *Ulex*, la teórica bajo el supuesto de Poisson y las envolturas que hacen el papel de intervalos de confianza sobre el valor de la K función bajo aleatoriedad espacial. En este sentido esta figura es más representativa que las anteriores pues podemos directamente aceptar o rechazar esta hipótesis.

Observando esta Figura podemos concretar que el patrón espacial de los *Ulex* no es aleatorio y viene gobernado por algún mecanismo biológico que le proporciona una estructura de inhibición a pequeñas distancias (entre 1 y 2 metros) combinando una cierta estructura de agregación a distancias entre 3 y 4 metros. Esto queda corroborado en la Figura 6.5., al representar la PCF (función pair-correlation) empírica y la teórica bajo aleatoriedad. Si el patrón de los *Ulex* fuera aleatorio, su PCF debería estar alrededor del 1, sin variaciones significativas respecto a la forma de la PCF bajo Poisson (ver líneas en color rojo). Sin embargo, la PCF muestra un pico significativo negativo alrededor de los 1.5 metros indicativo de inhibición (repulsión) entre los *Ulex* y otro pico esta vez positivo alrededor de los 3.3 metros, indicativo de una estructura de agregación o cluster.

## 6.6.- ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LAS CURVAS DE CRECIMIENTO

El crecimiento es una propiedad fundamental de los sistemas biológicos, que tiene lugar al nivel de poblaciones, animales y plantas individuales, y en general en los organismos vivos. Desgraciadamente, no se pueden medir de manera continua la mayoría de estos procesos de crecimiento. De modo que es preferible modelizar las medidas mediante funciones matemáticas. Esto nos da la oportunidad de interpolar a intervalos no estimados. Más aún, se puede producir una uniformidad de los valores medidos y eliminar, al menos en parte, los errores aleatorios. También se pueden calcular características de la curva de crecimiento, como la velocidad de crecimiento y los puntos de inflexión. Finalmente, se puede obtener una compresión de la información, ya que el proceso en su totalidad puede describirse con unos pocos parámetros.

Las curvas de crecimiento consisten en repeticiones de las observaciones de una variable continua dada a lo largo de un periodo de tiempo. Por ejemplo, las alturas y los pesos pueden ser medidos para distintos individuos a diferentes edades. En el caso del presente trabajo, se miden la altura y el diámetro máximo de la planta para diferentes individuos de una misma especie de aliaga (*Ulex Parviflorus* Pourret) situados en una superficie de 10 m<sup>2</sup>.

Históricamente, han sido propuestos diferentes métodos para el análisis estadístico de las curvas de crecimiento, como por ejemplo, al método ANOVA univariante, las medidas repetitivas ANOVA o las aproximaciones multivariantes generales. Más recientemente, la aproximación de modelización mediante regresión multivariante ha adquirido importancia en los estudios de curvas de crecimiento. Este modelo es similar en muchos aspectos a las aproximaciones multivariantes generales, aunque es mucho más flexible y eficiente, motivos por los cuales ha logrado alcanzar gran importancia. La

aproximación de modelización utilizando una regresión multivariante descompone el problema de modelización en dos partes: la modelización de la estructura de la media y la modelización de la estructura de la covarianza, los modelos asociados a la modelización de la media se basan en la existencia de una relación funcional entre el valor esperado de una observación y su tiempo de medida. Esta relación puede ser caracterizada de un modo muy general por una función uniforme no paramétrica o más específicamente por un polinomio de orden bajo u otros modelos paramétricos. Del mismo modo, los modelos propuestos para la modelización de la covarianza están basados en la existencia de una relación funcional entre la covarianza entre dos observaciones cualesquiera y los tiempos de sus medidas respectivas. Del mismo modo que en la modelización de la estructura de la media, tanto los modelos paramétricos como los no paramétricos pueden utilizarse para modelizar la estructura de la covarianza.

Comparado con los otros dos métodos clásicos de análisis de la varianza, los cuales ignoran la estructura de la covarianza, y con la aproximación multivariante clásica, que estima la matriz de covarianzas pero que no impone ninguna estructura a esta matriz, la aproximación más general de regresión multivariante tiene algunas desventajas. En primer lugar, la modelización de la estructura de la covarianza generalmente resulta más eficiente que la estimación de la estructura de la media de los datos. En segundo lugar, tiende a dar resultados más eficientes para los errores standard de la estructura estimada para la media. Tercero, en la mayoría de los casos se puede estar en el caso de pérdida de datos o tratar con datos para los cuales las medidas del tiempo no son comunes en los individuos estudiados. Finalmente, la aproximación de regresión multivariante puede ser utilizado incluso cuando el número de medidas temporales es grande en relación al número de individuos si se utiliza un modelo lo suficientemente sencillo.

Se asume que las medidas repetidas de una variable respuesta continua se observan sobre un periodo de tiempo determinado para cada uno de los  $m$  individuos. Sea  $y_i = (y_{i1}, \dots, y_{in_i})$  el vector de las  $n_i$  medidas realizadas sobre el individuo  $i$ -ésimo y sea  $t_i = (t_{i1}, \dots, t_{in_i})$  el correspondiente vector de medidas temporales.

Se representa el conjunto de medidas temporales en el estudio como  $\{t_1, t_2, \dots, t_m\}$ . Las medidas del tiempo pueden ser distintas y pueden variar de un individuo a otro. Si las medidas del tiempo son comunes para todos los individuos, es decir, si  $t_1 = t_2 = \dots = t_m$ , entonces se dice que el conjunto de medidas es rectangular y entonces se denota  $n$  a el número común de medidas realizadas.

También puede utilizarse un vector de covarianzas,  $x_{ij}$ , asociado a  $y_{ij}$ . La covarianza puede tener cierta dependencia respecto al tiempo, pueden ser totalmente independientes o incluso puede darse el caso que exista una mezcla de los dos casos anteriores. Si estamos en el caso de independencia entre las covarianzas y el tiempo, se puede escribir  $x_i \equiv x_{ij}$ .

En este modelo se tienen en cuenta tres suposiciones: la independencia de las respuestas entre los distintos individuos, la distribución normal de las respuestas y la

inexistencia de pérdidas de datos, o a lo sumo, que las respuestas perdidas sean despreciables. Con estas tres suposiciones, se escribe el modelo general como:

$$y_i \sim N(\mu_i, \Sigma_i) \quad (i = 1, 2, \dots, m. \text{ independientes})$$

donde  $\mu_i$  es un vector  $n_i \times 1$  con el elemento  $j$ -ésimo  $\mu(t_{ij}, x_{ij})$  y  $\Sigma_i$  es una matriz positiva  $n_i \times n_i$  definida por los elementos  $(j, k)$ -ésimos  $\Sigma(t_{ij}, t_{ik}, x_{ij}, x_{ik})$ , siendo  $\mu$  y  $\Sigma$  funciones con valores reales.

Con esta estructura, la modelización de las curvas de crecimiento requiere esencialmente la elección de una función para la media  $\mu(\cdot)$  y una función para la covarianza  $\Sigma(\cdot)$ . Estas funciones pueden ser paramétricas o no paramétricas. De acuerdo con esto, se puede escribir la función para la media como  $\mu(t, x, \beta)$  y la función de la covarianza como  $\Sigma(t, u, x, \omega, \theta)$ , donde  $\beta$  es un  $p$ -vector y  $\theta$  es un  $q$ -vector de parámetros desconocidos.

### 6.6.1.- Modelización de la media

La elección de la función para describir la media está generalmente asociada por un número de consideraciones, incluyendo la simplicidad del ajuste, la facilidad de su interpretación, las especificidades de las medidas, flexibilidad y algunos objetivos de inferencia estadística.

Por razones de simplicidad y facilidad de interpretación, los efectos del tiempo y de otros covarían con la media y se asume que son, normalmente, aditivos, es decir, una función media de la forma  $\mu(t_{ij}, x_{ij}, \beta) = \mu_t(t_{ij}, \beta_t) + \mu_x(x_{ij}, \beta_x)$ , con  $\beta$   $(\beta'_t, \beta'_x)'$ . Una situación en la cual una función aditiva puede ser apropiada se da cuando los individuos se encuentran agrupados en base a un factor de clasificación. Si no se mide otra covarianza, entonces  $x_{ij}$  consiste en un valor independiente del tiempo de una variable nominal indicativa del número de miembros del grupo. En estos casos se incluye frecuentemente a la función de la media, un tratamiento para el efecto aditivo  $\tau_g$ , correspondiente a los miembros del grupo,

$$\mu(t_{ij}, x_{ij}) = \mu_t(t_{ij}) + \tau_g$$

donde  $g$  denota el grupo a l que pertenece el individuo  $i$ .

Naturalmente, una estructura aditiva no es siempre adecuada. Por ejemplo, el modelo anterior especifica que las respuestas de la media para individuos de dos grupos difiere en una cantidad constante sobre el tiempo total de estudio (una característica que se conoce como "paralelismo"). Es muy probable que un modelo no aditivo sea mucho más adecuado, es decir,  $\mu(t_{ij}, x_{ij}) = \mu_{t,g}(t_{ij})$  si el individuo  $i$  pertenece al grupo  $g$ .

Si la colección de medidas es rectangular, entonces una opción viable es considerar que  $\mu_t(t_{ij})$  es no estructurada o saturada, es decir,  $\mu_t(t_{ij}, x_{ij}) = \mu_{t,g}(t_{ij})$ , si el individuo  $i$  pertenece al grupo  $g$ . Además, una estructura saturada para la media puede estimarse con

precisión incluso cuando la relación de medidas no sea rectangular, siempre y cuando que cada medida del tiempo esté lo suficientemente repicada en los individuos. Esto es, si  $t_1, t_2, \dots, t_n$  es una colección de distintas medidas temporales de los individuos, y se mide sobre un número lo suficientemente grande de individuos para cada uno de estos tiempos, entonces los correspondientes parámetros de la media  $\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_n$  pueden estimarse con eficiencia. La estructura saturada es la más flexible de todas las estructuras de la media, ya que se basa en una forma no paramétrica de la media.

Una alternativa a los métodos anteriores de modelos saturados de la media es el modelo lineal general

$$\mu(t_{ij}, x_{ij}, \beta) = \sum_{l=1}^p \beta_l f_l(t_{ij}, x_{ij})$$

donde  $f_1(t_{ij}, x_{ij}), \dots, f_p(t_{ij}, x_{ij})$  son funciones específicas. Este modelo general también incluye

a los polinomios, es decir,  $\mu(t_{ij}, x_{ij}, \beta) = \sum_{l=1}^p \beta_l t_{ij}^{l-1}$ .

Sin embargo, los polinomios y otros modelos lineales no son adecuados cuando la respuesta tiene asíntotas inferior y superior o presenta cambios bruscos en su comportamiento durante el estudio. Para estas situaciones se utilizan los modelos no lineales, en los que la dependencia funcional de la respuesta de los individuos de  $\beta$  no es lineal. A continuación se muestran algunos de los modelos no lineales para el estudio de curvas de crecimiento:

- Curva logística:  $\mu(t_{ij}, \beta) = \frac{\beta_1}{1 + \beta_2 \exp(-\beta_3 t_{ij})}$
- Curva de Gompertz:  $\mu(t_{ij}, \beta) = \frac{\beta_1}{-\beta_2 \exp(-\beta_3 t_{ij})}$
- Curva de Richards:  $\mu(t_{ij}, \beta) = \frac{\beta_1}{[1 + \beta_2 \exp(-\beta_3 t_{ij})]^{\beta_4}}$
- Curva de Weibull:  $\mu(t_{ij}, \beta) = \beta_1 - \beta_2 \exp(-\beta_3 t_{ij}^{\beta_4})$

En estas cuatro curvas, los parámetros no pueden ser en ningún caso negativos.

### 6.6.2.- Modelización de la covarianza

Aunque el modelo general permite que la covarianza dependa de otras covarianzas además del tiempo, en la gran mayoría de los casos  $\epsilon(t, u, x, w; \theta)$  se supone que solo depende de las medidas de tiempo  $t$  y  $u$ , o como mucho de  $t$ ,  $u$  y una variable nominal indicativa del número de miembros del grupo.

En contraste con la media, la cual es en general explícitamente específica en términos de una función cuyos valores son los elementos de  $\mu_i$ , la covarianza es mas

comúnmente implícita en términos de funciones cuyos valores no son los elementos de  $\epsilon_i$  pero si son los elementos de una matriz similar a  $\epsilon_i$ .

El dato más común implícito es una varianza-correlación de datos, en las que las funciones para las respuestas, varianzas y correlaciones son específicas. Las ventajas de esta especificación es la conexión existente con un diagnóstico gráfico muy conocido. Otras dos especificaciones implícitas, que tienen una relación una con otra similar a la que hay entre la explícita varianza-covarianza varianza-correlación de datos, es la existente entre la matriz de correlación y la varianza parcial-correlación parcial de datos. La matriz de correlación de los datos viene dada por una función para los elementos de la llamada matriz de correlación  $\epsilon_i^{-1}$  La varianza parcial-correlación parcial de datos consiste en una función la varianza parcial de cada observación y una función para la correlación parcial entre cada pareja de observaciones.

Estos dos datos son útiles cuando algunas parejas de respuestas son condicionalmente independientes dando los valores de las otras respuestas, para entonces los elementos de  $\epsilon_i^{-1}$  correspondientes a esas parejas son igual a cero.

La especificación implícita final que podemos considerar es la especificación de la ecuación de las respuestas, en la cual  $y_{ij}$  se expresa como la suma de estas medias y uno o más componentes aleatorios, y en los cuales los elementos  $\epsilon_i$  pueden derivarse. En los componentes aleatorios pueden incluirse, por ejemplo, valores de las respuestas a tiempos cortos. La especificación de la ecuación de las respuestas tiene la ventaja de la interpretación y, por esta razón, usualmente proporciona un método computacional más simple para simular datos con esta estructura.

Desde que las observaciones sobre diferentes sujetos son asumidas como independientes y así solo las estructuras de la covarianza dentro de los sujetos necesitan ser consideradas, podemos suprimir el subíndice  $i$  cuando describimos estas estructuras. De acuerdo con esto,  $y_j$  representa la respuesta de un sujeto genérico al tiempo  $t_j$ .

Para la varianza-correlación de datos, ponemos  $t_{jj} = \epsilon(t_j, t_j)$  y  $\rho_{jk} = \text{corr}(y_j, y_k) = \epsilon(t_j, t_k) / (\sigma_j \sigma_k)^{1/2}$  para  $j > k$ ; desde que la matriz de correlación es simétrica y los elementos de la diagonal son iguales, la especificación de  $\rho_{jk}$  para  $j \leq k$  es innecesaria. Para la especificación autorregresiva, permitimos que  $\phi_{jk}$  ( $j > k$ ) sea el  $(j, j-k)$  elemento de  $T$  y  $\sigma_j^2$  sea el  $j$  elemento diagonal de  $D$ . Finalmente, para la especificación de la ecuación de las respuestas, por comodidad de presentación la media de forma que sea saturada, escribiendo  $\mu_j = E(y_j)$ .

1. Modelo del compuesto simétrico (CS).

**El modelo CS viene dado por la siguiente varianza-correlación de datos:**

$$\sigma_{jj} = \sigma^2 \quad \text{para todo } j, \quad \rho_{jk} = \rho \quad \text{para } j > k$$

Este modelo altamente parsimonioso (q02) fue muy popular, pero cada vez se utiliza menos debido a la aparición de modelos flexibles capaces de modelizar varianzas heterogéneas y correlaciones no constantes.

2. Modelos de autorregresión estacionaria (AR).

**El primer orden de modelos de autorregresión [AR(1)] viene dada por la siguiente ecuación:**

$$Y_1 = \mu_1 + \varepsilon_1 ,$$

$$Y_j = \mu_j + \rho(y_{j-1} - \mu_{j-1}) + \varepsilon_j \quad (j = 2, \dots, n)$$

donde  $-1 < \rho < 1$ , las “innovaciones”  $\{\varepsilon_j\}$  son variables aleatorias independientes  $N(0, \sigma_j^2)$  con  $\sigma_1^2 = \sigma^2 / (1 - \rho^2)$  y  $\sigma_j^2 = \sigma^2$  para  $j = 2, \dots, n$ . La correspondiente varianza-correlación de datos es:

$$\sigma_{jj} = \sigma^2 \text{ para todo } j, \rho_{jk} = \rho^{j-k} \text{ para } j > k$$

lo cual revela que las correlaciones son funciones de  $j-k$  monótonamente decrecientes (en módulo). Además, si las medidas de tiempo son igualmente espaciadas entonces las correlaciones son funciones del tiempo transcurrido monótonamente decrecientes (en módulo). Para esta última característica cuando los tiempos están igualmente espaciados, las correlaciones pueden ser especificadas por el modelo de “tiempo continuo” que viene dado por:

$$\rho_{jk} = \rho^{t_j - t_k} \text{ para } t_j > t_k \text{ con } 0 < \rho < 1$$

**La generalización del modelo AR(1) nos conduce al modelo AR(s) definido por:**

$$Y_1 = \mu_1 + \varepsilon_1 ,$$

$$Y_j = \mu_j + \sum \phi_k (y_{j-k} - \mu_{j-k}) + \varepsilon_j \quad (j = 2, \dots, n)$$

donde  $s$  es un integrando mas grande que uno,  $s^* = \min(s, j-1)$  y los  $\varepsilon_j$  son variables aleatorias normales con media en el cero. Para  $j > s$  la varianza de  $\varepsilon_j$  es constante y para  $j =$

1,...,s la varianza de  $\epsilon_j$  es similar que las varianzas de todas las respuestas que son iguales y las correlaciones entre  $y_j$  y  $y_k$  dependen solo de  $j-k$ .

3. Media móvil (MA) y otros conjuntos de modelos para la covarianza.

**El modelo de la media móvil para un orden  $u$  [MA( $u$ )] viene dado por la siguiente ecuación:**

$$Y_j = \mu_j + \sum \alpha_i \cdot \epsilon_{j-i} \quad , \alpha_0 = 1, \alpha_1, \dots, \alpha_u \text{ arbitrario}$$

donde los  $\epsilon_j$  son variables aleatorias independientes e idénticamente distribuidos  $N(0, \sigma^2)$ . El resultado para la varianza de las respuestas y las correlaciones vienen dadas por:

$$\sigma_{jj} = \sigma^2 + \sum \alpha_i^2 \text{ para todo } j$$

$$\rho_{jk} = (\alpha_{j-k} + \alpha_1\alpha_{j-k} + \alpha_2\alpha_{j-k+2} + \dots + \alpha_{u-j+k}\alpha_u) / (1 + \alpha_1^2 + \dots + \alpha_u^2) \text{ si } j-k = 1, \dots, u$$

$$\rho_{jk} = 0 \text{ sí } j-k \geq u+1$$

**Los modelos MA( $u$ ) pueden ser generalizados en el modelo Topplitz de orden  $u$  que viene dado por:**

$$\sigma_{jj} = \sigma^2 \text{ para todo } j$$

$$\rho_{jk} = \rho_{j-k} \text{ si } j-k = 1, \dots, u$$

$$\rho_{jk} = 0 \text{ sí } j-k \geq u+1$$

donde  $\rho_1, \dots, \rho_u$  son parámetros arbitrarios sujetos solo a la obligación de que sean positivos.

4. Extensiones heterogéneas (CSH, ARH, MAH).

**Los modelos CS, AR y MA son estacionarios, es decir, precisan varianzas con iguales respuestas.**

Las extensiones heterogéneas de esos modelos conservan la misma estructura de correlación pero permite que las varianzas de las respuestas dependan del tiempo. Si la dependencia del tiempo es completamente general, entonces el número de parámetros en la estructura de la covarianza es  $O(n)$ . Muchos modelos heterogéneos resultan al considerar la varianza como una función del tiempo (lineal, cuadrática,...).

5. Modelos ARIMA.

Un modelo ARIMA (s,d,u) generaliza un modelo ARIMA postulando que el orden d de las diferencias entre medias consecutivas, en vez de las medidas en si mismas, siguen un modelo estacionario ARIMA (s,u). Un caso especial es el ARIMA (0,1,0) o modelo del paseo aleatorio:

$$Y_j - \mu_j = \sum a_i \quad (j=1,\dots,n)$$

donde  $a_1, \dots, a_n$  son variables aleatorias independientes  $N(0, \sigma_a^2)$ . Para este proceso:

$$\sigma_{jj} = \sigma_a^2 \text{ y } \rho_{jk} = (k/j)^{1/2} \text{ para } j > k$$

De este modo, el incremento de las varianzas (linealmente) a lo largo del tiempo y las correlaciones entre medidas equidistantes también se incrementan (no linealmente) a lo largo del tiempo. Este comportamiento es típico de los modelos ARIMA en general.

Otros dos casos especiales son el ARIMA (0,1,1) y el modelo ARIMA (1,1,0):

$$Y_j - \mu_j - (y_{j-1} - \mu_{j-1}) = \phi[y_{j-1} - \mu_{j-1} - (y_{j-2} - \mu_{j-2})] + a_i$$

donde las  $a_i$  son otra vez variables aleatorias independientes  $N(0, \sigma_a^2)$ .

6. Modelo de los coeficientes aleatorios.

El modelo general de los coeficientes aleatorios es:

$$Y_i = X_i \beta + Z_i u_i + e_i \quad (i = 1, \dots, m)$$

donde los  $Z_i$  son matrices específicas, los  $u_i$  son vectores de coeficientes aleatorios distribuidos independientemente como  $N M(0, G_i)$ , los  $G_i$  son positivos pero por otra parte son matrices no estructuradas, y los  $e_i$  son independientemente distribuidos como  $N M(0, \sigma^2 I_{n_i})$ . Generalmente se asume que los  $G_i$  son iguales; por eso la matriz de la covarianza de  $y_i$  es cogida como  $\epsilon_i = Z_i G Z_i' + \sigma^2 I_{n_i}$ . Algunos casos especiales incluyen los modelos de coeficientes aleatorios lineales (RCL) y coeficientes aleatorios cuadráticos (RCQ). En el caso de los lineales,  $G = \gamma$  y  $Z_i = [1_{n_i}, t_i]$ .

$$G = \begin{pmatrix} \sigma_{00} & \sigma_{01} \\ \sigma_{10} & \sigma_{11} \end{pmatrix}$$

En el caso,  $Z_i = [1_{n_i}, t_i, (t_i^2, \dots, t_i^{n_i})]$ .

Dos rasgos de los modelos RC son su parsimoniedad y su aplicabilidad a situaciones en las cuales las medidas de tiempo desigualmente espaciadas o no rectangulares.

Los modelos RC a menudo son considerados diferentes de los modelos de covarianza paramétrica. Por ejemplo, la estructura para un sujeto observado a tiempos igualmente espaciados  $t_1=1, \dots, t_n = n$  viene dado por

$$\sigma_{jj} = \sigma^2 + \sigma_{00} + 2\sigma_{01} j + \sigma_{11} j^2,$$

$$\rho_{jk} = (\sigma_{00} + \sigma_{01} (j + k) + \sigma_{11} j k) / ((\sigma^2 + \sigma_{00} + 2\sigma_{01} j + \sigma_{11} j^2)^{1/2} \cdot (\sigma^2 + \sigma_{00} + 2\sigma_{01} k + \sigma_{11} k^2)^{1/2})$$

Esta estructura es bastante flexible para permitir varios tipos de varianzas y comportamiento correlaciones, incluyendo crecimiento o decrecimiento de varianzas, y correlaciones de las cuales algunas son negativas mientras que otras son positivas.

### 6.6.3.- Ajustes no-paramétricos versus ajustes paramétricos

Los estimadores de la curva no-paramétrica son a priori preferidos por los estadísticos; básicamente, la preferencia de estos modelos se debe a la estabilización de los máximos y mínimos en la curva. La predisposición de su situación es generalmente un problema menor: es despreciable frente a los picos simétricos, y en el caso del ajuste no-paramétrico. En la mayoría de los casos se desea conocer cualitativamente la forma y la dirección de la inclinación de la curva cuando se estudia un estimador, pero sería aconsejable conocer el tamaño aproximado de éste. Cuando se trabaja con modelos de ajuste paramétricos, la situación se complica en gran medida. Se produce una distorsión deformación cualitativa, que se da cuando ciertas estructuras no se tienen en cuenta en la construcción del modelo. También se produce una distorsión cuantitativa, produciéndose cuando todas las características fundamentales están caracterizadas por el modelo, pero debido a las discrepancias entre la función real y la obtenida según el modelo, se producen unas diferencias entre los valores de las características.

Los modelos de regresión no-paramétrica presentan unas ventajas que evitan ciertos problemas que pueden darse en los modelos paramétricos:

- No postulan ningún modelo funcional y no hay por tanto ninguna suposición.
- El sesgo es más fácil de entender, ya que el modelo opera localmente y además el estimador contiene él mismo información sobre el sesgo.
- Fáciles de modelizar con métodos computacionales.

### 6.7.- MATERIALES Y MÉTODOS

El objetivo de este trabajo es estudiar la existencia de una posible dependencia entre diferentes individuos de una misma especie de arbustos mediterráneos, en particular, una aliaga (*Ulex Parviflorus* Pourret) situados en una superficie de 100 m<sup>2</sup> en el Desierto de las Palmas (Benicassim, Castellón). La posible correlación entre ellos se limita a la

dependencia temporal y espacial, es decir, identificar si los individuos tienen curvas de crecimiento estadísticamente significativas, y en el caso de serlo, ver si existe una correlación de los individuos situados próximamente en el espacio. Las características (variables) estudiadas son la altura y el diámetro de los *Ulex*, y se dispone de un dato por semana durante un periodo de dos años, de octubre de 1996 hasta julio de 1997 y de octubre de 1997 hasta julio de 1998. A su vez, también se dispone de las coordenadas (x, y) dentro de la región de estudio para cada individuo de la especie estudiada.

Para estudiar las curvas de crecimiento de los *Ulex* en función del tiempo se utiliza un modelo de modelización paramétrico. Para obtener las curvas de regresión no lineal se utiliza el programa Statgraphics, y el modelo de regresión utilizado es la curva de Gompertz.

La curva de Gompertz es un caso particular de la curva logística generalizada en el caso que el parámetro T es muy pequeño o muy grande, es decir, cuando T se aproxima a cero o infinito. La ecuación general para la curva de Gompertz es la siguiente:

$$Y = A + C e^{-e^{-B(x-M)}}$$

donde Y es la altura o el diámetro correspondiente al individuo *Ulex*, y la variable x es el tiempo expresado en semanas. Como puede observarse, una curva Gompertz está definida en función de unos parámetros A, C, B y M. El parámetro A controla la asíntota inferior, el parámetro C controla la asíntota superior, el parámetro B regula el factor o velocidad de crecimiento, y finalmente el parámetro M controla el tiempo de máximo crecimiento. La asíntota superior viene dada por la suma de los parámetros A y C.

El Statgraphics estima los valores de los parámetros A, C, B y M a partir de unos valores iniciales que se le proporcionan. En algunos casos el programa no optimiza los parámetros, y da unos intervalos de confianza muy amplios; en estos casos, se dan nuevos valores iniciales a los parámetros y finalmente el programa converge y da los valores optimizados. También existen individuos para los cuales no se puede optimizar alguno de los parámetros, como la altura del *Ulex* 14 o los diámetros de los *Ulex* 3, 15 y 16.

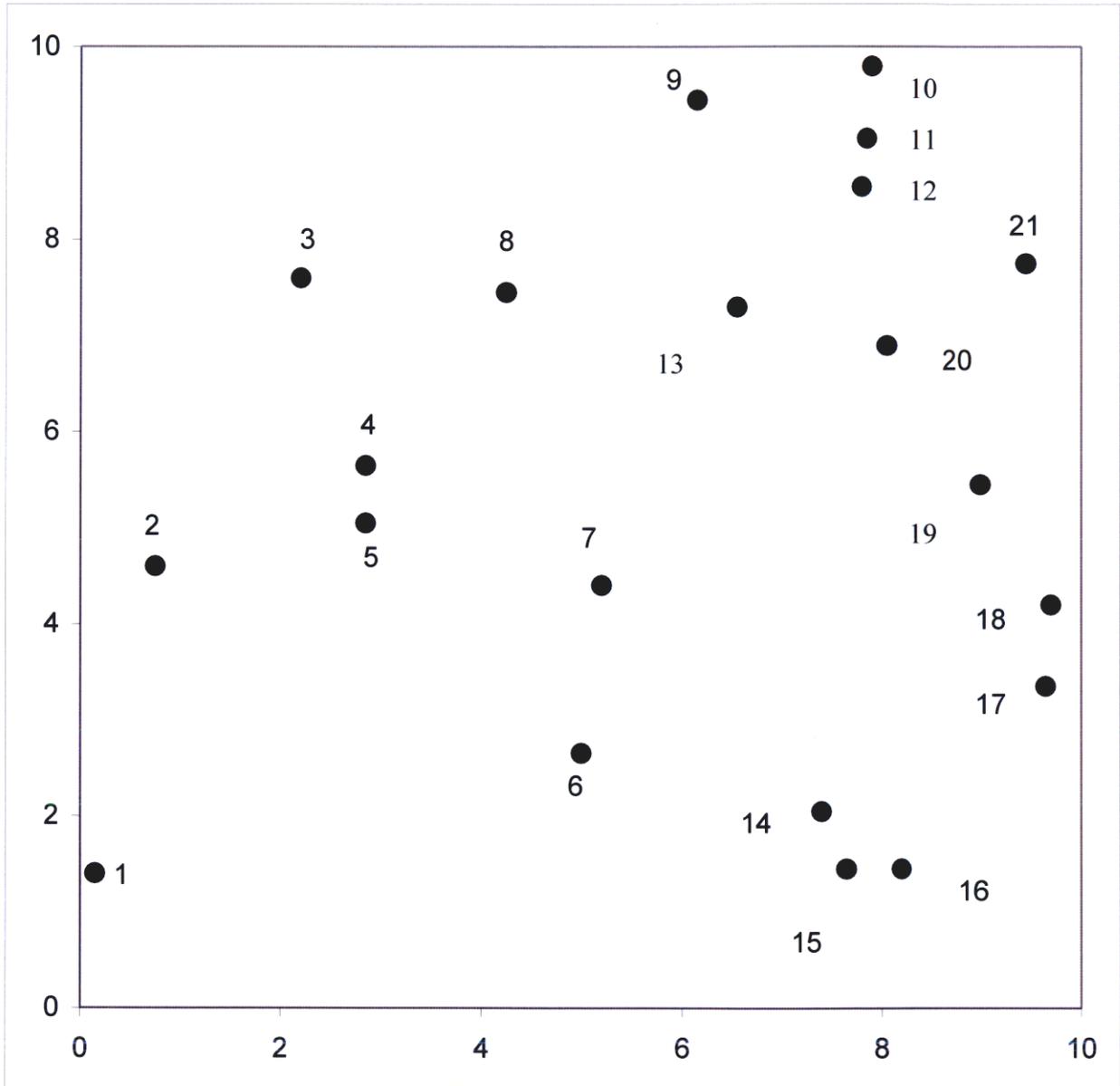
Tras obtener los valores de los parámetros, se representan conjuntamente la curva de crecimiento empírica (curvas reales obtenidas a partir de las medidas experimentales) y la curva obtenida mediante el modelo matemático. Se observa que para las alturas las curvas modelizadas reproducen fielmente las curvas experimentales; en el caso de los diámetros la situación es muy distinta, pues no hay tanta concordancia entre las gráficas.

Una vez obtenidos los parámetros que caracterizan a las curvas de Gompertz, se procede a buscar si los parámetros son significativamente iguales entre los distintos individuos. Para ello se representan en un gráfico de Excel los intervalos de confianza para el parámetro (A, C, B, M) para los 21 *Ulex*, y se dice que son significativamente iguales en el caso que el intervalo de confianza de un *Ulex* esté comprendido dentro del intervalo de confianza de otro *Ulex*. Así, se observa que para los parámetros B y M existe un gran número de *Ulex* con dichos parámetros significativamente iguales. Este hecho puede apreciarse con mayor claridad en las tablas comparativas, donde se observa que para los

parámetros B y M de las alturas las tablas muestran un gran número de igualdades (cuando los parámetros son significativamente iguales para dos *Ulex* se indica con una aspa x).

### 6.8.- RESULTADOS DE LAS CURVAS DE CRECIMIENTO

La situación de los 21 ejemplares de *Ulex parviflorus*, dentro de mi parcela de tesis es la siguiente:



**Figura 6.6.** Parcela de tesis (distribución de los ejemplares de *Ulex* en la parcela de experimentación)

A continuación se representan conjuntamente la curva de crecimiento empírica de las alturas (curvas reales obtenidas a partir de las medidas experimentales) y la curva obtenida mediante el modelo matemático. En el eje X se representa el tiempo de experimentación, en semanas y en el eje Y las alturas, en centímetros. Color azul la altura obtenida y color rosa la altura calculada. Se han realizado para los 21 ejemplares de *Ulex*, representadas desde la figura 6.7 hasta la 6.27.

### ALTURAS

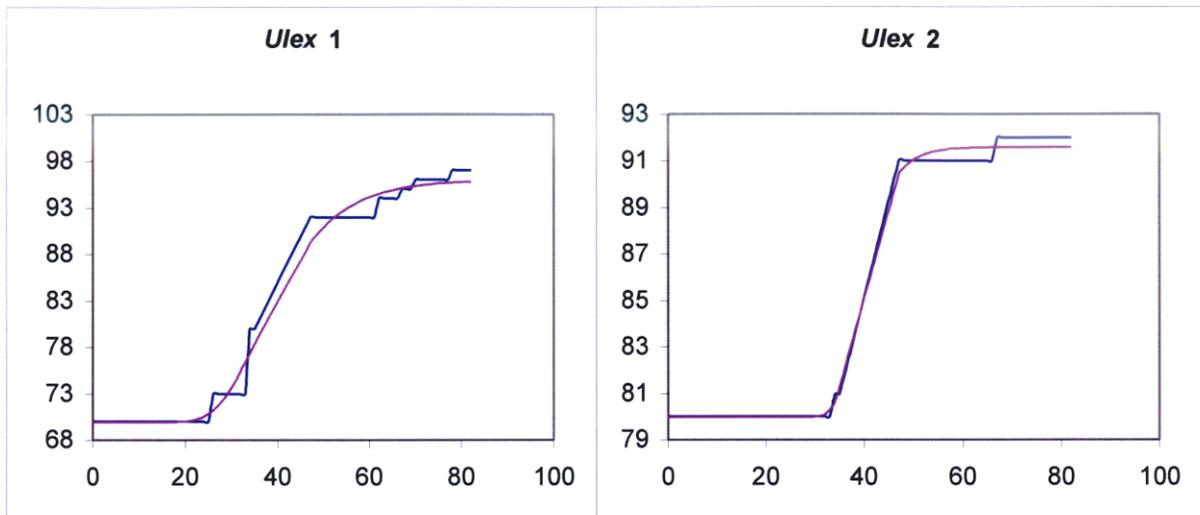


Figura 6.7

Figura 6.8

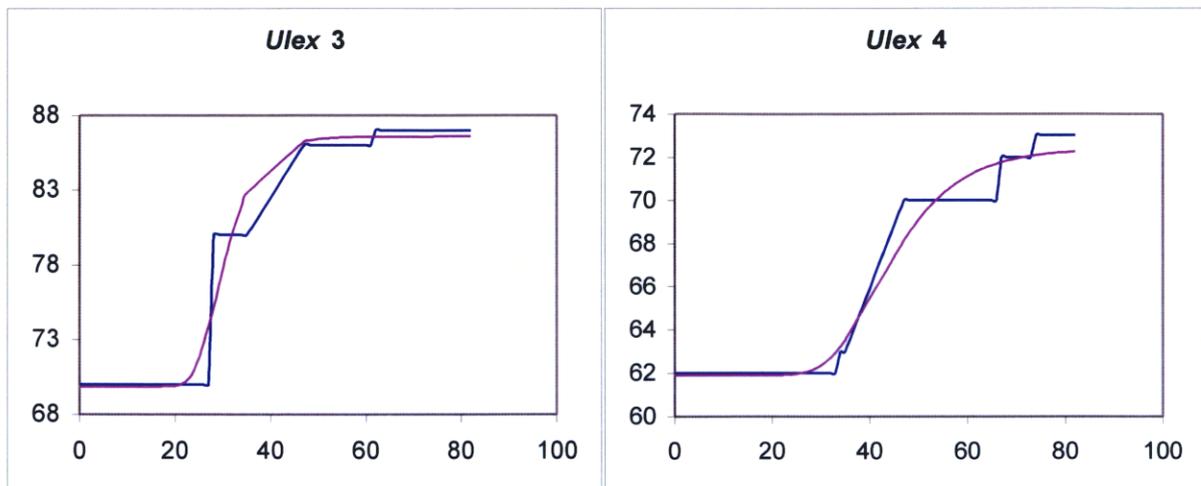


Figura 6.9

Figura 6.10

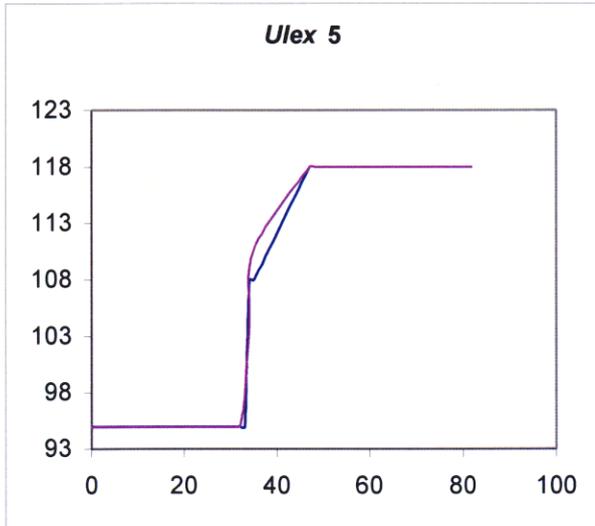


Figura 6.11

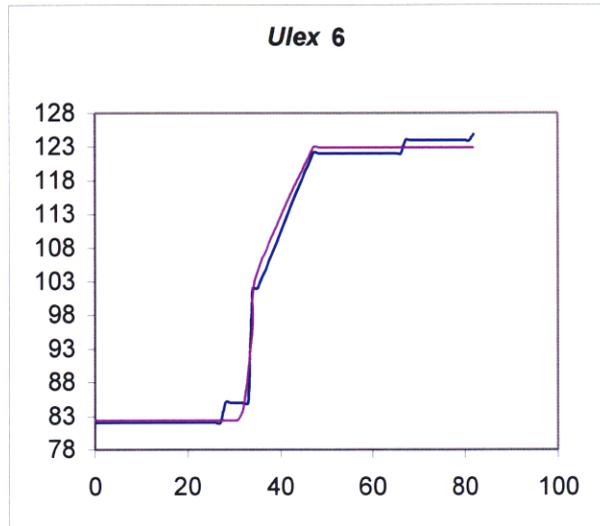


Figura 6.12

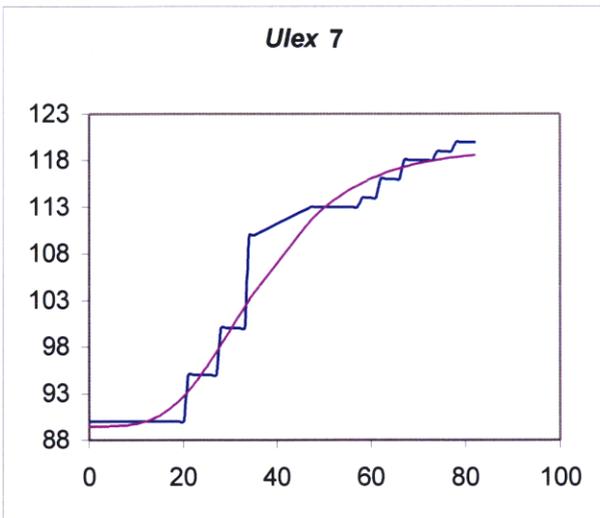


Figura 6.13

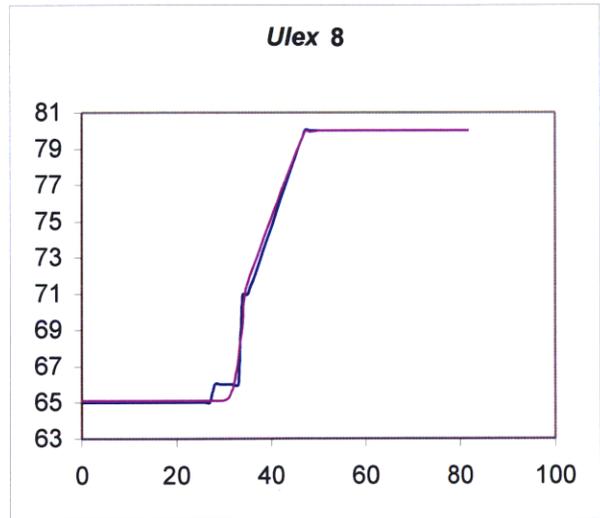


Figura 6.14

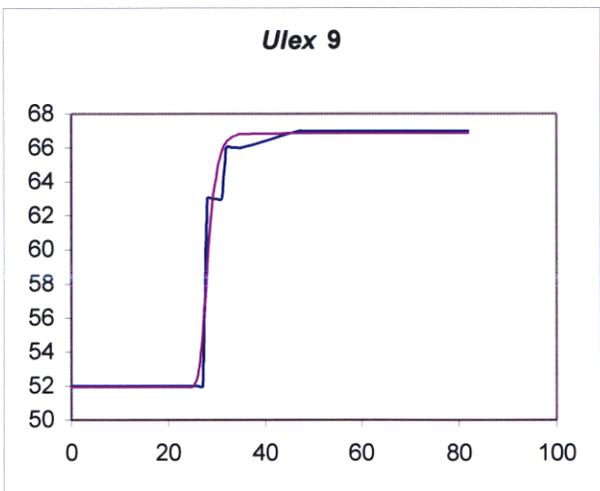


Figura 6.15

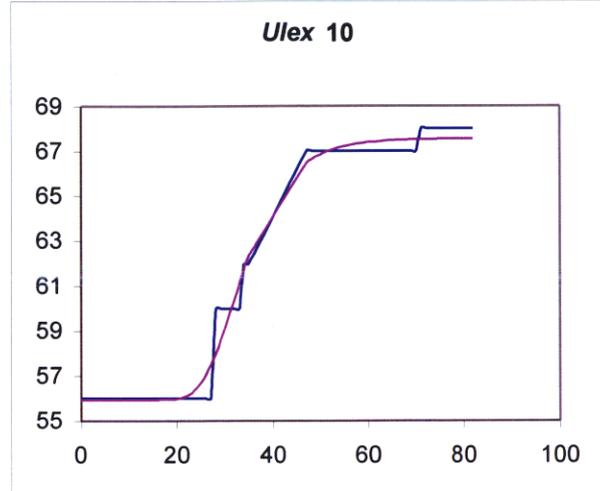


Figura 6.16

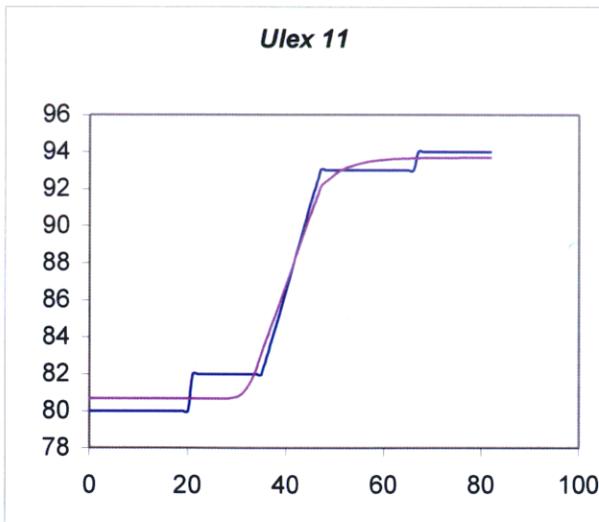


Figura 6.17

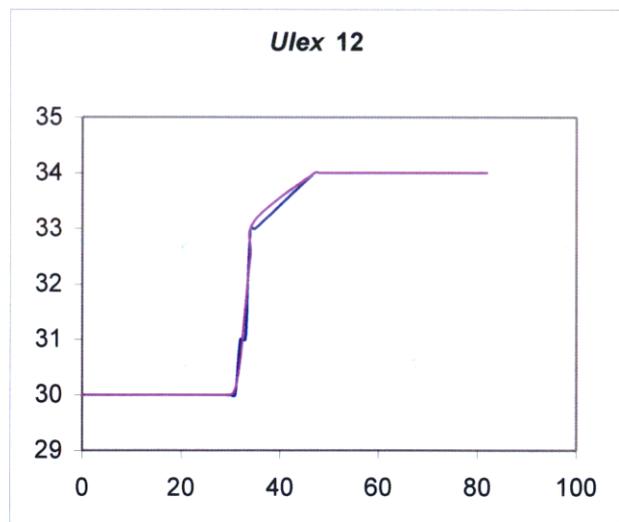


Figura 6.18

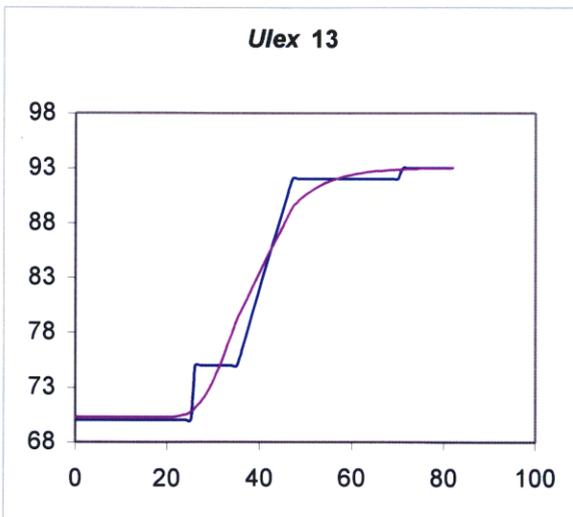


Figura 6.19

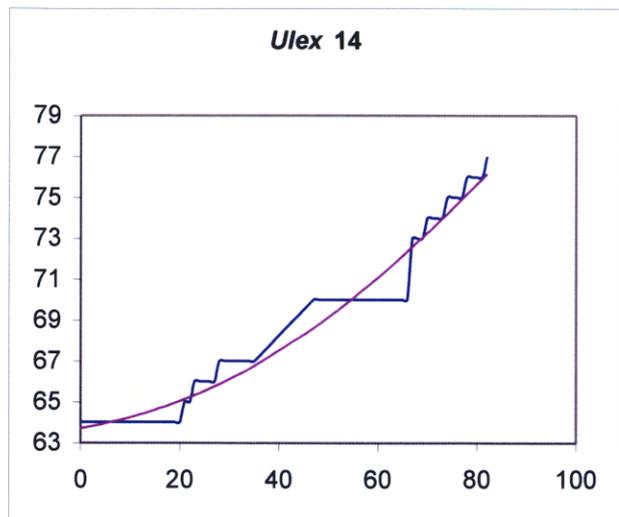


Figura 6.20

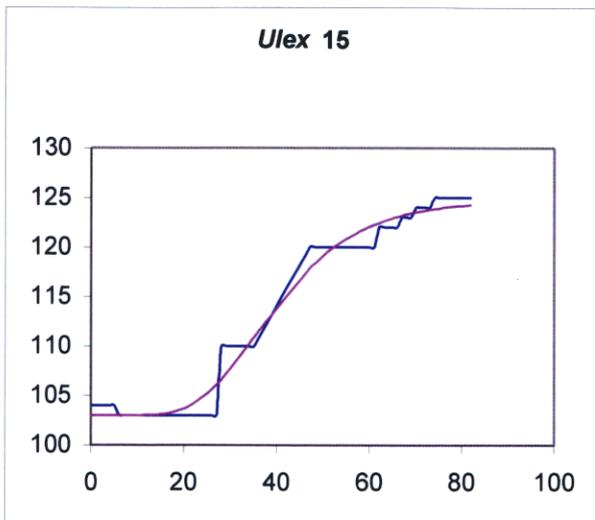


Figura 6.21

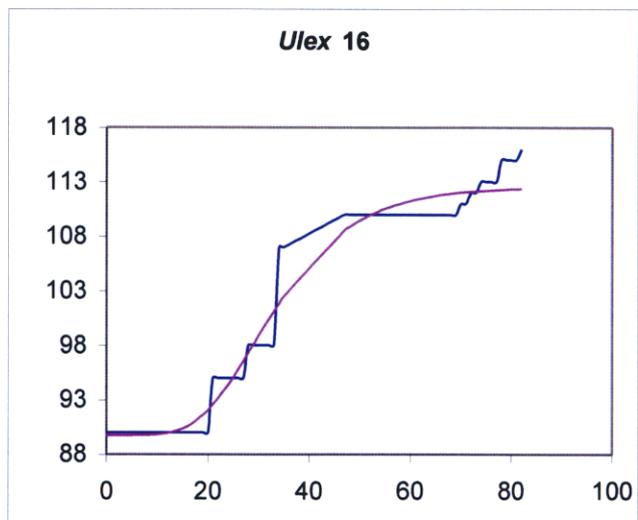


Figura 6.22

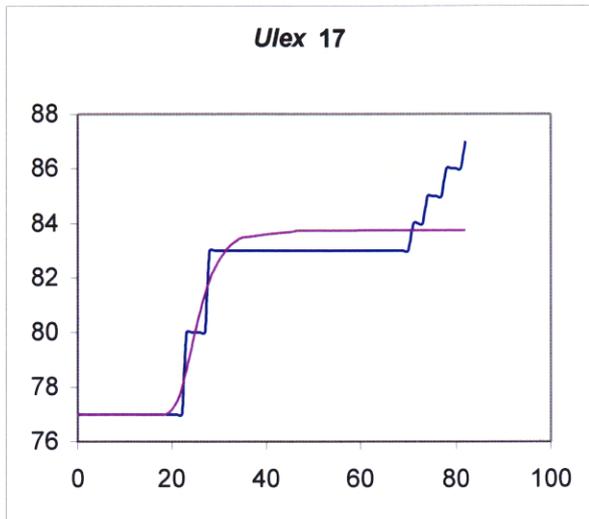


Figura 6.23

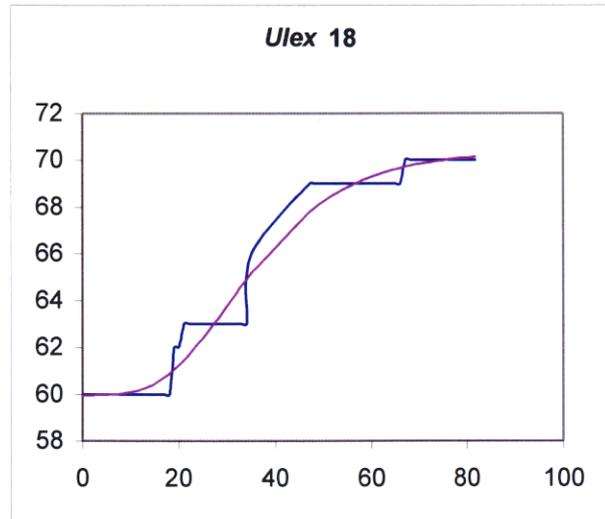


Figura 6.24

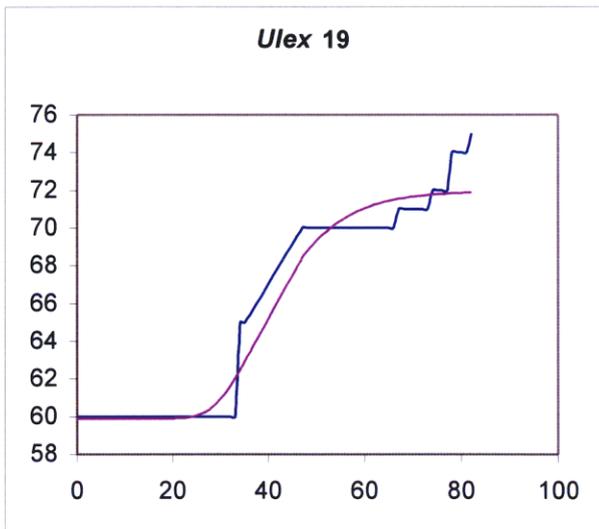


Figura 6.25

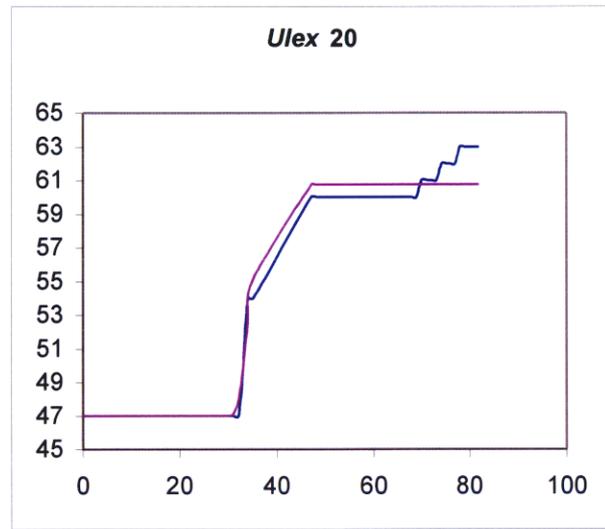


Figura 6.26

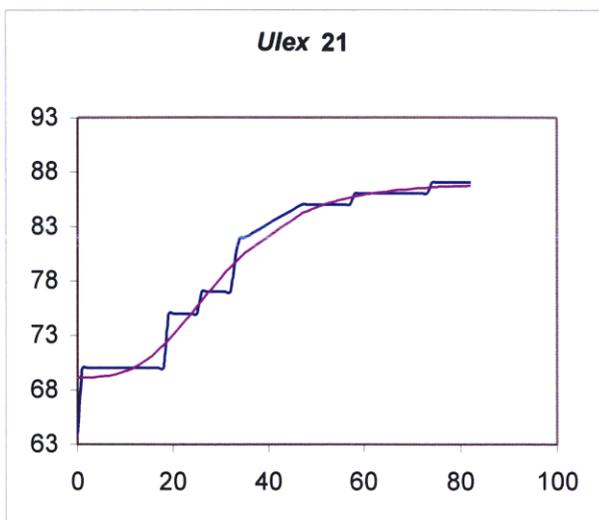


Figura 6.27

La curva Gompertz está definida en función de unos parámetros A, C, B y M. El parámetro A (figura 6.28) controla la asíntota inferior, el parámetro C (figura 6.29) controla la asíntota superior, el parámetro B (figura 6.30) regula el factor o velocidad de crecimiento, y finalmente el parámetro M (figura 6.31) controla el tiempo de máximo crecimiento.

Intervalos de confianza de estos parámetros son los siguientes:

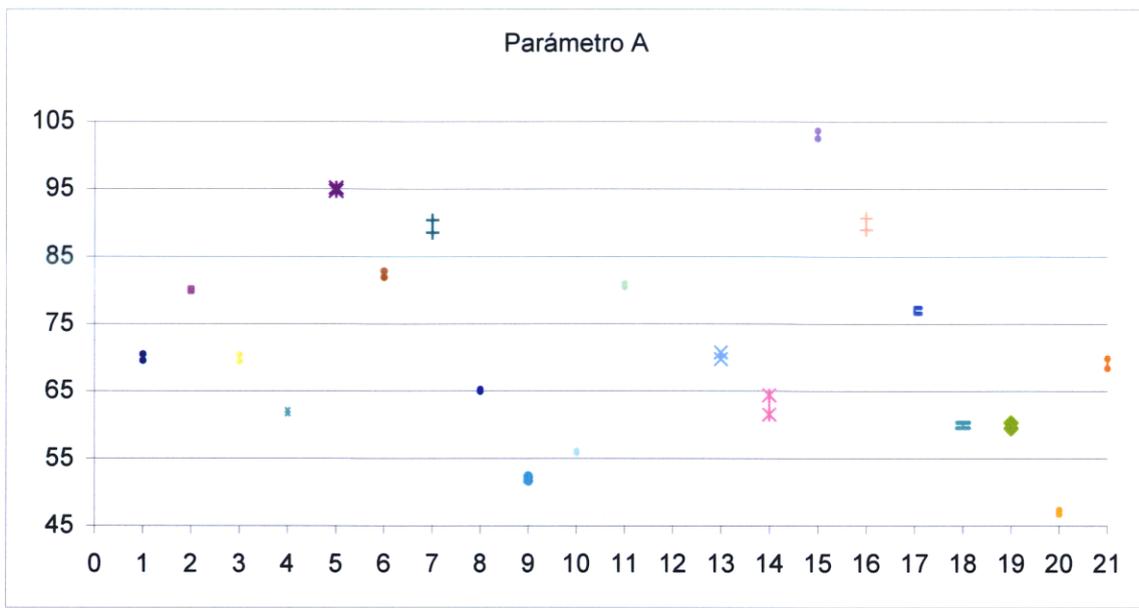


Figura 6.28

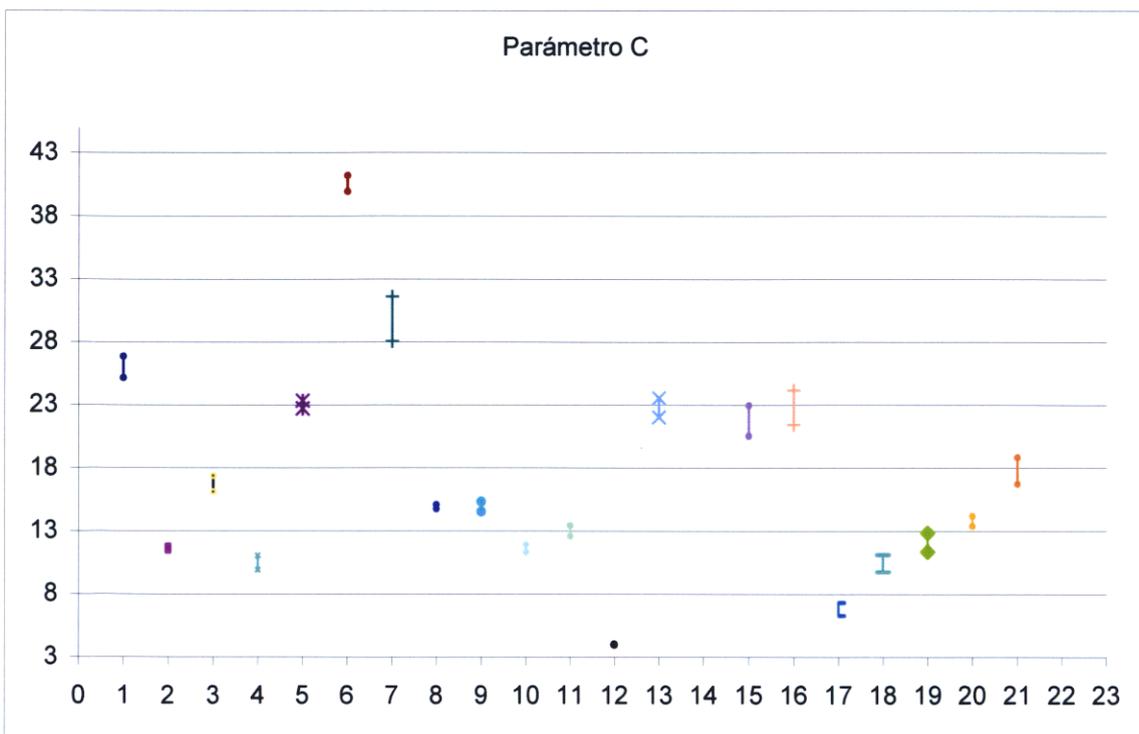


Figura 6.29

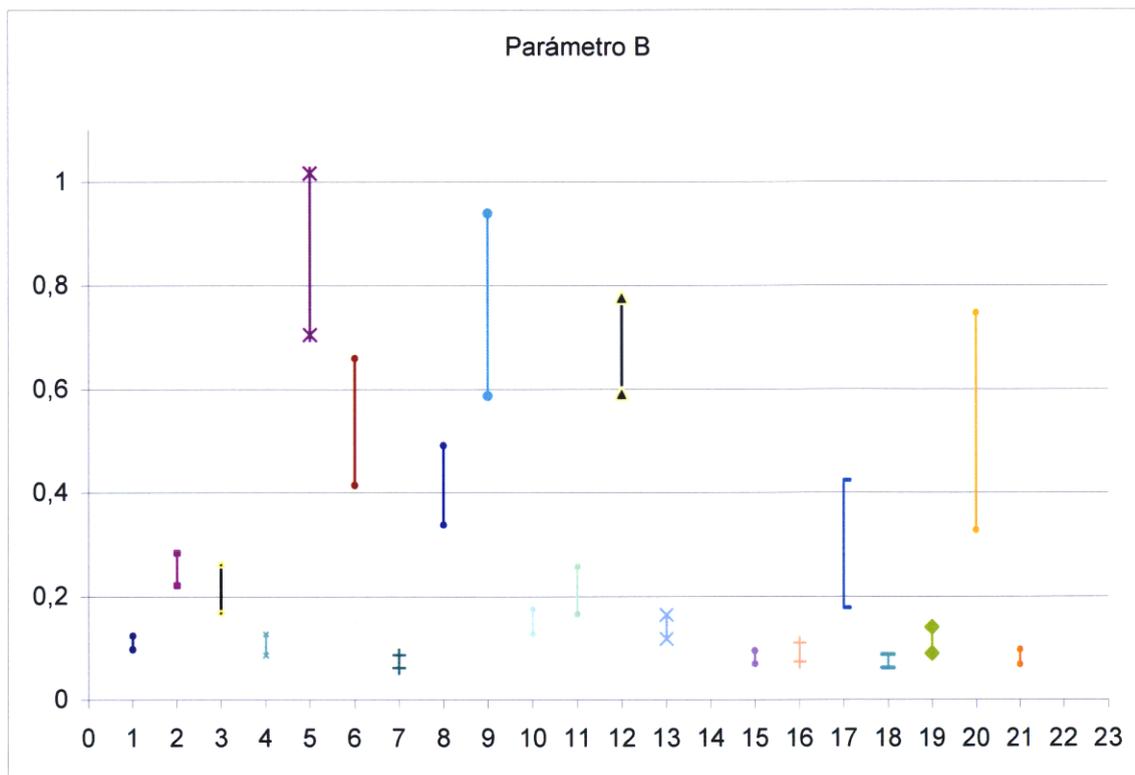


Figura 6.30

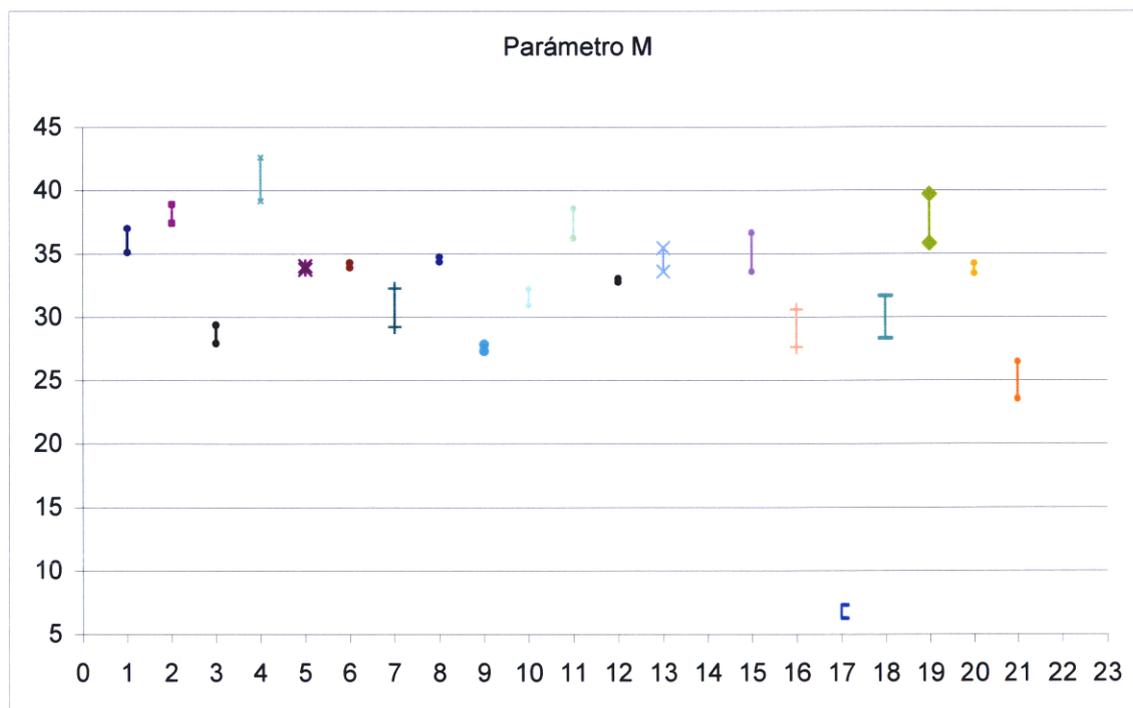


Figura 6.31

Una vez obtenidos los parámetros que caracterizan a las curvas de Gompertz, se procede a buscar si los parámetros son significativamente iguales entre los distintos individuos. Para ello se representan en un gráfico de Excel los intervalos de confianza para el parámetro (A, C, B, M) para los 21 *Ulex*, y se dice que son significativamente iguales en el caso que el intervalo de confianza de un *Ulex* esté comprendido dentro del intervalo de confianza de otro *Ulex*.

Se realizan las tablas comparativas (tablas: 6.1, 6.2, 6.3, 6.4), para cada uno de los parámetros, indicando con una aspa X, cuando los parámetros son significativamente iguales para dos *Ulex*.

**PARÁMETRO A**

| ULEX | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 1    |   |   | X |   |   |   |   |   |   |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    | X  |
| 2    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 3    | X |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    | X  |
| 4    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 5    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 6    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 7    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |
| 8    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 9    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 10   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 11   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 12   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 13   | X |   | X |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |
| 14   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 15   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 16   |   |   |   |   |   |   | X |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 17   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 18   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |
| 19   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |
| 20   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 21   | X |   | X |   |   |   |   |   |   |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |

TABLA 6.1

**PARÁMETRO C**

| U\EX | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 1    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 2    |   |   |   |   |   |   |   |   |   | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |
| 3    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |
| 4    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |
| 5    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    | X  |    |    | X  | X  |    |    |    |    |    |
| 6    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 7    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 8    |   |   |   |   |   |   |   |   | X |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 9    |   |   |   |   |   |   |   | X | X |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 10   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 11   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X  | X  |    |
| 12   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 13   |   |   |   |   | X |   |   |   |   |    |    |    |    |    | X  | X  |    |    |    |    |    |
| 14   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 15   |   |   |   |   | X |   |   |   |   |    |    |    | X  |    |    | X  |    |    |    |    |    |
| 16   |   |   |   |   | X |   |   |   |   |    |    |    | X  |    | X  |    |    |    |    |    |    |
| 17   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 18   |   |   |   | X |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 19   |   |   |   |   |   |   |   |   |   | X  | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 20   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 21   |   |   | X |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |

TABLA 62

**PARÁMETRO B**

| U\EX | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 1    |   |   |   | X |   |   |   |   |   |    | X  | X  |    |    | X  |    |    |    | X  |    |    |
| 2    |   |   | X |   |   |   |   |   |   |    | X  |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |
| 3    |   | X |   |   |   |   |   |   |   | X  | X  |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |
| 4    | X |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    | X  | X  |    | X  | X  |    | X  |
| 5    |   |   |   |   |   |   |   | X | X |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    | X  |
| 6    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    | X  | X  |    |    |    |    | X  |
| 7    |   |   |   |   | X | X |   |   |   |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    | X  |
| 8    |   |   | X |   |   |   |   |   |   |    | X  | X  |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |
| 9    |   | X | X |   |   |   |   |   |   | X  |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |
| 10   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 11   | X |   |   | X |   |   |   |   |   | X  |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |
| 12   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 13   |   |   |   |   |   |   |   | X |   |    |    |    |    |    |    | X  |    | X  | X  |    | X  |
| 14   | X |   | X |   |   |   |   |   |   |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |
| 15   |   |   |   |   |   |   |   | X |   |    |    |    |    |    | X  | X  |    |    |    |    | X  |
| 16   | X |   |   | X |   |   |   |   | X |    |    |    | X  |    | X  | X  |    |    |    |    | X  |
| 17   |   |   |   |   | X | X |   | X | X |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |
| 18   |   |   |   | X |   |   | X |   |   |    |    |    |    |    | X  | X  |    | X  | X  |    |    |

TABLA 63

**PARÁMETRO M**

| Ulex | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 1    |   |   |   |   |   |   |   |   |   | X  |    | X  |    | X  |    |    |    | X  |    |    |    |
| 2    |   |   |   |   |   |   |   |   |   | X  |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |
| 3    |   |   |   |   |   |   | X |   |   |    |    |    |    |    | X  |    | X  |    |    |    |    |
| 4    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |
| 5    |   |   |   |   | X |   |   |   |   |    | X  |    | X  |    |    |    |    |    |    | X  |    |
| 6    |   |   |   | X |   |   |   |   |   |    | X  |    | X  |    |    |    |    |    |    | X  |    |
| 7    |   |   | X |   |   |   |   |   |   | X  |    |    |    |    | X  |    | X  |    |    |    |    |
| 8    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    | X  |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |
| 9    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |
| 10   |   |   |   |   |   |   | X |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |
| 11   | X | X |   |   |   |   |   |   |   |    |    | X  |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |
| 12   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 13   | X |   |   |   | X | X |   | X |   |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    | X  |
| 14   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 15   | X |   |   |   | X | X |   | X |   | X  |    |    |    |    |    |    |    |    | X  | X  |    |
| 16   |   |   | X |   |   |   | X |   | X |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |
| 17   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 18   |   |   | X |   |   |   | X |   |   | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |
| 19   | X | X |   | X |   |   |   |   |   | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |
| 20   |   |   |   |   | X | X |   |   |   |    |    |    | X  |    | X  |    |    |    |    |    |    |
| 21   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |

TABLA 6.4

Así, se observa que para los parámetros B y M existen un gran número de *Ulex* con dichos parámetros significativamente iguales. Este hecho se aprecia con mayor claridad en las tablas comparativas, donde se observa que para los parámetros B y M de las alturas las tablas muestran un gran número de igualdades (cuando los parámetros son significativamente iguales para dos *Ulex* se indica con una aspa x).

Representación conjunta de la curva de crecimiento empírica de los diámetros (curvas reales obtenidas a partir de las medidas experimentales) y la curva obtenida mediante el modelo matemático. En el eje X se representa el tiempo de experimentación, en semanas y en el eje Y los diámetros, en centímetros. Color azul el diámetro obtenido y color rosa el diámetro calculado. Se han realizado para los 21 ejemplares de *Ulex*, representadas desde la figura 6.32 hasta la 6.52.

### DIÁMETROS

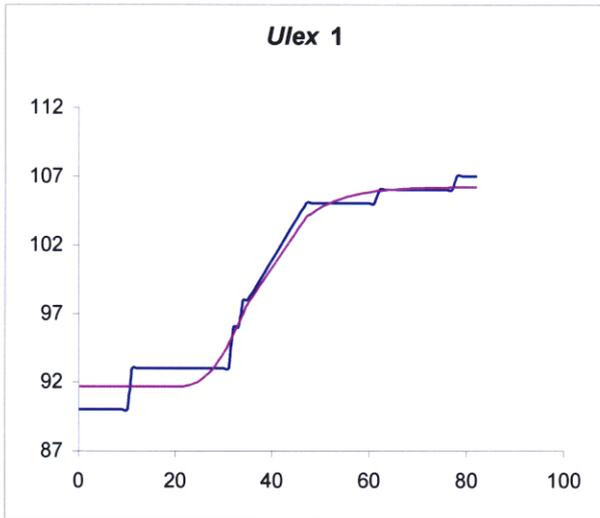


Figura 6.32

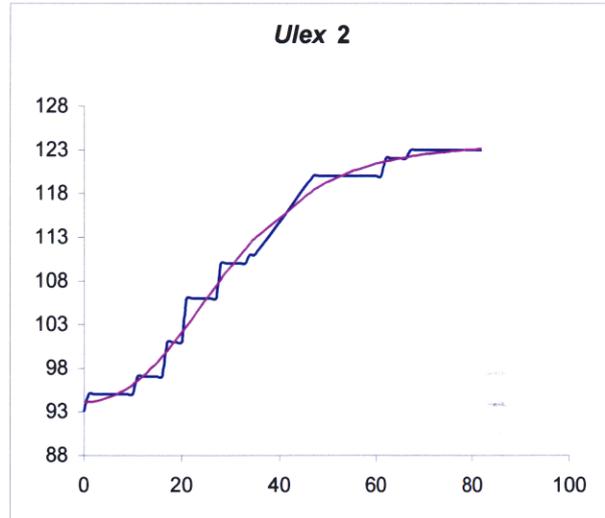


Figura 6.33

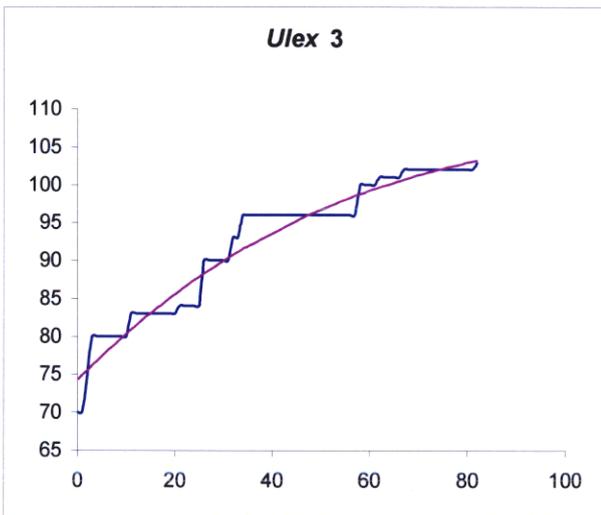


Figura 6.34

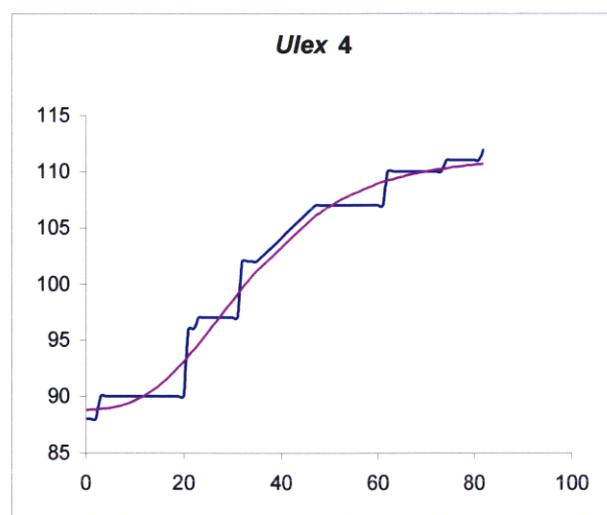


Figura 6.35

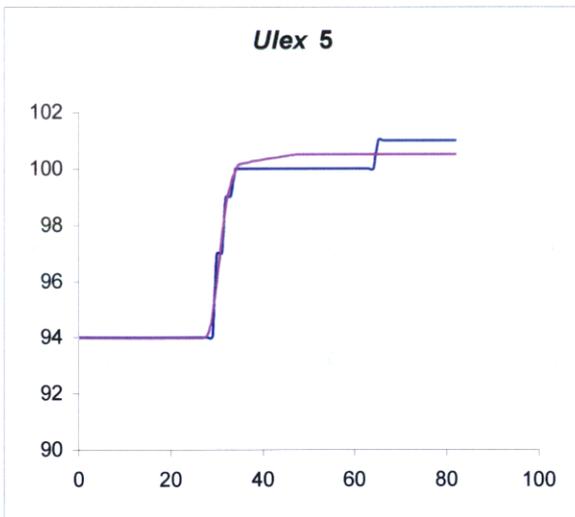


Figura 6.36

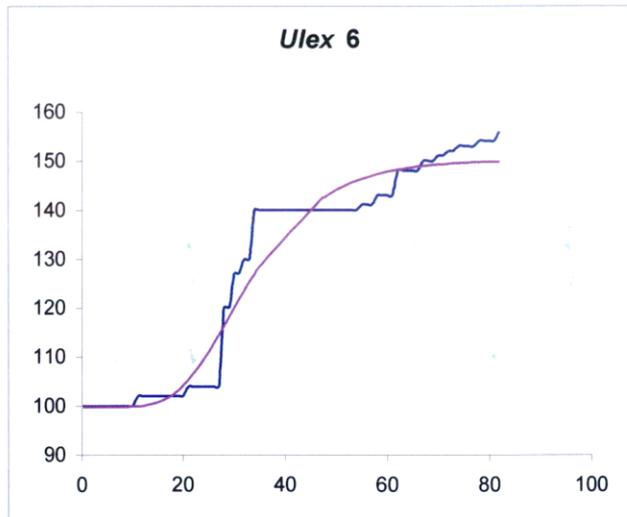


Figura 6.37

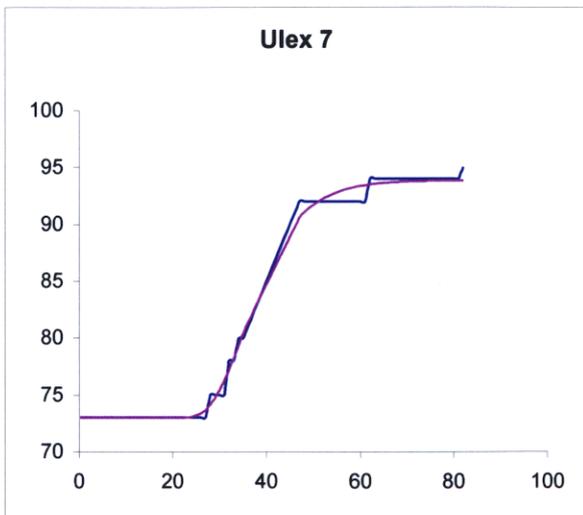


Figura 6.38

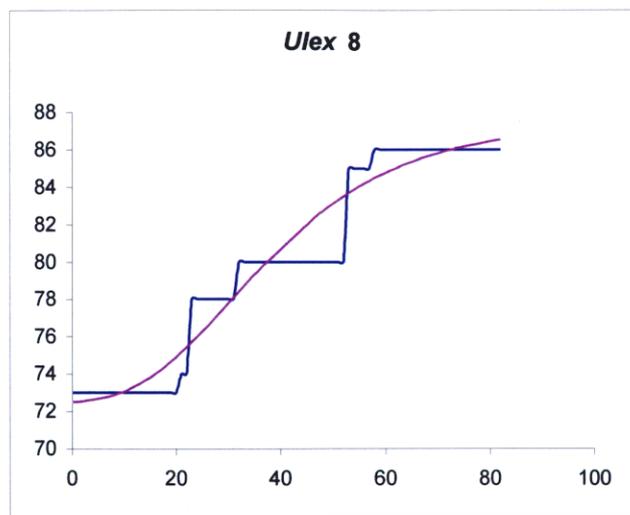


Figura 6.39

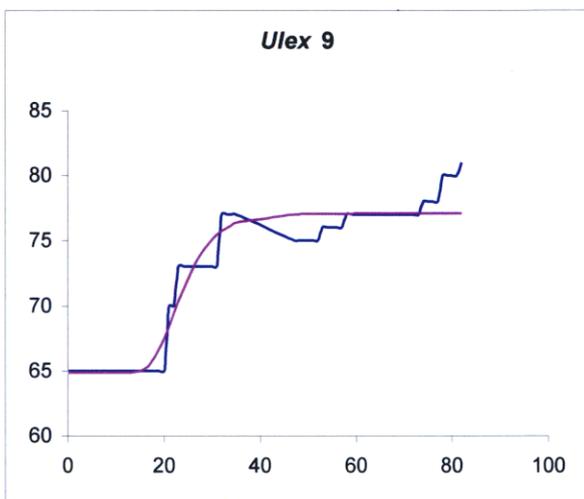


Figura 6.40

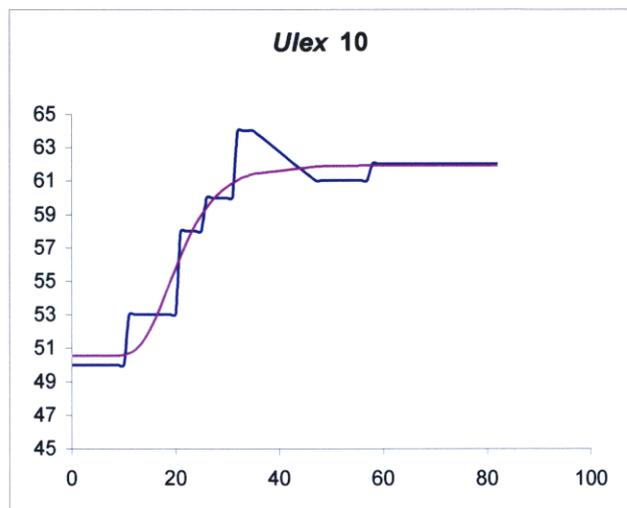


Figura 6.41

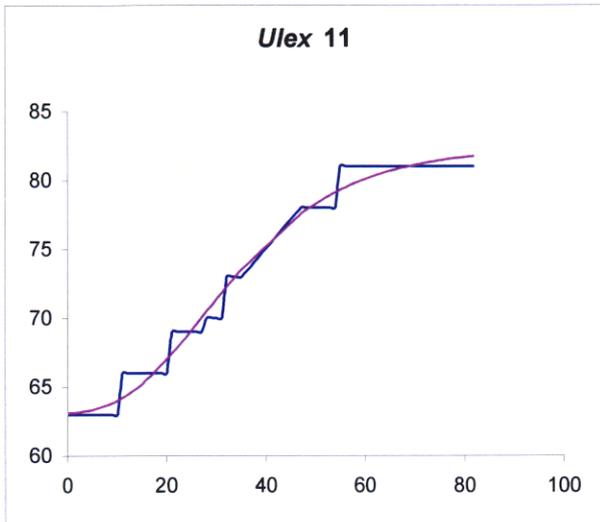


Figura 6.42

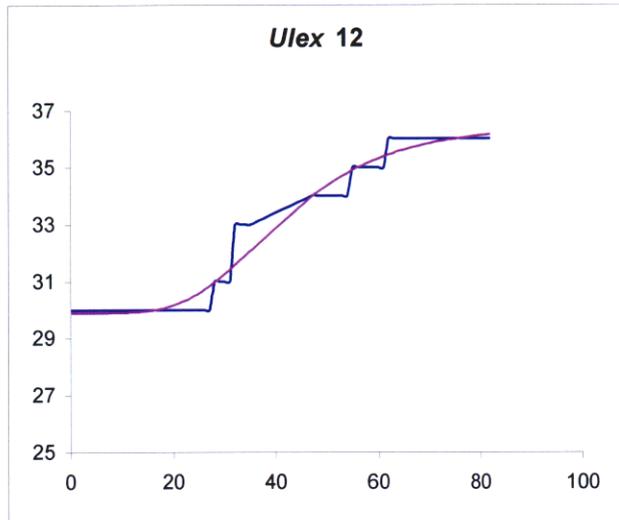


Figura 6.43

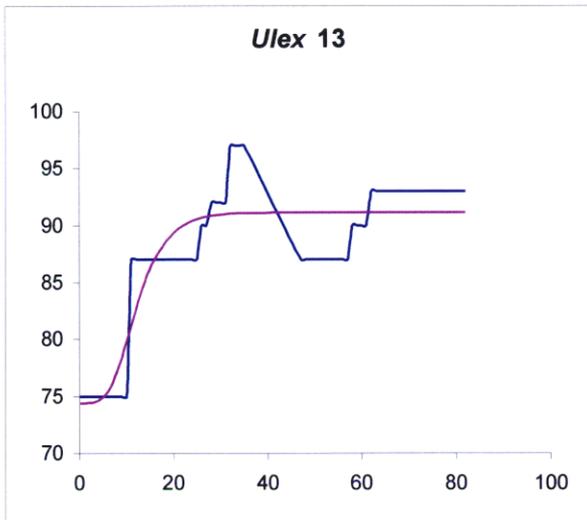


Figura 6.44

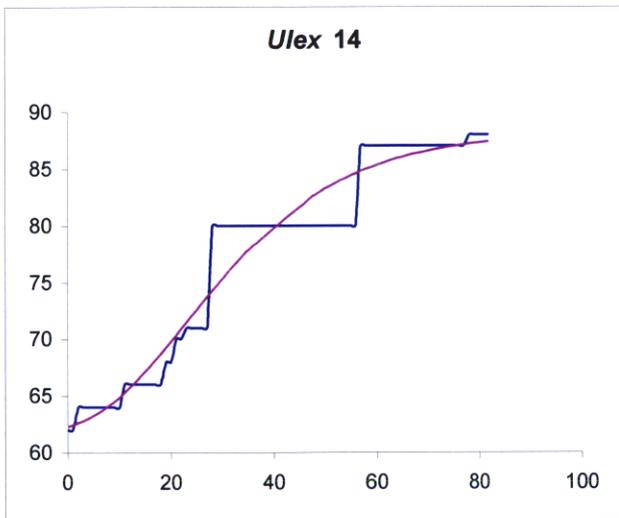


Figura 6.45

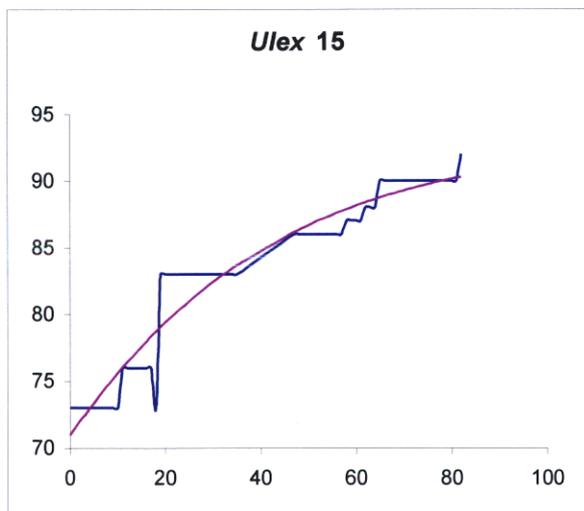


Figura 6.46

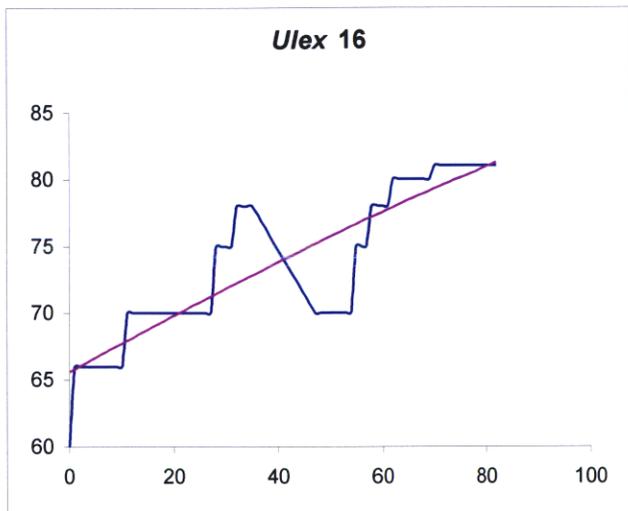


Figura 6.47

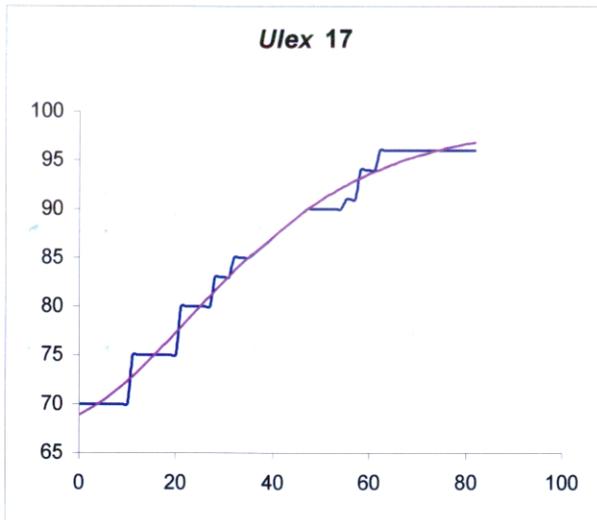


Figura 6.48

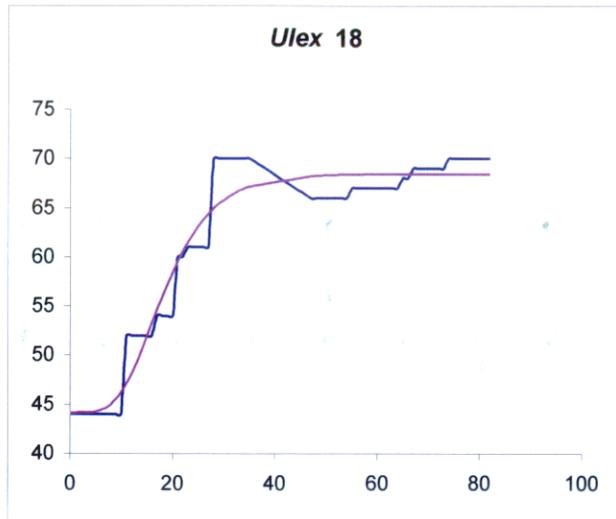


Figura 6.49

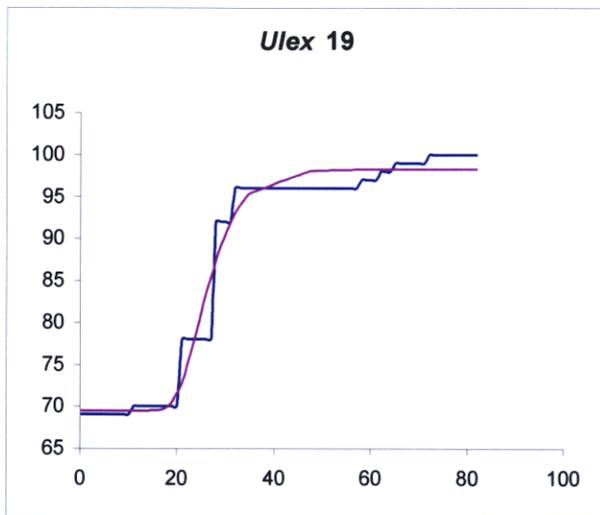


Figura 6.50

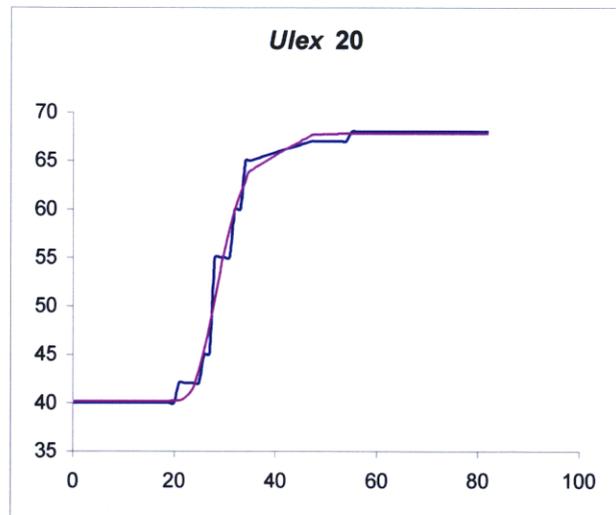


Figura 6.51

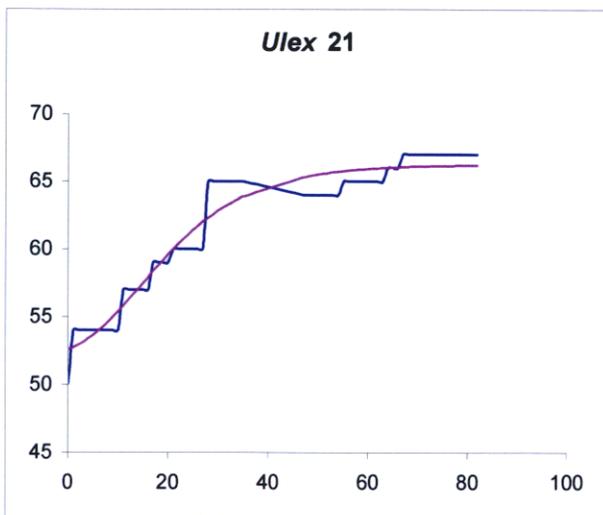


Figura 6.52

La curva Gompertz está definida en función de unos parámetros A, C, B y M. El parámetro A (figura 6.53) controla la asíntota inferior, el parámetro C (figura 6.54) controla la asíntota superior, el parámetro B (figura 6.55) regula el factor o velocidad de crecimiento, y finalmente el parámetro M (figura 6.56) controla el tiempo de máximo crecimiento.

Intervalos de confianza de estos parámetros son los siguientes:

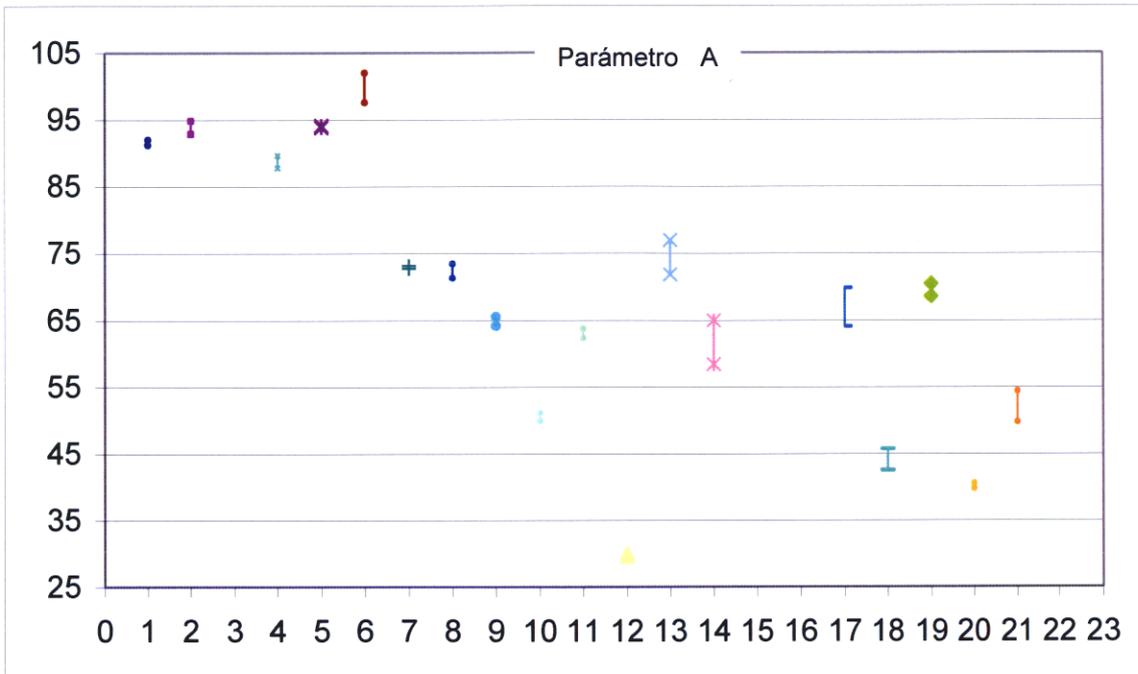


Figura 6.53

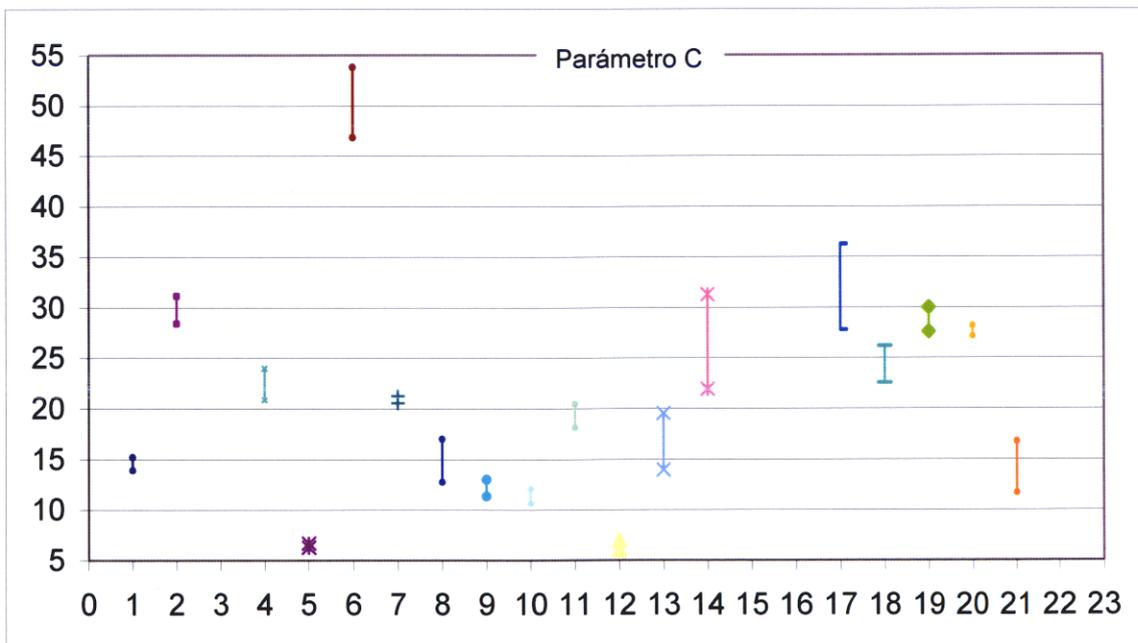


Figura 6.54

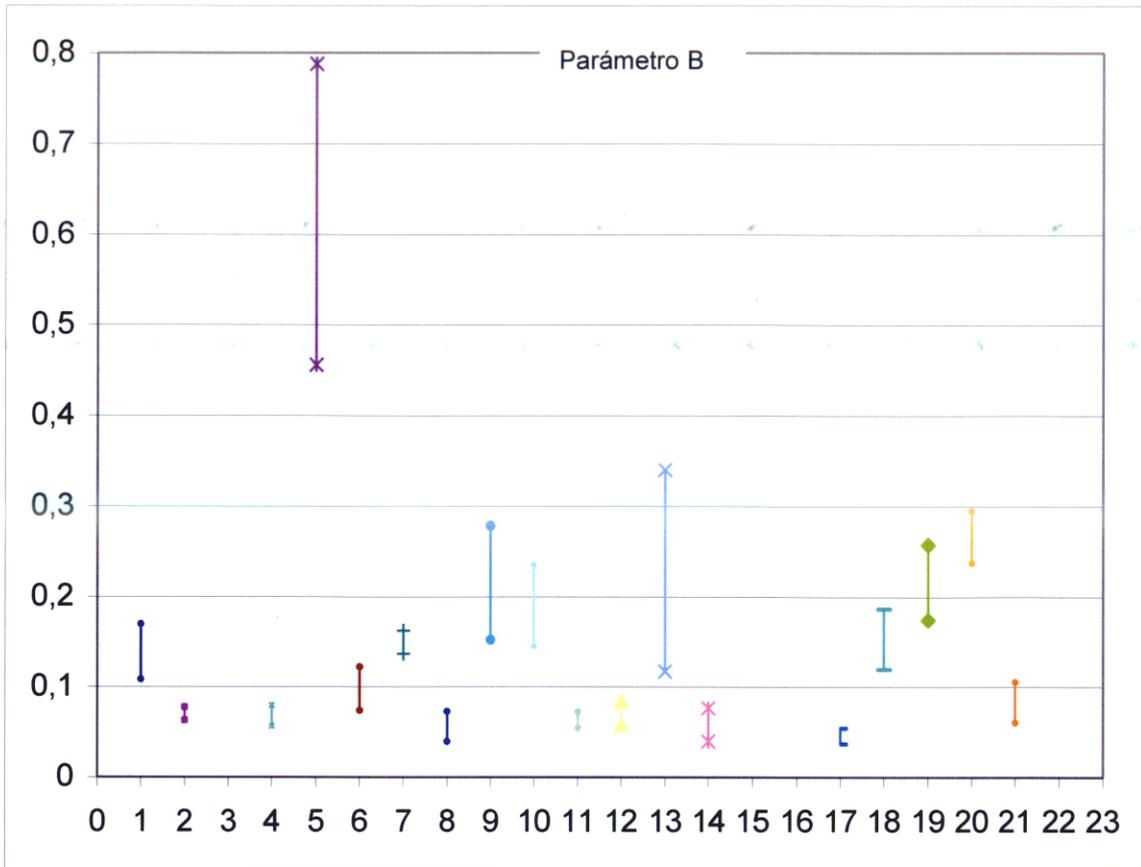


Figura 6.55

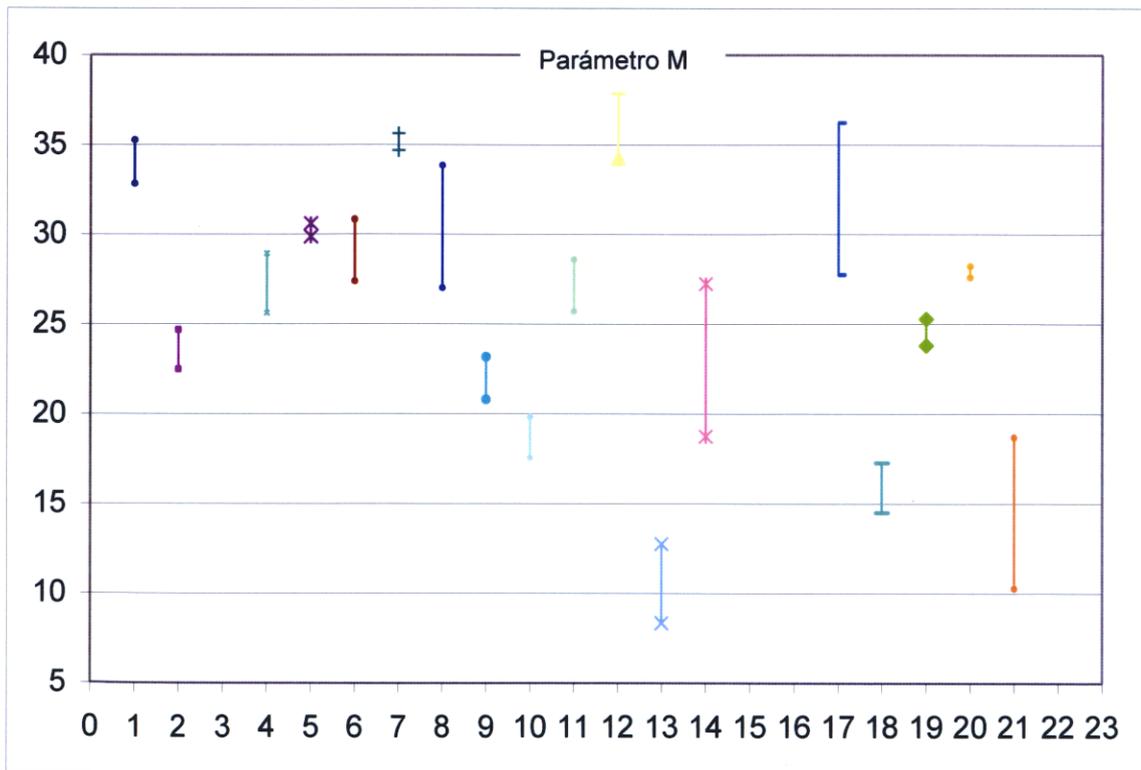


Figura 6.56

Se procede a buscar si los parámetros son significativamente iguales para los diámetros, como hemos realizado anteriormente para en el caso de las alturas.

Se realizan las tablas comparativas (tablas: 6.5, 6.6, 6.7, 6.8), para cada uno de los parámetros, indicando con una aspa X, cuando los parámetros son significativamente iguales para dos *Ulex*.

**PARÁMETRO A**

| U/EX | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |   |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|
| 1    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 2    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 3    |   |   |   |   | X |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 4    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 5    |   | X |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 6    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 7    |   |   |   |   |   |   |   | X |   |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 8    |   |   |   |   |   |   | X |   |   |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 9    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    | X  |    |    | X  |    |    |    |    |   |
| 10   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X |
| 11   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 12   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 13   |   |   |   |   |   |   | X | X |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 14   |   |   |   |   |   |   |   |   | X |    | X  |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |   |
| 15   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 16   |   |   |   |   |   |   |   |   | X |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    | X  |   |
| 17   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 18   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |   |
| 19   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 20   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 21   |   |   |   |   |   |   |   |   |   | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |

TABLA 6.5

**PARÁMETRO C**

| U/EX | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |   |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|
| 1    |   |   |   |   |   |   |   | X |   |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |    | X |
| 2    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    | X  | X  |    |    | X  |    | X  |    |    |   |
| 3    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 4    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |   |
| 5    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 6    |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 7    |   |   |   | X |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 8    | X |   |   |   |   |   |   |   | X |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |    | X |
| 9    |   |   |   |   |   |   |   | X |   | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X |
| 10   |   |   |   |   |   |   |   |   | X |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X |
| 11   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 12   |   |   |   |   | X |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 13   | X |   |   |   |   |   |   | X |   |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X |
| 14   |   | X |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 15   |   |   |   | X |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 16   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 17   |   | X |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    | X  |   |
| 18   |   |   |   | X |   |   |   |   |   |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |   |
| 19   |   | X |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    | X  |    |    | X  |    |    |    |    | X |
| 20   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    | X  |    |    | X  |    |    | X  |    |   |
| 21   | X |   |   |   |   |   |   | X | X | X  |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |   |

TABLA 6.6

**PARÁMETRO B**

| Ulex | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 1    |   |   |   |   |   | X | X |   | X | X  |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    |
| 2    |   | X |   | X |   | X |   | X |   |    | X  | X  |    | X  |    |    |    |    |    |    | X  |
| 3    |   |   | X |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 4    |   | X |   | X |   | X |   | X |   |    | X  | X  |    | X  |    |    |    |    |    |    | X  |
| 5    |   |   |   |   | X |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 6    | X | X |   | X |   | X |   |   |   |    |    | X  | X  | X  |    |    |    | X  |    |    | X  |
| 7    | X |   |   |   |   |   | X |   | X |    |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    |
| 8    |   | X |   | X |   |   | X |   |   | X  | X  |    | X  |    |    |    | X  |    |    |    | X  |
| 9    | X |   |   |   |   |   | X |   |   | X  |    |    | X  |    |    |    |    | X  | X  | X  |    |
| 10   | X |   |   |   |   |   | X |   | X | X  |    |    | X  |    |    |    |    | X  | X  |    |    |
| 11   |   | X |   | X |   |   | X |   |   | X  |    | X  |    | X  |    |    |    |    |    |    | X  |
| 12   |   | X |   | X |   | X |   | X |   | X  |    | X  |    | X  |    |    |    |    |    |    | X  |
| 13   | X |   |   |   |   | X | X |   | X | X  |    |    | X  |    |    |    |    | X  | X  | X  |    |
| 14   |   | X |   | X |   | X |   | X |   |    | X  | X  |    | X  |    |    | X  |    |    |    | X  |
| 15   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |
| 16   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |
| 17   |   |   |   |   |   |   |   | X |   |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |
| 18   | X |   |   |   |   | X | X |   | X | X  |    |    | X  |    |    |    |    |    | X  |    |    |
| 19   |   |   |   |   |   |   |   |   | X | X  |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    | X  |    |
| 20   |   |   |   |   |   |   |   |   | X |    |    |    | X  |    |    |    |    |    | X  |    |    |
| 21   |   | X |   | X |   | X |   | X |   |    | X  | X  |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |

TABLA 6.7

**PARÁMETRO M**

| Ulex | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 1    |   |   |   |   |   |   | X | X |   |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |
| 2    |   | X |   |   |   |   |   |   | X |    |    |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |
| 3    |   |   | X |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 4    |   |   |   | X |   | X |   | X |   |    | X  |    |    | X  |    |    | X  |    |    | X  |    |
| 5    |   |   |   |   | X |   | X |   |   |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |
| 6    |   |   |   | X | X | X |   | X |   |    | X  |    |    |    |    |    | X  |    |    | X  |    |
| 7    | X |   |   |   |   |   | X |   |   |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |
| 8    | X |   |   | X | X | X |   | X |   |    | X  |    |    | X  |    |    | X  |    |    |    |    |
| 9    |   | X |   |   |   |   |   |   | X |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |
| 10   |   |   |   |   |   |   |   |   |   | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    | X  |
| 11   |   |   |   | X |   | X |   | X |   |    |    |    |    | X  |    |    | X  |    |    | X  |    |
| 12   | X |   |   |   |   |   | X |   |   |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |
| 13   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    | X  |
| 14   |   | X |   | X |   |   |   | X | X | X  | X  |    |    |    |    |    |    |    | X  |    |    |
| 15   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |
| 16   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |
| 17   | X |   |   | X | X | X | X | X |   |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |
| 18   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | X  |
| 19   |   | X |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |    |    |    |
| 20   |   |   |   | X |   | X |   | X |   |    | X  |    |    |    |    |    | X  |    |    |    |    |
| 21   |   |   |   |   |   |   |   |   |   | X  |    |    | X  |    |    |    |    | X  |    |    |    |

TABLA 6.8

Así, se observa que para los parámetros B y M existen un gran número de *Ulex* con dichos parámetros significativamente iguales. Este hecho se aprecia en las tablas comparativas, donde se observa que para los parámetros B y M de los diámetros, las tablas

muestran un gran número de igualdades (cuando los parámetros son significativamente iguales para dos *Ulex* se indica con una aspa x).

## 6.9.- CONCLUSIONES

El patrón espacial de los *Ulex parviflorus* no es aleatorio sino que viene gobernado por algún mecanismo biológico que le proporciona una estructura de inhibición a pequeñas distancias (entre 1 y 2 metros) combinando una cierta estructura de agregación a distancias entre 3 y 4 metros.

Si el patrón de los *Ulex* fuera aleatorio, su PCF debería estar alrededor del 1, sin variaciones significativas respecto a la forma de la PCF bajo Poisson. Sin embargo, la PCF muestra un pico significativo negativo alrededor de los 1.5 metros indicativo de inhibición (repulsión) entre los *Ulex* y otro pico esta vez positivo alrededor de los 3.3 metros, indicativo de una estructura de agregación o cluster.

Se observa que para las alturas las curvas modelizadas reproducen fielmente las curvas experimentales; en el caso de los diámetros la situación es muy distinta, pues no hay tanta concordancia entre las gráficas.

## 6.10.- BIBLIOGRAFÍA

Carter, D.S. & Prenter, P.M. (1972). *Exponential spaces and counting processes*. Zeitschrift für Wahrscheinlichkeitstheorie und verwandte Gebiete, 21: 1-19.

Cressie, N. (1985). *Fitting variogram models by weighted least squares*. Mathematical Geology, 15: 563-586

Diggle, P.J. (1983). *Statistical analysis of spatial point patterns*. London, Academic Press.

Osher, J. (1983). *On estimators for the reduced second moment measure of point processes*. Math. Oper. Statist., Ser. Statist. 14: 63-71.

Osher, J. & Stoyan, D. (1981). *On the second-order and orientation analysis of planar stationary point processes*. Biometrical Journal, 23: 523-533.

Penttinen, A. & Stoyan, D. (1989). *Statistical analysis for a class of line segment process*. Scandinavian Journal of Statistics, 16: 153-161.

Ripley, B.D. (1976). *The second-order analysis of stationary point processes*. Journal of Applied Probability, 13: 255-266.

Silverman, B.W. (1986). *Density estimation for statistical data analysis*. Chapman & Hall, London.

Stoyan, D. (1984). *On correlations of marked point processes*. Math Nachr. 116: 197-207.

## CONCLUSIONES GENERALES

El estudio que aquí se presenta está incluido dentro del área de conocimiento llamada Teoría General de sistemas y a la vez, dentro de una subárea denominada Ecología Sistémica (Systems Ecology). Por lo cual es sólo nominalmente un trabajo sobre la ecología de una especie arbustiva determinada en un ecosistema concreto. El pensamiento que rige el estudio es un pensamiento sistémico que ha ido de lo general a lo particular, es decir del estudio general de los ecosistemas como entidades, tomando las 20 Propiedades Remarcables emitidas por el Pr. B. C. Patten, lo que constituiría el general ontológico al particular también ontológico, es decir, el ecosistema del Desert de les Palmes y de ahí al individual ontológico, la especie *Ulex parviflorus*. Por otro lado se ha ido del general semiótico o H-sistema semiótico general (modelo ecológico por la metodología SDWTF) al particular semiótico (modelo de la vegetación arbustiva del ecosistema mediterráneo terrestre MEDEA) y de ahí al individual semiótico (modelo del *Ulex parviflorus*). Por lo tanto existe una coherencia metodológica y epistemológica con una teoría general: Environ Theory, formulada por Patten y colaboradores y ampliada recientemente por Usó y colaboradores.

El modelo MARIOLA es la base del modelo ARGILAGA, motivo principal de este estudio. Este modelo MARIOLA permitió calcular con bastante fiabilidad (errores relativos no mayores de un 10% en la mayoría de las variables) toda una serie de variables que determinan la evolución de los productores primarios (vegetación) del ecosistema mediterráneo terrestre. El modelo permite no solamente seguir dicha evolución a nivel de ecosistema, sino que se puede utilizar en el seguimiento evolutivo de una sola planta, en condiciones naturales.

Este modelo ARGILAGA:

1. **Es un modelo deductivo.** Los sistemas relativamente grandes (muchas variables interrelacionadas) solamente pueden ser tratados mediante modelos deductivos.
2. **Es un modelo de compartimientos,** no lineal ni invariante en el tiempo.
3. **Los flujos de entrada y salida** de cada compartimiento o nivel (ecuaciones de flujo) se calculan por medio de **métodos de regresión no lineal**, a partir de variables externas o de los propios estados y a por medio de los datos obtenidos experimentalmente.
4. La desagregación del modelo es intermedia, en otras palabras, está lo bastante desagregado para estudiar comportamientos en las escalas morfo y ecofisiológicas.

5. Algunos de los procesos se consideran de "caja negra", lo que significa que no se tiene en cuenta lo que sucede en determinados procesos internos.
6. Las **variables exógenas** más importantes son las climáticas, a saber: temperatura y humedad ambiental, pluviometría, velocidad del viento, intensidad de precipitación.

El modelo ARGILAGA ha permitido, en aquellos submodelos validados, calcular con bastante fiabilidad toda una serie de variables que determinan el comportamiento de una planta pirófito mediterránea.

El modelo permite, no solamente seguir la evolución del comportamiento a nivel de ecosistema, sino que se puede utilizar en el seguimiento del comportamiento de cada individuo en condiciones naturales.

Sin embargo, el modelo no es completo. Para que este completo, se tendría que extender el modelo a todas las especies significativas del ecosistema en estudio. Ello significa tres cosas: personal especializado, tiempo y dinero. Hay que reconocer que no se dispone de ninguna de las tres cosas. Sin embargo se puede esbozar un plan de trabajo, que consistiría en los siguientes pasos:

- 1) Reconocimiento y clasificación de todas las especies vegetales que componen el ecosistema en estudio.
- 2) Reconocimiento y clasificación de todas las especies animales que interactúan con los productores primarios.
- 3) Obtención de las ecuaciones de biomasa de cada una de las especies vegetales.
- 4) Experimentación de campo de las principales variables que componen el modelo.
- 5) Toma de muestras y análisis del suelo en diferentes niveles de 50 cm de profundidad. En dichos análisis químicos se obtendrían los factores limitantes más importantes, es decir, el nitrógeno, potasio, fósforo, magnesio y en aquellos terrenos que no tuvieran sustrato calizo, el calcio.
- 6) Medición de otros parámetros edafológicos tales como pH, capacidad de campo, intercambio iónico, volumen de los poros, etc.
- 7) Estimación de la población animal por medio de métodos estadísticos.
- 8) Estudio de las plagas y enfermedades que afectan a las especies vegetales y el cálculo de la biomasa afectada por la plaga y/o enfermedad.

Solamente llevando a cabo este ambicioso plan de experimentación con un equipo humano adecuado y con material idóneo, podría el modelo MEDEA (ARGILAGA) desarrollar la totalidad de sus capacidades. Sin embargo, en aquellos submodelos en los que

hemos experimentado, calibrado y simulado, creo haber demostrado satisfactoriamente que ARGILAGA es un buen modelo.

La especie *Ulex parviflorus* es una especie **germinadora obligada**, que no se regenera mediante rebrote y que presenta una gran cantidad de **necromasa acumulada** en pie. La masa del aulagar se instalan fácilmente en los cultivos abandonados tras un **incendio** observándose una alta germinación. En los pinares maduros, con niveles de sombra mayores, los crecimientos de *Ulex parviflorus* son muy pobres y con producciones de semillas más bajas, sin embargo tras el incendio de estos pinares las semillas que germinan producen individuos vigorosos que formarán un denso aulagar.

Los bancos de semillas, demuestran que no existen diferencias en los bancos de semillas de dos formaciones con estados de desarrollo diferentes: en el aulagar de 3 años y en el de 9 años. El hecho de tener un número de semillas igual en formaciones juveniles, que no habían llegado todavía a producir una floración, frente a formaciones maduras en las que se han producido varias floraciones, indica que *Ulex parviflorus* **presenta un banco permanente de semillas en el suelo**, que no se agota en la primera germinación tras la perturbación.

En caso de las especies germinadoras obligadas, como *Ulex parviflorus* que cuentan con bancos de semillas persistentes en el suelo y su germinación resulta estimulada por el fuego. Si el **fuego es intenso y recurrente** y se dan, posteriormente, las **condiciones climáticas adecuadas**, sería la **primera colonizadora después del incendio**.

Evidencias preliminares indican que la producción de semillas en las formaciones de 5 a 7 años de edad es mucho mayor que en las más maduras. Esta mayor producción contribuirá a aumentar los bancos de semillas, estabilizándose cuando la producción alcance el estado de madurez. Por ello, **los tratamientos de control de la aliaga en edades intermedias, antes de la máxima producción de semillas, podrían contribuir a reducir el banco de semillas y la capacidad regenerativa de la especie.**

El bajo porcentaje de cambios observados en los restos vegetales caídos al suelo procedente de *Ulex parviflorus*, junto con el poco aporte de materia orgánica fresca sugiere que la **descomposición y humificación** del material de la misma en la superficie del suelo **no es el principal proceso que participa en el reciclado de los nutrientes**, los cuales son almacenados en la biomasa del arbusto. En los estudios realizados en matorrales mediterráneos, frecuentemente sometidos a **fuego**, se comprueba éste como un importante factor en la **restitución de nutrientes**, ya que la rápida mineralización de gran cantidad de materia orgánica, como resultado de un incendio, aumenta la productividad de los ecosistemas hasta una determinada cantidad de elementos minerales.

La floración de esta especie es temprana y muy numerosa favoreciendo la disminución de competitividad con otras especies, posteriormente se produce el crecimiento de la planta coincidiendo con la maduración de los frutos. Tras la dispersión de las semillas, la planta entra en un periodo de reposo, hasta mediados de otoño cuando empieza de nuevo la floración.

El período de **fructificación** de esta especie, refleja que el periodo de dispersión primaria va desde finales de marzo a junio, presentando un periodo de máxima dispersión en junio. **Coincidiendo con un aumento de temperatura y una bajada de humedad relativa.** Esto plantea la relación existente entre la dispersión primera de esta especie y la acción de las colonias de las hormigas: *Messor barbarus*.

En el periodo de fructificación se plantean dos problemas, uno, no todos los frutos formados llegan a originar semillas maduras como he indicado anteriormente y dos, las semillas que alcanzan el suelo sufren dos acciones de los insectos una de dispersión y otra de predación.

Las semillas de *Ulex parviflorus*, son expulsadas de manera violenta de sus frutos (**dehiscencia explosiva**) que caen al suelo por acción de la gravedad. Si solamente existiera ésta dispersión, deberían de localizarse cerca de la planta parental todas las semillas, pero esto no ocurre planteándose la posibilidad de una **dispersión secundaria**. Las **hormigas** se encargan de llevar estas semillas de la superficie del suelo y redistribuirlas. Estas presentan un apéndice externo, denominado arilo o **eleosoma** que, actuando como un agente adicional de dispersión. (**mirmecocoria**)

Se establece una **doble dispersión** que puede mantener la población, teniendo un doble banco de semillas. Unas semillas que han sido transportadas a los hormigueros y manipuladas por las hormigas germinan mejor, indicando un efecto del arilo, es decir, una mayor preferencia por las semillas con arilo. Esto puede sugerir que el arilo puede ser un vehículo para que las semillas alcancen un lugar conveniente para la geminación y otro grupo de semillas, que no es cogido por las hormigas se incorpora a un banco de semillas adyacente y que puede persistir en el suelo, debido a que las semillas en el suelo pierden gradualmente interés para las hormigas por el deterioro del arilo. Estos bancos de semillas persistentes en el suelo, en estado de dormición o letargo crean un **mecanismo de dispersión de semillas en el tiempo**.

Los resultados muestran que las hormigas buscan las semillas, pero no siguen un patrón de distancias y orientación con respecto a la dispersión primaria de las semillas de *Ulex* en el suelo. Esto quiere decir que **las semillas de *Ulex* no son un recurso especialmente buscado por *Messor*** en comparación con otros recursos y que por tanto su búsqueda sólo está condicionada por otras fuentes de alimentación, por la dirección del hormiguero, condiciones geográficas, etc.

Las hormigas recolectan una parte de las semillas presentes en el suelo y las trasladan a los hormigueros. El **arilo lo utilizan de alimento** y para poder agarrar las semillas y el germen lo abandonan sin sufrir alteraciones significativas. Las semillas de *Ulex parviflorus* recolectadas por las hormigas se encuentran presentes en los hormigueros, tanto el **almacén** como en los **basureros** y nuestros resultados muestran que en el primer caso (**almacén**) están sin procesar, es decir, mantienen el **arilo**, y por tanto se podrán considerar como reservas. Mientras que **las semillas presentes en el basurero** muestran una dominancia muy importante y estadísticamente significativa a presentarse **sin arilo**. Las pruebas de germinación muestran que **las semillas sin arilo germinan mejor**. Por tanto, las hormigas *Messor* facilitan dicha germinación. En el caso de los almacenes solo

cuando fueran procesadas y transferidas al basurero, o en su defecto por ser desenterradas accidentalmente, podrán quedar listas para su germinación.

La importancia que tienen las hormigas para esta especie es que hacen que sus semillas después de una dispersión primaria sean sometidas a otro proceso de dispersión secundaria. Por tanto *Messor* facilita una dispersión secundaria a *Ulex*, al igual que una mejor germinación al comerse el arilo, pero no son un recurso especial para estas y su elección esta condicionada por la densidad del recurso respecto a otras fuentes de alimentación.

Las semillas de *Ulex* sufren dos procesos de dispersión una primaria y otra secundaria, por las hormigas. La posición de los hormigueros y su densidad podría condicionar la aparición de nuevas plantas de *Ulex*. Teniendo en cuenta que el patrón espacial de los *Ulex parviflorus* no es aleatorio sino que viene gobernado por algún mecanismo biológico que le proporciona una estructura de inhibición a pequeñas distancias (entre 1 y 2 metros) combinando una cierta estructura de agregación a distancias entre 3 y 4 metros.

La valoración de la especie *Ulex parviflorus* respecto a los diferentes factores estudiados es la siguiente:

Conservación de *Ulex* [Barra negra]

Control de *Ulex* [Barra negra]

| Factores                | 1 año         | 3 años        | 6 años        | 9 años        | 12 años       | 15 años       | 18 años       | 21 años       |
|-------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Evitar la erosión       | [Barra negra] |
| Bancos de semillas      | [Barra negra] |
| Recubrimiento vegetal   | [Barra negra] |
| Aporte de nutrientes    | [Barra negra] |
| Incremento de necromasa | [Barra negra] |
| Peligro de incendio     | [Barra negra] |

La metodología de trabajo que he seguido da unos resultados en la casuística real y pueden ser utilizados en otras especies similares a la estudiada.

Llevando este estudio a las especies dominantes de este ecosistema, se podría realizar un macromodelo predictivo del ecosistema en cuestión e interrelacionarlas entre ellas.

La aplicación de estos modelos de carácter predictivo permiten relacionar la gestión intervencionista en el ecosistema. En este sentido podemos saber como gestionar las poblaciones de *Ulex parviflorus*, para minimizar el impacto negativo que ejerce como pirófito en el ecosistema, es decir, podemos saber sí en un momento determinado se deben respetar las poblaciones o controlarlas, todo ello amparado en datos objetivos.

## **ANEXO**



## 2.- ÍNDICE DE FIGURAS

### FUNDAMENTOS BIOLÓGICOS

#### CAPÍTULO II:

|                                                                         |    |
|-------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 2.1. Regímenes térmicos del aire y de la superficie del mar..... | 36 |
| Figura 2.2. Gradientes térmicos aire- mar .....                         | 37 |
| Figura 2.3. La topografía en cubeta del Pla d'Arc .....                 | 38 |
| Figura 2.4. Régimen anual de radiación solar: 1992-1993.....            | 42 |
| Figura 2.5. Radiaciones solares máximas medias: 1996-1997.....          | 42 |
| Figura 2.6. Temperaturas medias mensuales.....                          | 43 |
| Figura 2.7. Régimen anual de la humedad relativa: 1992-1993.....        | 44 |
| Figura 2.8. Humedad relativa media .....                                | 45 |
| Figura 2.9. Evolución anual de las precipitaciones: 1992-1993.....      | 46 |
| Figura 2.10. Régimen de precipitaciones: 1996-1997.....                 | 46 |
| Figura 2.11. Velocidad del viento: 1996-1997.....                       | 47 |
| Figura 2.12. Régimen anual de la presión atmosférica: 1992-1993.....    | 48 |
| Figura 2.13. Presión atmosférica: 1996-1997 .....                       | 48 |

#### CAPÍTULO IV:

|                                                                           |    |
|---------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 4.1. Flores de <i>Ulex parviflorus</i> 28-10-96 hasta 6-7-97 ..... | 67 |
| Figura 4.2. Flores de <i>Ulex parviflorus</i> 27-10-97 hasta 7-7-98 ..... | 68 |
| Figura 4.3. Flores de <i>Ulex parviflorus</i> 1-2-99 hasta 4-7-99 .....   | 68 |
| Figura 4.4. Frutos de <i>Ulex parviflorus</i> 28-10-96 hasta 6-7-97.....  | 72 |
| Figura 4.5. Frutos de <i>Ulex parviflorus</i> 27-10-97 hasta 7-7-98.....  | 73 |
| Figura 4.6. Frutos de <i>Ulex parviflorus</i> 1-2-99 hasta 4-7-99.....    | 73 |

#### CAPÍTULO V:

|                                                                                         |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 5.1. Flores de <i>Ulex parviflorus</i> 2-2-98 hasta 3-4-98 .....                 | 79 |
| Figura 5.2. Flores de <i>Ulex parviflorus</i> 1-2-99 hasta 4-4-99 .....                 | 80 |
| Figura 5.3. Gráfico de T <sup>o</sup> medias (11 a 14 horas): 1-2-99 hasta 4-4-99 ..... | 80 |
| Figura 5.4. Gráfico de HR medias (11 a 14 horas): 1-2-99 hasta 4-4-99 .....             | 81 |
| Figura 5.5. Acción de las abejas: 1-2-99 hasta 4-4-99 .....                             | 81 |
| Figura 5.6. Acción de las abejas: 1-2-99 hasta 4-4-99 .....                             | 82 |
| Figura 5.7. Tasa de supervivencia de las semillas en la placa (CA/SA) .....             | 92 |
| Figura 5.8. Tasa de supervivencia de las semillas en la placa .....                     | 92 |
| Figura 5.9. Frutos de <i>Ulex parviflorus</i> 24-3-97 hasta 6-7-97 .....                | 93 |
| Figura 5.10. Frutos de <i>Ulex parviflorus</i> 23-3-98 hasta 5-7-98.....                | 93 |
| Figura 5.11. Frutos de <i>Ulex parviflorus</i> 22-3-99 hasta 4-7-99.....                | 94 |
| Figura 5.12. Temperaturas: marzo 99-junio 99 .....                                      | 94 |
| Figura 5.13. Humedad relativa: marzo 99-junio 99 .....                                  | 95 |
| Figura 5.14. Altura-Frutos. Media.....                                                  | 95 |
| Figura 5.15. Orientación-Frutos. Media.....                                             | 95 |
| Figura 5.16. Distancia-Semillas.Medias (en suelo) .....                                 | 96 |

|                                                                                |     |
|--------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Figura 5.17.</b> Orientación-Semillas.Media (en suelo).....                 | 96  |
| <b>Figura 5.18.</b> Distancias .....                                           | 97  |
| <b>Figura 5.19.</b> Orientación.....                                           | 97  |
| <b>Figura 5.20.</b> Germinación de <i>Ulex parviflorus</i> .....               | 98  |
| <b>Figura 5.21.</b> Densidad de hormigas en la parcela.....                    | 102 |
| <b>Figura 5.22.</b> Relación densidad de hormigas/dispersión de semillas ..... | 103 |
| <b>Figura 5.23.</b> Distribución de los hormigueros en la parcela.....         | 103 |

## MODELIZACIÓN MATEMÁTICA

### CAPÍTULO I:

|                                                   |     |
|---------------------------------------------------|-----|
| <b>Figura 1.1.</b> Las Interacciones.....         | 119 |
| <b>Figura 1.2.</b> Las Categorías primarias.....  | 122 |
| <b>Figura 1.3.</b> Determinación de una red ..... | 124 |
| <b>Figura 1.4.</b> Organización de red .....      | 130 |

### CAPÍTULO II:

|                                                            |     |
|------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Figura 2.1.</b> Bucle de retroalimentación .....        | 155 |
| <b>Figura 2.2.</b> Sistema ecológico .....                 | 155 |
| <b>Figura 2.3.</b> Sistema explosivo o divergente .....    | 156 |
| <b>Figura 2.4.</b> Símil hidrodinámico.....                | 158 |
| <b>Figura 2.5.</b> Variables de estado o niveles .....     | 159 |
| <b>Figura 2.6.</b> Variables de flujo o flujos.....        | 159 |
| <b>Figura 2.7.</b> Variables auxiliares.....               | 160 |
| <b>Figura 2.8.</b> Canal de materia .....                  | 160 |
| <b>Figura 2.9.</b> Canal de información .....              | 160 |
| <b>Figura 2.10.</b> Fuentes y sumideros.....               | 161 |
| <b>Figura 2.11.</b> Retardos .....                         | 161 |
| <b>Figura 2.12.</b> Modelo teórico .....                   | 162 |
| <b>Figura 2.13.</b> Diagrama causal presa-depredador ..... | 165 |
| <b>Figura 2.14.</b> Diagrama de Forrester.....             | 166 |
| <b>Figura 2.15.</b> Modelos DS .....                       | 170 |

### CAPÍTULO IV:

|                                                                                  |     |
|----------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Figura 4.1.</b> Mecanismo del SIGEM utilizado en el modelo ARGILAGA .....     | 221 |
| <b>Figura 4.2.</b> Carta de flujo del modelo MEDEA .....                         | 222 |
| <b>Figura 4.3.</b> Carta de flujo del subprograma BIOSHRUB.....                  | 224 |
| <b>Figura 4.4.</b> Carta de flujo del proceso de interpolación de BIOSHRUB ..... | 227 |
| <b>Figura 4.5.</b> Carta de flujo del subprograma LUCENTUM.....                  | 230 |
| <b>Figura 4.6.</b> Modelo MEDEA.....                                             | 232 |
| <b>Figura 4.7.</b> Submodelo poblacional de <i>Ulex</i> . Versión 1.....         | 246 |
| <b>Figura 4.8.</b> Submodelo poblacional de <i>Ulex</i> . Versión 2.....         | 247 |

### CAPÍTULO V:

|                                                         |     |
|---------------------------------------------------------|-----|
| <b>Figura 5.1.</b> Rango-frecuencia en BIOARGILAGA..... | 257 |
|---------------------------------------------------------|-----|

|                                                                       |     |
|-----------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Figura 5.2.</b> Rango-frecuencia para POBLARGILAGA .....           | 258 |
| <b>Figura 5.3.</b> Rango-frecuencia en el submodelo poblacional ..... | 260 |
| <b><i>Biomasa total BT</i></b>                                        |     |
| <b>Figura 5.4.</b> Planta 1 .....                                     | 268 |
| <b>Figura 5.5.</b> Planta 2 .....                                     | 269 |
| <b>Figura 5.6.</b> Planta 3 .....                                     | 269 |
| <b>Figura 5.7.</b> Planta 4 .....                                     | 269 |
| <b>Figura 5.8.</b> Planta 5 .....                                     | 270 |
| <b><i>Biomasa floral BFL</i></b>                                      |     |
| <b>Figura 5.9.</b> Planta 1 .....                                     | 270 |
| <b>Figura 5.10.</b> Planta 2 .....                                    | 271 |
| <b>Figura 5.11.</b> Planta 3 .....                                    | 271 |
| <b>Figura 5.12.</b> Planta 4 .....                                    | 271 |
| <b>Figura 5.13.</b> Planta 5 .....                                    | 272 |
| <b><i>Biomasa frutal BFRUT</i></b>                                    |     |
| <b>Figura 5.14.</b> Planta 1 .....                                    | 272 |
| <b>Figura 5.15.</b> Planta 2 .....                                    | 273 |
| <b>Figura 5.16.</b> Planta 3 .....                                    | 273 |
| <b>Figura 5.17.</b> Planta 4 .....                                    | 273 |
| <b>Figura 5.18.</b> Planta 5 .....                                    | 274 |
| <b><i>Biomasa acumulada en el suelo BLIT</i></b>                      |     |
| <b>Figura 5.19.</b> Planta 1 .....                                    | 274 |
| <b>Figura 5.20.</b> Planta 2 .....                                    | 275 |
| <b>Figura 5.21.</b> Planta 3 .....                                    | 275 |
| <b>Figura 5.22.</b> Planta 4 .....                                    | 275 |
| <b>Figura 5.23.</b> Planta 5 .....                                    | 276 |
| <b><i>Población de flores PFLOR</i></b>                               |     |
| <b>Figura 5.24.</b> Planta 1 .....                                    | 276 |
| <b>Figura 5.25.</b> Planta 2 .....                                    | 277 |
| <b>Figura 5.26.</b> Planta 3 .....                                    | 277 |
| <b>Figura 5.27.</b> Planta 4 .....                                    | 277 |
| <b>Figura 5.28.</b> Planta 5 .....                                    | 278 |
| <b><i>Población de frutos PFRUT</i></b>                               |     |
| <b>Figura 5.29.</b> Planta 1 .....                                    | 278 |
| <b>Figura 5.30.</b> Planta 2 .....                                    | 279 |
| <b>Figura 5.31.</b> Planta 3 .....                                    | 279 |
| <b>Figura 5.32.</b> Planta 4 .....                                    | 279 |
| <b>Figura 5.33.</b> Planta 5 .....                                    | 280 |
| <b><i>Simulación de la biomasa total (BT)</i></b>                     |     |
| <b>Figura 5.34.</b> Planta 1 .....                                    | 282 |
| <b>Figura 5.35.</b> Planta 2 .....                                    | 282 |

|                                                                         |            |
|-------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Figura 5.36. Planta 3.....</b>                                       | <b>283</b> |
| <b><i>Simulación de la población de flores (PFLOR)</i></b>              |            |
| <b>Figura 5.37. Planta 1.....</b>                                       | <b>283</b> |
| <b>Figura 5.38. Planta 2.....</b>                                       | <b>284</b> |
| <b>Figura 5.39. Planta 3.....</b>                                       | <b>284</b> |
| <b><i>Simulación de la población de frutos (PFRUT)</i></b>              |            |
| <b>Figura 5.40. Planta 1.....</b>                                       | <b>285</b> |
| <b>Figura 5.41. Planta 2.....</b>                                       | <b>285</b> |
| <b>Figura 5.42. Planta 3.....</b>                                       | <b>285</b> |
| <b>CAPÍTULO VI:</b>                                                     |            |
| <b>Figura 6.1. Estimación Kernel de la función de intensidad.....</b>   | <b>316</b> |
| <b>Figura 6.2. Funciones F teórica (bajo Poisson) y empírica.....</b>   | <b>316</b> |
| <b>Figura 6.3. Funciones G teórica (bajo Poisson) y empírica.....</b>   | <b>317</b> |
| <b>Figura 6.4. Funciones K teórica (bajo Poisson) y empírica.....</b>   | <b>318</b> |
| <b>Figura 6.5. Funciones FCF teórica (bajo Poisson) y empírica.....</b> | <b>318</b> |
| <b>Figura 6.6. Parcela de tesis.....</b>                                | <b>329</b> |
| <b><i>Alturas</i></b>                                                   |            |
| <b>Figura 6.7. Ulex 1.....</b>                                          | <b>330</b> |
| <b>Figura 6.8. Ulex 2.....</b>                                          | <b>330</b> |
| <b>Figura 6.9. Ulex 3.....</b>                                          | <b>330</b> |
| <b>Figura 6.10. Ulex 4.....</b>                                         | <b>330</b> |
| <b>Figura 6.11. Ulex 5.....</b>                                         | <b>331</b> |
| <b>Figura 6.12. Ulex 6.....</b>                                         | <b>331</b> |
| <b>Figura 6.13. Ulex 7.....</b>                                         | <b>331</b> |
| <b>Figura 6.14. Ulex 8.....</b>                                         | <b>331</b> |
| <b>Figura 6.15. Ulex 9.....</b>                                         | <b>331</b> |
| <b>Figura 6.16. Ulex 10.....</b>                                        | <b>331</b> |
| <b>Figura 6.17. Ulex 11.....</b>                                        | <b>332</b> |
| <b>Figura 6.18. Ulex 12.....</b>                                        | <b>332</b> |
| <b>Figura 6.19. Ulex 13.....</b>                                        | <b>332</b> |
| <b>Figura 6.20. Ulex 14.....</b>                                        | <b>332</b> |
| <b>Figura 6.21. Ulex 15.....</b>                                        | <b>332</b> |
| <b>Figura 6.22. Ulex 16.....</b>                                        | <b>332</b> |
| <b>Figura 6.23. Ulex 17.....</b>                                        | <b>333</b> |
| <b>Figura 6.24. Ulex 18.....</b>                                        | <b>333</b> |
| <b>Figura 6.25. Ulex 19.....</b>                                        | <b>333</b> |
| <b>Figura 6.26. Ulex 20.....</b>                                        | <b>333</b> |
| <b>Figura 6.27. Ulex 21.....</b>                                        | <b>333</b> |
| <b>Figura 6.28. Curva Gompertz. Parámetro A.....</b>                    | <b>334</b> |
| <b>Figura 6.29. Curva Gompertz. Parámetro C.....</b>                    | <b>334</b> |
| <b>Figura 6.30. Curva Gompertz. Parámetro B.....</b>                    | <b>335</b> |

|                                                       |     |
|-------------------------------------------------------|-----|
| <b>Figura 6.31.</b> Curva Gompertz. Parámetro M. .... | 335 |
| <i>Diámetros</i>                                      |     |
| <b>Figura 6.32.</b> <i>Ulex</i> 1. ....               | 339 |
| <b>Figura 6.33.</b> <i>Ulex</i> 2. ....               | 339 |
| <b>Figura 6.34.</b> <i>Ulex</i> 3. ....               | 339 |
| <b>Figura 6.35.</b> <i>Ulex</i> 4. ....               | 339 |
| <b>Figura 6.36.</b> <i>Ulex</i> 5. ....               | 340 |
| <b>Figura 6.37.</b> <i>Ulex</i> 6. ....               | 340 |
| <b>Figura 6.38.</b> <i>Ulex</i> 7. ....               | 340 |
| <b>Figura 6.39.</b> <i>Ulex</i> 8. ....               | 340 |
| <b>Figura 6.40.</b> <i>Ulex</i> 9. ....               | 340 |
| <b>Figura 6.41.</b> <i>Ulex</i> 10. ....              | 340 |
| <b>Figura 6.42.</b> <i>Ulex</i> 11. ....              | 341 |
| <b>Figura 6.43.</b> <i>Ulex</i> 12. ....              | 341 |
| <b>Figura 6.44.</b> <i>Ulex</i> 13. ....              | 341 |
| <b>Figura 6.45.</b> <i>Ulex</i> 14. ....              | 341 |
| <b>Figura 6.46.</b> <i>Ulex</i> 15. ....              | 341 |
| <b>Figura 6.47.</b> <i>Ulex</i> 16. ....              | 341 |
| <b>Figura 6.48.</b> <i>Ulex</i> 17. ....              | 342 |
| <b>Figura 6.49.</b> <i>Ulex</i> 18. ....              | 342 |
| <b>Figura 6.50.</b> <i>Ulex</i> 19. ....              | 342 |
| <b>Figura 6.51.</b> <i>Ulex</i> 20. ....              | 342 |
| <b>Figura 6.52.</b> <i>Ulex</i> 21. ....              | 342 |
| <b>Figura 6.53.</b> Curva Gompertz. Parámetro A. .... | 343 |
| <b>Figura 6.54.</b> Curva Gompertz. Parámetro C. .... | 343 |
| <b>Figura 6.55.</b> Curva Gompertz. Parámetro B. .... | 344 |
| <b>Figura 6.56.</b> Curva Gompertz. Parámetro M. .... | 344 |

### 3.- ÍNDICE DE TABLAS

#### FUNDAMENTOS BIOLÓGICOS

##### CAPÍTULO II:

|                                                  |    |
|--------------------------------------------------|----|
| Tabla 2.1. Características de las parcelas ..... | 31 |
|--------------------------------------------------|----|

|                                    |    |
|------------------------------------|----|
| Tabla 2.2. Análisis del suelo..... | 35 |
|------------------------------------|----|

##### CAPÍTULO III:

|                                           |    |
|-------------------------------------------|----|
| Tabla 3.1. Clasificación taxonómica ..... | 59 |
|-------------------------------------------|----|

##### CAPÍTULO IV:

|                                                                                  |    |
|----------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabla 4.1. Evolución de la especie, <i>Ulex parviflorus</i> de flor a fruto..... | 69 |
|----------------------------------------------------------------------------------|----|

##### CAPÍTULO V:

|                                                                     |    |
|---------------------------------------------------------------------|----|
| Tabla 5.1. Estudio de la relación de las abejas con la parcela..... | 82 |
|---------------------------------------------------------------------|----|

|                                  |    |
|----------------------------------|----|
| Tabla 5.2. Tabla de índices..... | 83 |
|----------------------------------|----|

|                                                                            |    |
|----------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabla 5.3. Preferencia de las hormigas respecto a las semillas CA/SA ..... | 91 |
|----------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                                      |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabla 5.4. Resultados de la búsqueda de las semillas por parte de las hormigas ..... | 96 |
|--------------------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                         |    |
|-------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabla 5.5. Germinación de las semillas de <i>Ulex parviflorus</i> ..... | 98 |
|-------------------------------------------------------------------------|----|

|                                                                         |    |
|-------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabla 5.6. Análisis de los basureros y almacén de los hormigueros ..... | 99 |
|-------------------------------------------------------------------------|----|

#### MODELIZACIÓN MATEMÁTICA

##### CAPÍTULO III:

|                                                |     |
|------------------------------------------------|-----|
| Tabla 3.1. Variables de estado y de flujo..... | 196 |
|------------------------------------------------|-----|

|                                                         |     |
|---------------------------------------------------------|-----|
| Tabla 3.2. Ecuaciones de flujo del modelo MARIOLA ..... | 197 |
|---------------------------------------------------------|-----|

|                                                |     |
|------------------------------------------------|-----|
| Tabla 3.3. Ecuaciones del modelo MARIOLA ..... | 198 |
|------------------------------------------------|-----|

|                                                           |     |
|-----------------------------------------------------------|-----|
| Tabla 3.4. Ecuaciones de estado del submodelo floral..... | 200 |
|-----------------------------------------------------------|-----|

##### CAPÍTULO IV:

|                                                        |     |
|--------------------------------------------------------|-----|
| Tabla 4.1. Valores de los parámetros de regresión..... | 215 |
|--------------------------------------------------------|-----|

|                                              |     |
|----------------------------------------------|-----|
| Tabla 4.2. Resultados de la validación ..... | 215 |
|----------------------------------------------|-----|

|                                                             |     |
|-------------------------------------------------------------|-----|
| Tabla 4.3. Radios de curvatura para en varias especies..... | 216 |
|-------------------------------------------------------------|-----|

|                                                               |     |
|---------------------------------------------------------------|-----|
| Tabla 4.4. Fórmulas alométricas del subprograma BIOSHRUB..... | 226 |
|---------------------------------------------------------------|-----|

##### *Submodelo de biomasa reproductiva BIOARGILAGA*

|                                     |     |
|-------------------------------------|-----|
| Tabla 4.5. Variables de estado..... | 236 |
|-------------------------------------|-----|

|                                     |     |
|-------------------------------------|-----|
| Tabla 4.6. Variables de flujo ..... | 237 |
|-------------------------------------|-----|

|                                                                |     |
|----------------------------------------------------------------|-----|
| Tabla 4.7. Variables exógenas, auxiliares y paramétricas ..... | 237 |
|----------------------------------------------------------------|-----|

##### *Submodelo poblacional reproductivo POBLARGILAGA*

|                                     |     |
|-------------------------------------|-----|
| Tabla 4.8. Variables de estado..... | 240 |
|-------------------------------------|-----|

|                                     |     |
|-------------------------------------|-----|
| Tabla 4.9. Variables de flujo ..... | 241 |
|-------------------------------------|-----|

|                                                                 |     |
|-----------------------------------------------------------------|-----|
| Tabla 4.10. Variables exógenas, auxiliares y paramétricas ..... | 241 |
|-----------------------------------------------------------------|-----|

##### *Submodelo poblacional de la planta*

|                                      |     |
|--------------------------------------|-----|
| Tabla 4.11. Variables de estado..... | 243 |
|--------------------------------------|-----|

|                                      |     |
|--------------------------------------|-----|
| Tabla 4.12. Variables de flujo ..... | 244 |
|--------------------------------------|-----|

|                                                                 |     |
|-----------------------------------------------------------------|-----|
| Tabla 4.13. Variables exógenas, auxiliares y paramétricas ..... | 244 |
|-----------------------------------------------------------------|-----|

##### CAPÍTULO V:

|                                                                          |     |
|--------------------------------------------------------------------------|-----|
| Tabla 5.1. Tabla de rango-frecuencia para el submodelo BIOARGILAGA ..... | 256 |
|--------------------------------------------------------------------------|-----|

---

|                                                                                 |     |
|---------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Tabla 5.2.</b> Tabla de rango-frecuencia para el submodelo POBLARGILAGA..... | 258 |
| <b>Tabla 5.3.</b> Tabla de rango-frecuencia para el población.....              | 259 |
| <b>Tabla 5.4.</b> Características de la parcela de validación.....              | 263 |
| <b>CAPÍTULO VI:</b>                                                             |     |
| <i>Alturas</i>                                                                  |     |
| <b>Tabla 6.1.</b> Tablas comparativas. Parámetro A.....                         | 336 |
| <b>Tabla 6.2.</b> Tablas comparativas. Parámetro C.....                         | 337 |
| <b>Tabla 6.3.</b> Tablas comparativas. Parámetro B.....                         | 337 |
| <b>Tabla 6.4.</b> Tablas comparativas. Parámetro M.....                         | 338 |
| <i>Diámetros</i>                                                                |     |
| <b>Tabla 6.5.</b> Tablas comparativas. Parámetro A.....                         | 345 |
| <b>Tabla 6.6.</b> Tablas comparativas. Parámetro C.....                         | 345 |
| <b>Tabla 6.7.</b> Tablas comparativas. Parámetro B.....                         | 346 |
| <b>Tabla 6.8.</b> Tablas comparativas. Parámetro M.....                         | 346 |

## 4.- ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

### FUNDAMENTOS BIOLÓGICOS

#### CAPÍTULO II:

Fotografía 2.1. Parcela de Experimentación ..... 32

Fotografía 2.2. Parcela de Validación ..... 33

#### CAPÍTULO III:

Fotografía 3.1. Aspecto general de *Ulex parviflorus* ..... 58

#### CAPÍTULO IV:

Fotografía 4.1. Detalle de una rama florida de *Ulex parviflorus* ..... 65

Fotografía 4.2. Detalle de una rama fructificada de *Ulex parviflorus* ..... 70

Fotografía 4.3. Semillas de *Ulex parviflorus* ..... 71

#### CAPÍTULO V:

Fotografía 5.1. Hormigas granívoras agarrando la semilla por el arilo ..... 86

Fotografía 5.2. Semilla y arilo de *Ulex parviflorus* ..... 100

Fotografía 5.3. Fruto y vaina de *Ulex parviflorus* ..... 100

Fotografía 5.4. *Camponotus* ..... 101

Fotografía 5.5. *Messor* (= *Veromessor*) ..... 101

Fotografía 5.6. *Messor barbarus* ..... 102

## 5.- INSTRUCCIONES PARA ANÁLISIS DE DATOS CON SPATSTAT

```
ulex_matrix(scan("D:\\Mis documentos\\datos-pepa\\RESULTADOS-TEST\\datos.txt"),byrow=T,ncol=4)
ulex_ppp(ulex[,3],ulex[,4], window=owin(c(0,10),c(0,10)))
```

```
F.ulex_Fest(ulex, 0.01)
plot(F.ulex$r, F.ulex$km, type="l",lty=1,xlab="distancias",ylab="Función F")
lines(F.ulex$r, F.ulex$theo,lty=2)
legend(8,0.40,legend=c("F empírica", "F teórica"),lty=1:2)
```

```
G.ulex_Gest(ulex, seq(0,5,len=100))
plot(G.ulex$r, G.ulex$km, type="l",xlab="distancias",ylab="Función G")
lines(G.ulex$r, G.ulex$theo,lty=2)
legend(3,0.4,legend=c("G empírica", "G teórica"),lty=1:2)
```

```
K.ulex_Kest(ulex, r=seq(0,5,len=100), correction="isotropic")
```

```
plot(K.ulex$r, K.ulex$iso, type="l",lty=1)
lines(K.ulex$r, K.ulex$theo, lty=2)
legend(1,60,legend=c("K empírica", "K teorica"),lty=1:2)
```

```
pcf.ulex_pcf(ulex)
plot(pcf.ulex$r, pcf.ulex$pcf, type="l",lty=1,xlab="distancias",ylab="Función PCF")
lines(pcf.ulex$r, seq(1,1,len=177), lty=2)
legend(1,10,legend=c("PCF empírica", "PCF teórica", "PCF Poisson"),lty=1:3)
lines(pcf.pat$r,pcf.pat$pcf,lty=3,col=2)
```

### Instrucciones para analisis de datos con SPLANCS

```
k.ulex.1_khat(pts=cbind(ulex$x,ulex$y),poly=cbind(c(0,10,10,0),c(0,0,10,10)),s=seq(0,5,len=100))
k.ulex.env_Kenv.csr(nptg=100,poly=cbind(c(0,10,10,0),c(0,0,10,10)),nsim=99,s=seq(0,5,len=100))
```

```
plot(seq(0,5,len=100), k.ulex.1, type="l",lty=1,xlab="distancias",ylab="Función K")
lines(seq(0,5,len=100), k.ulex.env$upper, lty=2)
lines(seq(0,5,len=100), k.ulex.env$lower, lty=3)
legend(1,60,legend=c("K empírica", "Envoltura sup.", "Envoltura inf."),lty=1:3)
```

```
image(kernel2d(pts=cbind(ulex$x,ulex$y),poly=cbind(c(0,10,10,0),c(0,0,10,10)),h0=1,nx=20,ny=20),col=terrain.colors(20))
pointmap(as.points(cbind(ulex$x,ulex$y)),add=T)
```

## 6.- MODELOS DE REGRESIÓN NO LINEAL PARA LAS ALTURAS. (Gompertz-altura)

### ULEX 1

#### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*\exp(-\exp(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 68,0  
 C = 100,0  
 B = 0,1  
 M = 36,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 5

Number of function calls: 27

#### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 69,9588  | 0,232101                     | 69,4957                                 | 70,422   |
| C         | 25,9896  | 0,420466                     | 25,1506                                 | 26,8286  |
| B         | 0,110666 | 0,00648564                   | 0,0977242                               | 0,123608 |
| M         | 36,0491  | 0,476549                     | 35,0981                                 | 37,0     |

#### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 501733,0       | 4  | 125433,0    |
| Residual      | 87,3499        | 68 | 1,28456     |
| Total         | 501820,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 9788,0         | 71 |             |

R-Squared = 99,1076 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 99,0682 percent

Standard Error of Est. = 1,13338

Mean absolute error = 0,756766

Durbin-Watson statistic = 0,658879

#### Residual Analysis

|      | Estimation    | Validation |
|------|---------------|------------|
| n    | 72            |            |
| MSE  | 1,28456       |            |
| MAE  | 0,756766      |            |
| MAPE | 0,883186      |            |
| ME   | -0,0000238111 |            |
| MPE  | -0,0173435    |            |

## ULEX 2

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-b*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 80,0  
 C = 95,0  
 b = 0,1  
 M = 40,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 8

Number of function calls: 42

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 79,9914  | 0,056983                     | 79,8777                                 | 80,1051  |
| C         | 11,6016  | 0,0867073                    | 11,4285                                 | 11,7746  |
| b         | 0,252538 | 0,0157689                    | 0,221072                                | 0,284005 |
| M         | 38,1514  | 0,365487                     | 37,4221                                 | 38,8807  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 531759,0       | 4  | 132940,0    |
| Residual      | 7,21625        | 68 | 0,106121    |
| Total         | 531766,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 2345,5         | 71 |             |

R-Squared = 99,6923 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 99,6788 percent

Standard Error of Est. = 0,325763

Mean absolute error = 0,227726

Durbin-Watson statistic = 0,368622

### Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 0,106121       |            |
| MAE  | 0,227726       |            |
| MAPE | 0,251668       |            |
| ME   | -0,00000403351 |            |
| MPE  | -0,00122092    |            |

### ULEX 3

#### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 70,0  
 C = 90,0  
 B = 0,1  
 M = 30,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 7

Number of function calls: 37

#### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 69,8665  | 0,24125                      | 69,3851                                 | 70,3479  |
| C         | 16,7209  | 0,31643                      | 16,0895                                 | 17,3524  |
| B         | 0,213731 | 0,0235961                    | 0,166646                                | 0,260817 |
| M         | 28,6561  | 0,358139                     | 27,9414                                 | 29,3707  |

#### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 458200,0       | 4  | 114550,0    |
| Residual      | 89,4673        | 68 | 1,3157      |
| Total         | 458289,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 4343,32        | 71 |             |

R-Squared = 97,9401 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 97,8492 percent

Standard Error of Est. = 1,14704

Mean absolute error = 0,643272

Durbin-Watson statistic = 1,06768

#### Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 1,3157         |            |
| MAE  | 0,643272       |            |
| MAPE | 0,814806       |            |
| ME   | -0,00000296672 |            |
| MPE  | -0,0212149     |            |

## ULEX 4

## Nonlinear Regression

Dependent variable: altura

Independent variables:

semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$ 

Initial parameter estimates:

A = 60,0

C = 75,0

B = 0,1

M = 30,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 8

Number of function calls: 50

## Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 61,9113  | 0,13518                      | 61,6416                                 | 62,1811  |
| C         | 10,4741  | 0,286322                     | 9,90271                                 | 11,0454  |
| B         | 0,106421 | 0,0100246                    | 0,0864177                               | 0,126425 |
| M         | 40,8728  | 0,862651                     | 39,1514                                 | 42,5942  |

## Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 320849,0       | 4  | 80212,2     |
| Residual      | 34,0411        | 68 | 0,500604    |
| Total         | 320883,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 1549,32        | 71 |             |

R-Squared = 97,8028 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 97,7059 percent

Standard Error of Est. = 0,707534

Mean absolute error = 0,470965

Durbin-Watson statistic = 0,352492

## Residual Analysis

|      | Estimation  | Validation |
|------|-------------|------------|
| n    | 72          |            |
| MSE  | 0,500604    |            |
| MAE  | 0,470965    |            |
| MAPE | 0,681128    |            |
| ME   | -0,00020267 |            |
| MPE  | -0,0100362  |            |

## ULEX 5

### Nonlinear Regression

Dependent variable: altura

Independent variables:

semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 90,0  
 C = 120,0  
 B = 0,1  
 M = 30,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 9

Number of function calls: 57

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |         |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|---------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper   |
| A         | 94,9655  | 0,112413                     | 94,7412                                 | 95,1898 |
| C         | 23,0169  | 0,155496                     | 22,7066                                 | 23,3272 |
| B         | 0,860425 | 0,0781345                    | 0,70451                                 | 1,01634 |
| M         | 33,8823  | 0,0675873                    | 33,7474                                 | 34,0172 |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 831414,0       | 4  | 207853,0    |
| Residual      | 28,1646        | 68 | 0,414185    |
| Total         | 831442,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 9252,61        | 71 |             |

R-Squared = 99,6956 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 99,6822 percent

Standard Error of Est. = 0,643572

Mean absolute error = 0,151603

Durbin-Watson statistic = 3,38953

### Residual Analysis

|      | Estimation   | Validation |
|------|--------------|------------|
| n    | 72           |            |
| MSE  | 0,414185     |            |
| MAE  | 0,151603     |            |
| MAPE | 0,146546     |            |
| ME   | -0,000250859 |            |
| MPE  | -0,00390115  |            |

**ULEX 6**

Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
     semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

    A = 80,0  
     C = 130,0  
     B = 0,1  
     M = 30,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 14

Number of function calls: 72

Estimation Results

-----

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 82,3475  | 0,236651                     | 81,8752                                 | 82,8197  |
| C         | 40,5668  | 0,325349                     | 39,9176                                 | 41,2161  |
| B         | 0,536841 | 0,0612425                    | 0,414633                                | 0,659048 |
| M         | 34,0639  | 0,108205                     | 33,848                                  | 34,2798  |

-----

Analysis of Variance

-----

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 796254,0       | 4  | 199063,0    |
| Residual      | 121,213        | 68 | 1,78254     |
| Total         | 796375,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 28608,0        | 71 |             |

-----

R-Squared = 99,5763 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 99,5576 percent

Standard Error of Est. = 1,33512

Mean absolute error = 0,963247

Durbin-Watson statistic = 1,60248

Residual Analysis

-----

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 1,78254        |            |
| MAE  | 0,963247       |            |
| MAPE | 0,933217       |            |
| ME   | -0,00000166932 |            |
| MPE  | -0,0177268     |            |

## ULEX 7

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 85,0  
 C = 125,0  
 B = 0,1  
 M = 20,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 7

Number of function calls: 37

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper     |
| A         | 89,4542  | 0,475522                     | 88,5053                                 | 90,4031   |
| C         | 29,7979  | 0,883427                     | 28,0351                                 | 31,5608   |
| B         | 0,074198 | 0,00598017                   | 0,0622647                               | 0,0861312 |
| M         | 30,7279  | 0,761632                     | 29,2081                                 | 32,2478   |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 803124,0       | 4  | 200781,0    |
| Residual      | 186,185        | 68 | 2,73801     |
| Total         | 803310,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 10349,8        | 71 |             |

R-Squared = 98,2011 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 98,1217 percent

Standard Error of Est. = 1,65469

Mean absolute error = 1,13689

Durbin-Watson statistic = 0,875383

### Residual Analysis

|      | Estimation    | Validation |
|------|---------------|------------|
| n    | 72            |            |
| MSE  | 2,73801       |            |
| MAE  | 1,13689       |            |
| MAPE | 1,0798        |            |
| ME   | -0,0000213138 |            |
| MPE  | -0,0236983    |            |

## ULEX 8

Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 63,0  
 C = 82,0  
 B = 0,1  
 M = 30,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 11

Number of function calls: 57

Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 65,1066  | 0,0614009                    | 64,9841                                 | 65,2291  |
| C         | 14,8997  | 0,0846582                    | 14,7308                                 | 15,0686  |
| B         | 0,41447  | 0,038225                     | 0,338193                                | 0,490747 |
| M         | 34,5282  | 0,108101                     | 34,3125                                 | 34,7439  |

Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 384910,0       | 4  | 96227,5     |
| Residual      | 8,0405         | 68 | 0,118243    |
| Total         | 384918,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 3853,5         | 71 |             |

R-Squared = 99,7913 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 99,7821 percent

Standard Error of Est. = 0,343864

Mean absolute error = 0,14385

Durbin-Watson statistic = 2,22661

Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 0,118243       |            |
| MAE  | 0,14385        |            |
| MAPE | 0,214251       |            |
| ME   | -0,00000216454 |            |
| MPE  | -0,00245765    |            |

## ULEX 9

### Nonlinear Regression

-----

Dependent variable: altura

Independent variables:

semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 50,0

C = 70,0

B = 0,1

M = 30,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of parameter estimates.

Number of iterations: 12

Number of function calls: 75

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 51,9505  | 0,145334                     | 51,6605                                 | 52,2405  |
| C         | 14,909   | 0,189267                     | 14,5313                                 | 15,2866  |
| B         | 0,763072 | 0,0881372                    | 0,587197                                | 0,938948 |
| M         | 27,5806  | 0,128597                     | 27,324                                  | 27,8372  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 270578,0       | 4  | 67644,5     |
| Residual      | 37,8683        | 68 | 0,556887    |
| Total         | 270616,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 3679,11        | 71 |             |

R-Squared = 98,9707 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 98,9253 percent

Standard Error of Est. = 0,746248

Mean absolute error = 0,294197

Durbin-Watson statistic = 2,09689

### Residual Analysis

|      | Estimation   | Validation |
|------|--------------|------------|
| n    | 72           |            |
| MSE  | 0,556887     |            |
| MAE  | 0,294197     |            |
| MAPE | 0,480374     |            |
| ME   | 0,0000102855 |            |
| MPE  | -0,0148055   |            |

## ULEX 10

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 54,0  
 C = 68,0  
 B = 0,1  
 M = 20,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 7

Number of function calls: 37

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 55,9395  | 0,109388                     | 55,7212                                 | 56,1578  |
| C         | 11,6033  | 0,160395                     | 11,2833                                 | 11,9234  |
| B         | 0,151395 | 0,0117019                    | 0,128044                                | 0,174745 |
| M         | 31,5757  | 0,321471                     | 30,9342                                 | 32,2172  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 280301,0       | 4  | 70075,4     |
| Residual      | 18,5418        | 68 | 0,272673    |
| Total         | 280320,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 2062,0         | 71 |             |

R-Squared = 99,1008 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 99,0611 percent

Standard Error of Est. = 0,522181

Mean absolute error = 0,35718

Durbin-Watson statistic = 1,00575

### Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 0,272673       |            |
| MAE  | 0,35718        |            |
| MAPE | 0,568405       |            |
| ME   | -0,00000117905 |            |
| MPE  | -0,00695519    |            |

## ULEX 11

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
     semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 78,0  
 C = 96,0  
 B = 0,1  
 M = 30,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 14

Number of function calls: 72

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 80,6695  | 0,13235                      | 80,4054                                 | 80,9336  |
| C         | 13,0064  | 0,204666                     | 12,598                                  | 13,4148  |
| B         | 0,211142 | 0,0229054                    | 0,165435                                | 0,256849 |
| M         | 37,3861  | 0,590091                     | 36,2086                                 | 38,5636  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 549579,0       | 4  | 137395,0    |
| Residual      | 37,0048        | 68 | 0,544188    |
| Total         | 549616,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 2906,61        | 71 |             |

R-Squared = 98,7269 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 98,6707 percent

Standard Error of Est. = 0,737691

Mean absolute error = 0,63204

Durbin-Watson statistic = 0,296393

### Residual Analysis

|      | Estimation    | Validation |
|------|---------------|------------|
| n    | 72            |            |
| MSE  | 0,544188      |            |
| MAE  | 0,63204       |            |
| MAPE | 0,74645       |            |
| ME   | 0,00000202976 |            |
| MPE  | -0,00744474   |            |

**ULEX 12**

Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
     semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 25,0  
 C = 38,0  
 B = 0,1  
 M = 20,0

Estimation method: Marquardt  
 Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.  
 Number of iterations: 10  
 Number of function calls: 52

Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 30,0002  | 0,0187747                    | 29,9628                                 | 30,0377  |
| C         | 4,00016  | 0,025722                     | 3,94883                                 | 4,05149  |
| B         | 0,684304 | 0,0462598                    | 0,591994                                | 0,776614 |
| M         | 32,894   | 0,0705751                    | 32,7532                                 | 33,0348  |

Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 74515,2        | 4  | 18628,8     |
| Residual      | 0,752241       | 68 | 0,0110624   |
| Total         | 74516,0        | 72 |             |
| Total (Corr.) | 275,111        | 71 |             |

R-Squared = 99,7266 percent  
 R-Squared (adjusted for d.f.) = 99,7145 percent  
 Standard Error of Est. = 0,105178  
 Mean absolute error = 0,0240077  
 Durbin-Watson statistic = 3,63773

Residual Analysis

|      | Estimation  | Validation |
|------|-------------|------------|
| n    | 72          |            |
| MSE  | 0,0110624   |            |
| MAE  | 0,0240077   |            |
| MAPE | 0,0757806   |            |
| ME   | 9,11768E-7  |            |
| MPE  | -0,00103518 |            |

## ULEX 13

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 69,0  
 C = 95,0  
 B = 0,1  
 M = 30,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of parameter estimates.

Number of iterations: 8

Number of function calls: 50

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 70,2561  | 0,241521                     | 69,7742                                 | 70,7381  |
| C         | 22,7649  | 0,38834                      | 21,99                                   | 23,5399  |
| B         | 0,140791 | 0,0118565                    | 0,117132                                | 0,164451 |
| M         | 34,5036  | 0,472936                     | 33,5598                                 | 35,4473  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 490474,0       | 4  | 122619,0    |
| Residual      | 99,8719        | 68 | 1,4687      |
| Total         | 490574,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 8084,61        | 71 |             |

R-Squared = 98,7647 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 98,7102 percent

Standard Error of Est. = 1,2119

Mean absolute error = 0,712872

Durbin-Watson statistic = 0,779056

### Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 1,4687         |            |
| MAE  | 0,712872       |            |
| MAPE | 0,892986       |            |
| ME   | -0,00000811537 |            |
| MPE  | -0,0225225     |            |

## ULEX 14

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
     semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 63,0  
 C = 80,0  
 B = 0,1  
 M = 30,0

Estimation method: Marquardt  
 Estimation stopped after maximum iterations reached.  
 Number of iterations: 31  
 Number of function calls: 181

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper     |
| A         | 62,9312  | 0,715969                     | 61,5025                                 | 64,3598   |
| C         | 52,8528  | 66,5146                      | -79,8753                                | 185,581   |
| B         | 0,013614 | 0,0106877                    | -0,00771288                             | 0,0349409 |
| M         | 105,965  | 82,3902                      | -58,4425                                | 270,372   |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 339537,0       | 4  | 84884,3     |
| Residual      | 44,6612        | 68 | 0,656782    |
| Total         | 339582,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 1191,78        | 71 |             |

R-Squared = 96,2526 percent  
 R-Squared (adjusted for d.f.) = 96,0872 percent  
 Standard Error of Est. = 0,810421  
 Mean absolute error = 0,607462  
 Durbin-Watson statistic = 0,34446

### Residual Analysis

|      | Estimation  | Validation |
|------|-------------|------------|
| n    | 72          |            |
| MSE  | 0,656782    |            |
| MAE  | 0,607462    |            |
| MAPE | 0,882604    |            |
| ME   | -0,00305923 |            |
| MPE  | -0,0173927  |            |

The StatAdvisor

## ULEX 15

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 100,0  
 C = 130,0  
 B = 0,1  
 M = 30,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 6

Number of function calls: 32

### Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper     |
| A         | 102,997   | 0,293254                     | 102,412                                 | 103,582   |
| C         | 21,733    | 0,605911                     | 20,5239                                 | 22,9421   |
| B         | 0,0816648 | 0,00647719                   | 0,0687398                               | 0,0945899 |
| M         | 35,0951   | 0,770709                     | 33,5571                                 | 36,633    |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 932923,0       | 4  | 233231,0    |
| Residual      | 106,779        | 68 | 1,57028     |
| Total         | 933030,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 5961,94        | 71 |             |

R-Squared = 98,209 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 98,13 percent

Standard Error of Est. = 1,25311

Mean absolute error = 0,933829

Durbin-Watson statistic = 0,592801

### Residual Analysis

|      | Estimation   | Validation |
|------|--------------|------------|
| n    | 72           |            |
| MSE  | 1,57028      |            |
| MAE  | 0,933829     |            |
| MAPE | 0,826902     |            |
| ME   | 0,0000200619 |            |
| MPE  | -0,0120651   |            |

## ULEX 16

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 85,0  
 C = 120,0  
 B = 0,1  
 M = 20,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 7

Number of function calls: 37

### Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 89,7621   | 0,423528                     | 88,917                                  | 90,6072  |
| C         | 22,7854   | 0,678641                     | 21,4312                                 | 24,1396  |
| B         | 0,0915947 | 0,00913925                   | 0,0733576                               | 0,109832 |
| M         | 29,0687   | 0,742804                     | 27,5864                                 | 30,5509  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 759086,0       | 4  | 189771,0    |
| Residual      | 173,284        | 68 | 2,54829     |
| Total         | 759259,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 6698,99        | 71 |             |

R-Squared = 97,4133 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 97,2992 percent

Standard Error of Est. = 1,59634

Mean absolute error = 1,13771

Durbin-Watson statistic = 0,680992

### Residual Analysis

|      | Estimation    | Validation |
|------|---------------|------------|
| n    | 72            |            |
| MSE  | 2,54829       |            |
| MAE  | 1,13771       |            |
| MAPE | 1,08566       |            |
| ME   | -0,0000113377 |            |
| MPE  | -0,0218439    |            |

## ULEX 17

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 75,0  
 C = 90,0  
 B = 0,1  
 M = 20,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 7

Number of function calls: 37

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 76,9728  | 0,207627                     | 76,5584                                 | 77,3871  |
| C         | 6,76219  | 0,260727                     | 6,24192                                 | 7,28247  |
| B         | 0,300256 | 0,0616205                    | 0,177294                                | 0,423217 |
| M         | 24,1405  | 0,592564                     | 22,9581                                 | 25,323   |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 475977,0       | 4  | 118994,0    |
| Residual      | 59,0876        | 68 | 0,868935    |
| Total         | 476036,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 723,5          | 71 |             |

R-Squared = 91,8331 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 91,4728 percent

Standard Error of Est. = 0,932167

Mean absolute error = 0,635173

Durbin-Watson statistic = 0,313481

### Residual Analysis

|      | Estimation | Validation |
|------|------------|------------|
| n    | 72         |            |
| MSE  | 0,868935   |            |
| MAE  | 0,635173   |            |
| MAPE | 0,760882   |            |
| ME   | -4,9165E-7 |            |
| MPE  | -0,0116694 |            |

## ULEX 18

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 58,0  
 C = 72,0  
 B = 0,1  
 M = 30,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 4

Number of function calls: 22

### Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper     |
| A         | 59,9523   | 0,190867                     | 59,5714                                 | 60,3331   |
| C         | 10,4133   | 0,345003                     | 9,72489                                 | 11,1018   |
| B         | 0,0737991 | 0,00664843                   | 0,0605323                               | 0,0870658 |
| M         | 29,9671   | 0,841359                     | 28,2882                                 | 31,646    |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 309602,0       | 4  | 77400,5     |
| Residual      | 27,9857        | 68 | 0,411554    |
| Total         | 309630,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 1255,78        | 71 |             |

R-Squared = 97,7714 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 97,6731 percent

Standard Error of Est. = 0,641525

Mean absolute error = 0,434694

Durbin-Watson statistic = 0,491376

### Residual Analysis

|      | Estimation   | Validation |
|------|--------------|------------|
| n    | 72           |            |
| MSE  | 0,411554     |            |
| MAE  | 0,434694     |            |
| MAPE | 0,671642     |            |
| ME   | 0,0000070168 |            |
| MPE  | -0,00938899  |            |

## ULEX 19

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 60,0  
 C = 12,0  
 B = 0,1  
 M = 37,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 6

Number of function calls: 38

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 59,8852  | 0,202952                     | 59,4802                                 | 60,2902  |
| C         | 12,0734  | 0,375798                     | 11,3235                                 | 12,8233  |
| B         | 0,114583 | 0,0128238                    | 0,0889938                               | 0,140173 |
| M         | 37,7506  | 0,971427                     | 35,8122                                 | 39,6891  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 312330,0       | 4  | 78082,4     |
| Residual      | 72,2454        | 68 | 1,06243     |
| Total         | 312402,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 2192,61        | 71 |             |

R-Squared = 96,7051 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 96,5597 percent

Standard Error of Est. = 1,03074

Mean absolute error = 0,688465

Durbin-Watson statistic = 0,404571

### Residual Analysis

|      | Estimation    | Validation |
|------|---------------|------------|
| n    | 72            |            |
| MSE  | 1,06243       |            |
| MAE  | 0,688465      |            |
| MAPE | 1,00903       |            |
| ME   | -0,0000904068 |            |
| MPE  | -0,0215581    |            |

## ULEX 20

### Nonlinear Regression

-----  
 Dependent variable: altura  
 Independent variables:  
 semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 45,0  
 C = 65,0  
 B = 0,1  
 M = 20,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 15

Number of function calls: 77

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 46,9798  | 0,150957                     | 46,6786                                 | 47,281   |
| C         | 13,7668  | 0,207158                     | 13,3534                                 | 14,1802  |
| B         | 0,536761 | 0,10504                      | 0,327157                                | 0,746364 |
| M         | 33,7989  | 0,195272                     | 33,4092                                 | 34,1886  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 214085,0       | 4  | 53521,3     |
| Residual      | 48,9488        | 68 | 0,719835    |
| Total         | 214134,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 3317,11        | 71 |             |

R-Squared = 98,5244 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 98,4593 percent

Standard Error of Est. = 0,848431

Mean absolute error = 0,538307

Durbin-Watson statistic = 0,269832

### Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 0,719835       |            |
| MAE  | 0,538307       |            |
| MAPE | 0,898478       |            |
| ME   | -0,00000253853 |            |
| MPE  | -0,0187016     |            |

## ULEX 21

### Nonlinear Regression

Dependent variable: altura

Independent variables:

semana

Function to be estimated:  $A+C*EXP(-EXP(-B*(semana-M)))$

Initial parameter estimates:

A = 60,0

C = 90,0

B = 0,1

M = 20,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 6

Number of function calls: 32

### Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper    |
| A         | 69,1088   | 0,370026                     | 68,3704                                 | 69,8472  |
| C         | 17,7651   | 0,537142                     | 16,6932                                 | 18,8369  |
| B         | 0,0819475 | 0,00700461                   | 0,06797                                 | 0,095925 |
| M         | 24,9902   | 0,729874                     | 23,5338                                 | 26,4467  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 458877,0       | 4  | 114719,0    |
| Residual      | 76,9932        | 68 | 1,13225     |
| Total         | 458954,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 3577,94        | 71 |             |

R-Squared = 97,8481 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 97,7532 percent

Standard Error of Est. = 1,06407

Mean absolute error = 0,697832

Durbin-Watson statistic = 0,964106

### Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 1,13225        |            |
| MAE  | 0,697832       |            |
| MAPE | 0,928163       |            |
| ME   | -0,00000292782 |            |
| MPE  | -0,0206832     |            |

## 7.- MODELOS DE REGRESIÓN NO LINEAL PARA LOS DIÁMETROS. (Gompertz-diámetro) ULEX 1

Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_2

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(exp(-exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 88,0

c = 40,0

b = 0,1

m = 20,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 13

Number of function calls: 69

Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| a         | 91,6565  | 0,206233                     | 91,245                                  | 92,068   |
| c         | 14,551   | 0,329749                     | 13,893                                  | 15,209   |
| b         | 0,138882 | 0,0154455                    | 0,108061                                | 0,169703 |
| m         | 34,0428  | 0,612511                     | 32,8206                                 | 35,2651  |

Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 710694,0       | 4  | 177674,0    |
| Residual      | 70,9516        | 68 | 1,04341     |
| Total         | 710765,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 3309,88        | 71 |             |

R-Squared = 97,8564 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 97,7618 percent

Standard Error of Est. = 1,02147

Mean absolute error = 0,802289

Durbin-Watson statistic = 0,298081

Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 1,04341        |            |
| MAE  | 0,802289       |            |
| MAPE | 0,845916       |            |
| ME   | -0,00000684043 |            |
| MPE  | -0,0113394     |            |

## ULEX 2

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_3 .

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 93,0  
c = 123,0  
b = 0,1  
m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 11

Number of function calls: 63

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper     |
| a         | 93,8693  | 0,477806                     | 92,9159                                 | 94,8228   |
| c         | 29,7483  | 0,68499                      | 28,3814                                 | 31,1151   |
| b         | 0,07016  | 0,00372634                   | 0,0627242                               | 0,0775958 |
| m         | 23,5629  | 0,551438                     | 22,4625                                 | 24,6633   |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 904465,0       | 4  | 226116,0    |
| Residual      | 69,5424        | 68 | 1,02268     |
| Total         | 904535,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 8743,87        | 71 |             |

R-Squared = 99,2047 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 99,1696 percent

Standard Error of Est. = 1,01128

Mean absolute error = 0,743095

Durbin-Watson statistic = 1,05371

### Residual Analysis

|      | Estimation    | Validation |
|------|---------------|------------|
| n    | 72            |            |
| MSE  | 1,02268       |            |
| MAE  | 0,743095      |            |
| MAPE | 0,686823      |            |
| ME   | 0,00000743028 |            |
| MPE  | -0,00851146   |            |

### ULEX 3

Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_4

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 70,0

c = 105,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 24

Number of function calls: 143

Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper     |
| a         | 9,69804   | 243,497                      | -476,195                                | 495,591   |
| c         | 99,8997   | 249,025                      | -397,023                                | 596,822   |
| b         | 0,0229958 | 0,0155581                    | -0,00805004                             | 0,0540416 |
| m         | -36,0288  | 150,813                      | -336,972                                | 264,914   |

Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 613934,0       | 4  | 153484,0    |
| Residual      | 240,93         | 68 | 3,54309     |
| Total         | 614175,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 6054,32        | 71 |             |

R-Squared = 96,0205 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 95,845 percent

Standard Error of Est. = 1,88231

Mean absolute error = 1,40294

Durbin-Watson statistic = 0,537782

Residual Analysis

|      | Estimation | Validation |
|------|------------|------------|
| n    | 72         |            |
| MSE  | 3,54309    |            |
| MAE  | 1,40294    |            |
| MAPE | 1,60708    |            |
| ME   | 0,00091661 |            |
| MPE  | -0,0463718 |            |

## ULEX 4

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_5

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 85,0  
c = 115,0  
b = 0,1  
m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 28

Number of function calls: 165

### Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper     |
| a         | 88,7722   | 0,462491                     | 87,8493                                 | 89,6951   |
| c         | 22,4296   | 0,772204                     | 20,8887                                 | 23,9705   |
| b         | 0,0681047 | 0,00572064                   | 0,0566893                               | 0,0795201 |
| m         | 27,2773   | 0,835672                     | 25,6097                                 | 28,9448   |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 741706,0       | 4  | 185426,0    |
| Residual      | 102,189        | 68 | 1,50278     |
| Total         | 741808,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 5314,61        | 71 |             |

R-Squared = 98,0772 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 97,9924 percent

Standard Error of Est. = 1,22588

Mean absolute error = 0,953986

Durbin-Watson statistic = 0,684948

### Residual Analysis

|      | Estimation   | Validation |
|------|--------------|------------|
| n    | 72           |            |
| MSE  | 1,50278      |            |
| MAE  | 0,953986     |            |
| MAPE | 0,968485     |            |
| ME   | -0,000032298 |            |
| MPE  | -0,0151239   |            |

**ULEX 5**

Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_6

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(exp(-exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 94,0

c = 10,0

b = 0,1

m = 50,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of parameter estimates.

Number of iterations: 13

Number of function calls: 80

Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| a         | 93,9891  | 0,0754389                    | 93,8386                                 | 94,1397  |
| c         | 6,50402  | 0,101215                     | 6,30205                                 | 6,70599  |
| b         | 0,621868 | 0,0830472                    | 0,45615                                 | 0,787587 |
| m         | 30,2267  | 0,180015                     | 29,8675                                 | 30,5859  |

Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 687107,0       | 4  | 171777,0    |
| Residual      | 11,0779        | 68 | 0,16291     |
| Total         | 687118,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 716,611        | 71 |             |

R-Squared = 98,4541 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 98,3859 percent

Standard Error of Est. = 0,403621

Mean absolute error = 0,300722

Durbin-Watson statistic = 0,739886

Residual Analysis

|      | Estimation    | Validation |
|------|---------------|------------|
| n    | 72            |            |
| MSE  | 0,16291       |            |
| MAE  | 0,300722      |            |
| MAPE | 0,301228      |            |
| ME   | -0,0000807459 |            |
| MPE  | -0,00164561   |            |

## ULEX 6

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_7

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 100,0

c = 160,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 25

Number of function calls: 137

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| a         | 99,7951  | 1,11918                      | 97,5618                                 | 102,028  |
| c         | 50,3121  | 1,75172                      | 46,8166                                 | 53,8076  |
| b         | 0,097879 | 0,012085                     | 0,0737637                               | 0,121994 |
| m         | 29,0992  | 0,860707                     | 27,3817                                 | 30,8167  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 1,20242E6      | 4  | 300606,0    |
| Residual      | 1291,62        | 68 | 18,9943     |
| Total         | 1,20372E6      | 72 |             |
| Total (Corr.) | 34029,9        | 71 |             |

R-Squared = 96,2045 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 96,037 percent

Standard Error of Est. = 4,35825

Mean absolute error = 3,17659

Durbin-Watson statistic = 0,43229

### Residual Analysis

|      | Estimation    | Validation |
|------|---------------|------------|
| n    | 72            |            |
| MSE  | 18,9943       |            |
| MAE  | 3,17659       |            |
| MAPE | 2,44641       |            |
| ME   | -0,0000523988 |            |
| MPE  | -0,111322     |            |

**ULEX 7**

Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_8

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(exp(-exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 70,0

c = 95,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 19

Number of function calls: 111

Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic Standard Error | Asymptotic 95,0% Confidence Interval |          |
|-----------|----------|---------------------------|--------------------------------------|----------|
|           |          |                           | Lower                                | Upper    |
| a         | 72,9663  | 0,109235                  | 72,7483                              | 73,1842  |
| c         | 20,8972  | 0,174943                  | 20,5481                              | 21,2463  |
| b         | 0,149567 | 0,0064714                 | 0,136654                             | 0,162481 |
| m         | 35,1424  | 0,238985                  | 34,6655                              | 35,6193  |

Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 509364,0       | 4  | 127341,0    |
| Residual      | 21,3586        | 68 | 0,314097    |
| Total         | 509385,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 6881,88        | 71 |             |

R-Squared = 99,6896 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 99,6759 percent

Standard Error of Est. = 0,560444

Mean absolute error = 0,365487

Durbin-Watson statistic = 0,964307

Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 0,314097       |            |
| MAE  | 0,365487       |            |
| MAPE | 0,418299       |            |
| ME   | -0,00000523621 |            |
| MPE  | -0,00387397    |            |

## ULEX 8

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_9

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 72,0

c = 20,0

b = 0,1

m = 40,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 8

Number of function calls: 42

### Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper     |
| a         | 72,4337   | 0,523299                     | 71,3895                                 | 73,478    |
| c         | 14,9002   | 1,06242                      | 12,7802                                 | 17,0203   |
| b         | 0,0561552 | 0,00835368                   | 0,0394857                               | 0,0728248 |
| m         | 30,4187   | 1,71512                      | 26,9962                                 | 33,8411   |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 462531,0       | 4  | 115633,0    |
| Residual      | 111,042        | 68 | 1,63297     |
| Total         | 462642,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 2161,94        | 71 |             |

R-Squared = 94,8638 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 94,6372 percent

Standard Error of Est. = 1,27788

Mean absolute error = 0,929256

Durbin-Watson statistic = 0,479661

### Residual Analysis

|      | Estimation  | Validation |
|------|-------------|------------|
| n    | 72          |            |
| MSE  | 1,63297     |            |
| MAE  | 0,929256    |            |
| MAPE | 1,16997     |            |
| ME   | 0,000013315 |            |
| MPE  | -0,0241968  |            |

## ULEX 9

## Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_10

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$ 

Initial parameter estimates:

a = 65,0

c = 80,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 16

Number of function calls: 90

## Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| a         | 64,8657  | 0,339851                     | 64,1875                                 | 65,5439  |
| c         | 12,2106  | 0,414938                     | 11,3826                                 | 13,0386  |
| b         | 0,215069 | 0,0316205                    | 0,151971                                | 0,278166 |
| m         | 21,9794  | 0,59943                      | 20,7832                                 | 23,1755  |

## Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 384066,0       | 4  | 96016,6     |
| Residual      | 126,762        | 68 | 1,86415     |
| Total         | 384193,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 2109,32        | 71 |             |

R-Squared = 93,9904 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 93,7252 percent

Standard Error of Est. = 1,36534

Mean absolute error = 0,906

Durbin-Watson statistic = 0,440097

## Residual Analysis

|      | Estimation  | Validation |
|------|-------------|------------|
| n    | 72          |            |
| MSE  | 1,86415     |            |
| MAE  | 0,906       |            |
| MAPE | 1,21497     |            |
| ME   | -6,35978E-7 |            |
| MPE  | -0,0312052  |            |

## ULEX 10

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_11

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 49,0

c = 63,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 16

Number of function calls: 87

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| a         | 50,5315  | 0,309633                     | 49,9136                                 | 51,1494  |
| c         | 11,3786  | 0,364043                     | 10,6522                                 | 12,1051  |
| b         | 0,189727 | 0,0223728                    | 0,145083                                | 0,234371 |
| m         | 18,6621  | 0,571756                     | 17,5211                                 | 19,803   |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 247347,0       | 4  | 61836,7     |
| Residual      | 78,0783        | 68 | 1,14821     |
| Total         | 247425,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 1607,65        | 71 |             |

R-Squared = 95,1433 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 94,9291 percent

Standard Error of Est. = 1,07155

Mean absolute error = 0,709183

Durbin-Watson statistic = 0,790791

### Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 1,14821        |            |
| MAE  | 0,709183       |            |
| MAPE | 1,23808        |            |
| ME   | -0,00000135559 |            |
| MPE  | -0,032682      |            |

## ULEX 11

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_12

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 63,0

c = 81,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 11

Number of function calls: 63

### Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper     |
| a         | 63,025    | 0,346535                     | 62,3335                                 | 63,7165   |
| c         | 19,3076   | 0,586292                     | 18,1376                                 | 20,4775   |
| b         | 0,0633661 | 0,00436964                   | 0,0546466                               | 0,0720856 |
| m         | 27,1541   | 0,728117                     | 25,7012                                 | 28,6071   |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 393796,0       | 4  | 98449,0     |
| Residual      | 45,9536        | 68 | 0,675788    |
| Total         | 393842,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 3703,11        | 71 |             |

R-Squared = 98,7591 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 98,7043 percent

Standard Error of Est. = 0,822063

Mean absolute error = 0,651893

Durbin-Watson statistic = 0,745566

### Residual Analysis

|      | Estimation  | Validation |
|------|-------------|------------|
| n    | 72          |            |
| MSE  | 0,675788    |            |
| MAE  | 0,651893    |            |
| MAPE | 0,898165    |            |
| ME   | -9,79412E-7 |            |
| MPE  | -0,012211   |            |

## ULEX 12

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_13

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 30,0

c = 10,0

b = 0,1

m = 40,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 5

Number of function calls: 27

### Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper     |
| a         | 29,8949   | 0,101995                     | 29,6914                                 | 30,0985   |
| c         | 6,49739   | 0,238714                     | 6,02104                                 | 6,97373   |
| b         | 0,0714728 | 0,00653616                   | 0,0584301                               | 0,0845155 |
| m         | 36,2239   | 0,997313                     | 34,2338                                 | 38,214    |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 78427,2        | 4  | 19606,8     |
| Residual      | 11,7839        | 68 | 0,173293    |
| Total         | 78439,0        | 72 |             |
| Total (Corr.) | 492,319        | 71 |             |

R-Squared = 97,6064 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 97,5008 percent

Standard Error of Est. = 0,416285

Mean absolute error = 0,271645

Durbin-Watson statistic = 0,597581

### Residual Analysis

|      | Estimation    | Validation |
|------|---------------|------------|
| n    | 72            |            |
| MSE  | 0,173293      |            |
| MAE  | 0,271645      |            |
| MAPE | 0,826579      |            |
| ME   | 0,00000218601 |            |
| MPE  | -0,0154557    |            |

### ULEX 13

Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_14

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 75,0

c = 95,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 17

Number of function calls: 97

#### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| a         | 74,4088  | 1,29596                      | 71,8228                                 | 76,9949  |
| c         | 16,7402  | 1,40054                      | 13,9455                                 | 19,535   |
| b         | 0,228863 | 0,0559832                    | 0,11715                                 | 0,340576 |
| m         | 10,5352  | 1,10468                      | 8,33087                                 | 12,7396  |

#### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 559805,0       | 4  | 139951,0    |
| Residual      | 585,483        | 68 | 8,61004     |
| Total         | 560390,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 2822,0         | 71 |             |

R-Squared = 79,2529 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 78,3376 percent

Standard Error of Est. = 2,93429

Mean absolute error = 2,38604

Durbin-Watson statistic = 0,481753

#### Residual Analysis

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 8,61004        |            |
| MAE  | 2,38604        |            |
| MAPE | 2,69444        |            |
| ME   | -0,00000293978 |            |
| MPE  | -0,103343      |            |

## ULEX 14

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_15

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 60,0

c = 87,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 10

Number of function calls: 56

### Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper     |
| a         | 61,6851   | 1,62413                      | 58,4442                                 | 64,926    |
| c         | 26,5834   | 2,35006                      | 21,8939                                 | 31,2729   |
| b         | 0,0577411 | 0,00919429                   | 0,0393942                               | 0,0760881 |
| m         | 22,9748   | 2,12922                      | 18,726                                  | 27,2236   |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 436183,0       | 4  | 109046,0    |
| Residual      | 338,944        | 68 | 4,98447     |
| Total         | 436522,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 6239,28        | 71 |             |

R-Squared = 94,5676 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 94,3279 percent

Standard Error of Est. = 2,23259

Mean absolute error = 1,63557

Durbin-Watson statistic = 0,462617

### Residual Analysis

|      | Estimation   | Validation |
|------|--------------|------------|
| n    | 72           |            |
| MSE  | 4,98447      |            |
| MAE  | 1,63557      |            |
| MAPE | 2,11012      |            |
| ME   | -0,000109303 |            |
| MPE  | -0,0774283   |            |

**ULEX 15**

Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_16

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 73,0

c = 90,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped after maximum iterations reached.

Number of iterations: 31

Number of function calls: 179

Estimation Results

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper     |
| a         | 6,93243   | 389,519                      | -770,342                                | 784,207   |
| c         | 86,0627   | 392,469                      | -697,099                                | 869,225   |
| b         | 0,0271083 | 0,0199869                    | -0,012775                               | 0,0669916 |
| m         | -44,9753  | 222,066                      | -488,101                                | 398,151   |

Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 502347,0       | 4  | 125587,0    |
| Residual      | 173,51         | 68 | 2,55162     |
| Total         | 502521,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 2687,65        | 71 |             |

R-Squared = 93,5442 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 93,2594 percent

Standard Error of Est. = 1,59738

Mean absolute error = 1,16552

Durbin-Watson statistic = 0,720589

Residual Analysis

|      | Estimation  | Validation |
|------|-------------|------------|
| n    | 72          |            |
| MSE  | 2,55162     |            |
| MAE  | 1,16552     |            |
| MAPE | 1,43806     |            |
| ME   | 0,000440883 |            |
| MPE  | -0,0376125  |            |

## ULEX 16

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_17

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 60,0

c = 81,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped after maximum iterations reached.

Number of iterations: 31

Number of function calls: 181

### Estimation Results

| Parameter | Estimate   | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|------------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |            |                              | Lower                                   | Upper    |
| a         | 39,5766    | 352,54                       | -663,908                                | 743,061  |
| c         | 62,3486    | 468,297                      | -872,126                                | 996,823  |
| b         | 0,00943463 | 0,0573534                    | -0,105012                               | 0,123882 |
| m         | -14,2837   | 812,788                      | -1636,18                                | 1607,61  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 393663,0       | 4  | 98415,8     |
| Residual      | 536,777        | 68 | 7,89378     |
| Total         | 394200,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 2292,44        | 71 |             |

R-Squared = 76,585 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 75,5519 percent

Standard Error of Est. = 2,80959

Mean absolute error = 1,95112

Durbin-Watson statistic = 0,41453

### Residual Analysis

|      | Estimation | Validation |
|------|------------|------------|
| n    | 72         |            |
| MSE  | 7,89378    |            |
| MAE  | 1,95112    |            |
| MAPE | 2,68502    |            |
| ME   | 0,00156581 |            |
| MPE  | -0,139873  |            |

**ULEX 17**

**Nonlinear Regression**

Dependent variable: Col\_18

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 70,0

c = 96,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 10

Number of function calls: 57

**Estimation Results**

| Parameter | Estimate  | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |           |
|-----------|-----------|------------------------------|-----------------------------------------|-----------|
|           |           |                              | Lower                                   | Upper     |
| a         | 66,9263   | 1,45385                      | 64,0252                                 | 69,8274   |
| c         | 31,9731   | 2,12815                      | 27,7265                                 | 36,2198   |
| b         | 0,0455802 | 0,00442035                   | 0,0367595                               | 0,0544009 |
| m         | 22,5341   | 1,70423                      | 19,1334                                 | 25,9349   |

**Analysis of Variance**

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 529835,0       | 4  | 132459,0    |
| Residual      | 93,9042        | 68 | 1,38094     |
| Total         | 529929,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 6834,99        | 71 |             |

R-Squared = 98,6261 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 98,5655 percent

Standard Error of Est. = 1,17514

Mean absolute error = 0,940035

Durbin-Watson statistic = 0,72956

**Residual Analysis**

|      | Estimation     | Validation |
|------|----------------|------------|
| n    | 72             |            |
| MSE  | 1,38094        |            |
| MAE  | 0,940035       |            |
| MAPE | 1,13356        |            |
| ME   | -0,00000542367 |            |
| MPE  | -0,0196635     |            |

## ULEX 18

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_19

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 44,0

c = 75,0

b = 0,1

m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 8

Number of function calls: 44

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| a         | 44,1076  | 0,801525                     | 42,5082                                 | 45,707   |
| c         | 24,3299  | 0,907769                     | 22,5185                                 | 26,1413  |
| b         | 0,152827 | 0,0166959                    | 0,119511                                | 0,186143 |
| m         | 15,8566  | 0,700443                     | 14,4589                                 | 17,2543  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 280275,0       | 4  | 70068,9     |
| Residual      | 326,526        | 68 | 4,80185     |
| Total         | 280602,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 6308,44        | 71 |             |

R-Squared = 94,824 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 94,5956 percent

Standard Error of Est. = 2,19131

Mean absolute error = 1,72329

Durbin-Watson statistic = 0,593641

### Residual Analysis

|      | Estimation   | Validation |
|------|--------------|------------|
| n    | 72           |            |
| MSE  | 4,80185      |            |
| MAE  | 1,72329      |            |
| MAPE | 2,7663       |            |
| ME   | 0,0000307702 |            |
| MPE  | -0,119535    |            |

## ULEX 19

Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_20

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 69,0  
c = 100,0  
b = 0,1  
m = 0,1

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 11

Number of function calls: 60

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| a         | 69,482   | 0,472094                     | 68,54                                   | 70,4241  |
| c         | 28,7685  | 0,591511                     | 27,5881                                 | 29,9488  |
| b         | 0,215794 | 0,0208566                    | 0,174175                                | 0,257413 |
| m         | 24,5314  | 0,372916                     | 23,7873                                 | 25,2756  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 560827,0       | 4  | 140207,0    |
| Residual      | 282,855        | 68 | 4,15963     |
| Total         | 561110,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 11958,0        | 71 |             |

R-Squared = 97,6346 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 97,5302 percent

Standard Error of Est. = 2,03952

Mean absolute error = 1,48748

Durbin-Watson statistic = 0,87305

### Residual Analysis

|      | Estimation  | Validation |
|------|-------------|------------|
| n    | 72          |            |
| MSE  | 4,15963     |            |
| MAE  | 1,48748     |            |
| MAPE | 1,68928     |            |
| ME   | -8,33009E-7 |            |
| MPE  | -0,0526432  |            |

## ULEX 20

### Nonlinear Regression

Dependent variable: Col\_21

Independent variables:

T

Function to be estimated:  $a+c*(\exp(-\exp(-b*(T-m))))$

Initial parameter estimates:

a = 40,0

c = 68,0

b = 0,2

m = 20,0

Estimation method: Marquardt

Estimation stopped due to convergence of residual sum of squares.

Number of iterations: 7

Number of function calls: 37

### Estimation Results

| Parameter | Estimate | Asymptotic<br>Standard Error | Asymptotic 95,0%<br>Confidence Interval |          |
|-----------|----------|------------------------------|-----------------------------------------|----------|
|           |          |                              | Lower                                   | Upper    |
| a         | 40,1619  | 0,200535                     | 39,7617                                 | 40,5621  |
| c         | 27,6545  | 0,260154                     | 27,1354                                 | 28,1737  |
| b         | 0,265721 | 0,0145341                    | 0,236719                                | 0,294723 |
| m         | 27,8965  | 0,159578                     | 27,5781                                 | 28,2149  |

### Analysis of Variance

| Source        | Sum of Squares | Df | Mean Square |
|---------------|----------------|----|-------------|
| Model         | 239540,0       | 4  | 59885,1     |
| Residual      | 63,5025        | 68 | 0,93386     |
| Total         | 239604,0       | 72 |             |
| Total (Corr.) | 11791,5        | 71 |             |

R-Squared = 99,4615 percent

R-Squared (adjusted for d.f.) = 99,4377 percent

Standard Error of Est. = 0,966364

Mean absolute error = 0,537058

Durbin-Watson statistic = 1,84111

### Residual Analysis

|      | Estimation    | Validation |
|------|---------------|------------|
| n    | 72            |            |
| MSE  | 0,93386       |            |
| MAE  | 0,537058      |            |
| MAPE | 1,00744       |            |
| ME   | 0,00000138751 |            |
| MPE  | -0,0330443    |            |